

ISSN 0024-1148

Номер 4

Июль–Август 2024



ЛЕСОВЕДЕНИЕ



НАУКА

— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 4, 2024

Оригинальные статьи

Роль крупных древесных остатков в выживании почвенной макрофауны на загрязненных металлами территориях Среднего Урала <i>Е. Л. Воробейчик, А. И. Ермаков, М. Е. Гребенников, Д. В. Нестеркова, М. П. Золотарев, А. Н. Созонтов</i>	297
Оценка распространения субэндемичных видов дождевых червей горных лесов Северо-Западного Кавказа при различных сценариях климатических изменений <i>А. П. Гераськина, Н. Е. Шевченко</i>	321
Дождевые черви гирканских лесов Азербайджана <i>И. Б. Рапопорт, С. В. Шеховцов, Н. Ю. Снеговая, И. Г. Керимова</i>	333
Распространение и численность европейских видов дождевых червей в лесах Прииртышья <i>Е. В. Голованова, Р. Р. Романчук, В. Е. Щербаков, С. Ю. Князев, К. А. Бабий</i>	349
Влияние ландшафта и климата на численность дождевых червей в лесных экосистемах юго-востока Западной Сибири <i>М. Н. Ким-Кашменская</i>	366
Структура комплексов дождевых червей лесного валежника лесостепного Приобья в умеренный и засушливый летние сезоны <i>С. А. Ермолов</i>	384
Герпетобионтные беспозвоночные ильмовников Западного Забайкалья <i>Л. Ц. Хобракова, С. Г. Рудых, С. Л. Есюнин</i>	398
Циклические процессы в популяциях жужелицы моховика короткокрылого в Северном Прибайкалье <i>Т. Л. Ананина, А. А. Ананин</i>	412
Беспозвоночные — деструкторы листового опада в лесных водотоках Дальнего Востока России <i>Т. С. Вшивкова</i>	421

CONTENTS

No. 4, 2024

Original Articles

- The Role of Coarse Woody Debris in the Survival of Soil Macrofauna in Metal-Contaminated Areas in the Middle Urals
E. L. Vorobeychik, A. I. Yermakov, M. E. Grebennikov, D. V. Nesterkova, M. P. Zolotarev, A. N. Sozontov 297
- Assessment of Subendemic Earthworms' Species Distribution in the Mountain Forests of North-Western Caucasus under Different Climate Change Scenarios
A. P. Geraskina, N. E. Shevchenko 321
- Earthworms of the Hyrcanian Forests in Azerbaijan
I. B. Rapoport, S. V. Shekhovtsov, N. Yu. Snegovaya, I. G. Kerimova 333
- Distribution and numbers of European earthworm species in Irtysh region forests
E. V. Golovanova, R. R. Romanchuk, V. E. Shcherbakov, S. Yu. Knyazev, K. A. Babiy 349
- The Impact of Landscape and Climate Features on Earthworm Numbers in Forest Ecosystems of the Southeast of Western Siberia
M. N. Kim-Kashmenskaya 366
- The Structure of Earthworm Complexes in Forest Deadwood During Moderate and Dry Summer Seasons in Forest Steppes of the Ob Region
S. A. Ermolov 384
- Herpetobiont Invertebrates of the Western Transbaikalia Elm Forests
L. Ts. Khobrakova, S. G. Rudykh, S. L. Esysunin 398
- Cyclical Processes Within Calathus Micropterus Ground Beetle Populations of the Northern Baikal Region
T. L. Ananina, A. A. Ananin 412
- Invertebrates — Destructors of Leaf Litter in Waterways of the Russia's Far East
T. S. Vshivkova 421
-

УДК 631.467:630*181.9:[504.5:546.3]

РОЛЬ КРУПНЫХ ДРЕВЕСНЫХ ОСТАТКОВ В ВЫЖИВАНИИ ПОЧВЕННОЙ МАКРОФАУНЫ НА ЗАГРЯЗНЕННЫХ МЕТАЛЛАМИ ТЕРРИТОРИЯХ СРЕДНЕГО УРАЛА¹

© 2024 г. Е. Л. Воробейчик^{а, *}, А. И. Ермаков^а, М. Е. Гребенников^а, Д. В. Нестеркова^а, М. П. Золотарев^а, А. Н. Созонтов^а

^а Институт экологии растений и животных УрО РАН, ул. 8 Марта, д. 202, Екатеринбург, 620144, Россия

*E-mail: ev@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 31.01.2024

После доработки 22.05.2024

Принята к публикации 08.07.2024

На фоновой и загрязненной территории сравнивали почвенную макрофауну трех микростаций — внутри валежных стволов лиственных деревьев (липа, осина) последних стадий разложения, под стволами и вне влияния стволов (стандартные почвенные пробы). Анализировали состав макрофауны на двух уровнях — надвидовых таксонов и видов для нескольких таксоценов (дождевые черви, многоножки, паукообразные, жуки, жулики, шелкоуны, моллюски). Работа проведена в елово-пихтовых лесах южной тайги, в районе действия выбросов Среднеуральского медеплавильного завода. На уровне надвидовых таксонов состав макрофауны мало различается между разлагающимися стволами и стандартными почвенными пробами. На уровне видов разница между микростанциями зависит от конкретного таксоценона — видовой состав валежных стволов либо почти совпадает со стандартными пробами (моллюски), либо специфичен (шелкоуны), либо более разнообразен (многоножки, паукообразные, жуки, жулики), либо редуцирован из-за выпадения определенной экологической группы (дождевые черви). Ординация микростаций по обобщенному списку видов для исследованных таксоценов совпадает с ординацией по составу макрофауны на уровне надвидовых таксонов. Общая плотность и обилие большинства групп почвенной макрофауны выше в стволах по сравнению со стандартными пробами. На фоновой территории разница особенно контрастна (в 2–6 раз) для дождевых червей, сенокосцев, литобид, растительных клопов, жуликов, личинок хирономид. На загрязненных участках разница выражена значительно сильнее: для дождевых червей составляет 70 раз, моллюсков — 30 раз, клопов — 10 раз, личинок чешуекрылых — 7 раз, пауков — 5 раз, диплопод — 4 раза. Преимущественное обитание почвенной макрофауны в валежных стволах на загрязненной территории может быть связано со значительно меньшим содержанием в разлагающейся древесине потенциально токсичных металлов по сравнению с лесной подстилкой: для Pb разница составляет 85 раз, Fe — 77 раз, Cu — 25 раз, Cd — 2.6 раза, Zn — 1.7 раза. Таким образом, негативное влияние загрязнения на почвенную макрофауну менее выражено в разлагающихся стволах деревьев по сравнению со стандартными почвенными пробами.

Ключевые слова: тяжелые металлы, медеплавильный завод, промышленное загрязнение, токсическая нагрузка, разлагающиеся валежные стволы, почвенные беспозвоночные, биоразнообразие, устойчивость.

DOI: 10.31857/S0024114824040019, EDN: PDSMVN

С точки зрения почвенных зоологов, лесные экосистемы отличаются от травяных, помимо всего прочего, постоянным поступлением на поверхность почвы значительного количества мертвого органического вещества в виде крупных древесных остатков (КДО). В процессе разложения упавшие стволы деревьев образуют континуум между еще различимыми остатками древесины и бесструктурным веществом органического горизонта почв (Harmon et al., 1986). Поэтому неудивительно, что многие

типично почвенные обитатели могут быть обнаружены внутри разлагающихся валежных стволов. Однако почвенные зоологи часто априори исключают КДО при обследовании почвенной фауны, что может приводить к смещению оценок обилия и разнообразия почвенных беспозвоночных в лесах. Лишь относительно недавно появились предложения включать КДО в процедуры оценки численности и разнообразия почвенных беспозвоночных, по крайней мере,

¹ Материал собран при финансовой поддержке РФФИ (проект 2018-04-00160), анализ данных и подготовка статьи выполнены в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН (проект 122021000076-9).

в отношении некоторых таксонов (Гераськина, 2016а; Ashwood et al., 2019).

Многочисленные исследования продемонстрировали, что КДО в лесу — это «горячие точки» биоразнообразия, убежища от действия неблагоприятных условий для многих групп организмов: грибов (Parisi et al., 2018; Mikryukov et al., 2021), сосудистых растений (Khanina, Bobrovsky, 2021), насекомых (Parisi et al., 2018), амфибий (Kluber et al., 2009) и др. Высокое видовое разнообразие и обилие в пределах этой микростации продемонстрировано и для почвенных беспозвоночных: микроартропод (Huhta et al., 2012; Raymond-Léonard et al., 2020), моллюсков (Kappes et al., 2009; Kemencei et al., 2014), многоножек (Jabin et al., 2004; Topp et al., 2006; Kappes et al., 2009; Persson et al., 2013; Zuo et al., 2014), мокриц (Jabin et al., 2004; Topp et al., 2006; Kappes et al., 2009; Zuo et al., 2014), дождевых червей (Гераськина, 2016б; Römbke et al., 2017; Гераськина, Шевченко, 2018; Ashwood et al., 2019). Считается, что функции КДО как убежищ, по сравнению с окружающими пространствами, обусловлены: 1) более благоприятным микроклиматом из-за сглаживания колебаний влажности и температуры (Harmon et al., 1986; Kluber et al., 2009), хотя это не всегда подтверждается инструментальными измерениями (Naughian, Frego, 2017); 2) повышенной концентрацией трофических ресурсов за счет доступного органического вещества (Harmon et al., 1986); 3) более благоприятными кислотно-основными свойствами вследствие высокого содержания обменных оснований (Kappes et al., 2007).

Эти наблюдения дают основания предполагать значительную роль КДО в сохранении почвенной фауны на территориях, которые в течение длительного времени подвергались сильному промышленному загрязнению. Потенциально токсичные металлы в высоких концентрациях губительны для многих групп почвенной макрофауны (Bengtsson, Tranvik, 1989), из-за чего непосредственно вблизи металлургических предприятий почва превращается в почти полностью дефаунированный субстрат (Воробейчик и др., 2012; Воробейчик и др., 2019; Vorobeichik et al., 2022). Однако было бы неправильным считать техногенные пустоши гомогенными по условиям обитания почвенных животных. Ранее мы обнаружили, что роль своеобразных островков безопасности на пустошах могут играть разлагающиеся валежные стволы деревьев (Воробейчик и др., 2020). В частности, было установлено обитание внутри КДО дождевых червей и моллюсков, хотя в стандартных почвенных пробах на этих участках они отсутствовали. Настоящее исследование продолжает анализ этого феномена.

Цитированная работа носила предварительный характер, поскольку: 1) мы не сравнивали обитающую в КДО почвенную макрофауну загрязненных участков с фоновыми; 2) анализ населения беспозвоночных был выполнен только на уровне крупных надвидовых таксонов; 3) не было проанализировано

содержание металлов в КДО. Из-за этих обстоятельств остались открытыми несколько вопросов: 1) как меняется состав макрофауны КДО при переходе от фоновых участков к загрязненным? 2) насколько своеобразен видовой состав макрофауны в КДО по сравнению с почвой и лесной подстилкой? 3) отличаются ли КДО от лесной подстилки и почвы по величине токсической нагрузки? Цель данной работы — найти ответы на данные вопросы. Мы тестировали гипотезу о существенно меньшей токсичности субстрата внутри разлагающихся валежных стволов по сравнению с лесной подстилкой, что делает возможным обитание в них относительно чувствительных к загрязнению групп (видов) макрофауны, исчезнувших в других микростациях техногенной пустоши.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Район исследований расположен в южной тайге, на границе западного и восточного макросклонов Урала. Климат соответствует категории Dfb по классификации Кёппена—Гейгера (Peel et al., 2007) — континентальный, гумидный, с теплым летом; среднегодовая температура воздуха составляет +2.0 °С, сумма осадков — 550 мм. Работы проведены на западном макросклоне, где до начала промышленного освоения территории около 300 лет назад преобладали елово-пихтовые леса с участием видов неморальной флоры. Сейчас, помимо них, значительные площади также занимают производные березовые и осиновые леса. В напочвенном покрове доминируют кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella* L.), щитовник (*Dryopteris* spp.), вейник тростниковый (*Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth), сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria* L.), живучка ползучая (*Ajuga reptans* L.), двулепестник альпийский (*Circaea alpina* L.), майник двулистный (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt) и ясколка малочетковая (*Cerastium pauciflorum* Steven ex Ser.) (Воробейчик и др., 2014). Почвенный покров сложен дерново-подзолистыми почвами, буроземами и серыми лесными почвами (Albic Retisols, Stagnic Retisols, Leptic Retisols, Haplic Cambisols, Retic Phaeozems по World Reference Base) (Korkina, Vorobeichik, 2021).

Представлены три формы гумуса системы Мюллер (Mesomull, Oligomull, Dysmull) и две формы гумуса системы Модер (Hemimoder и Eumoder) с доминированием Dysmull (Korkina, Vorobeichik, 2021). Такой спектр свидетельствует о высокой активности крупных почвенных детритофагов, активно перерабатывающих растительный опад. Эта группа (в том числе фитосапрофаги) в районе исследований включает дождевых червей, энхитреид, личинок длинноусых двукрылых, элатерид и моллюсков с численным преобладанием первых двух таксонов. Особенности почвенной макрофауны района, по сравнению с расположенными западнее и южнее регионами, можно считать очень низкое обилие мокриц, диплопод

и лесных тараканов, а также отсутствие среди дождевых червей типичных норников (Vorobeichik et al., 2021; Vorobeichik et al., 2022).

Наша работа посвящена анализу последствий загрязнения среды атмосферными выбросами Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ), расположенного на окраине г. Ревды Свердловской обл. (в 50 км к западу от Екатеринбурга, N56°50'37", E59°52'44"). Завод функционирует с 1940 г. и до недавнего времени был одним из крупнейших точечных источников промышленного загрязнения в России. Специфика негативного действия его выбросов, как и других металлургических заводов с первичной плавкой цветных металлов, заключается в усилении токсического действия потенциально токсичных металлов (Cu, Pb, Zn, Cd, Fe, Hg и др.) и металлоидов (As) из-за подкисления почв, вызванного эмиссией газообразных соединений серы, азота и фтора.

Валовой выброс СУМЗ был максимальным в середине 1970-х гг., достигая 350 000 т год⁻¹, а затем постепенно снижался: в 1980 г. он составлял 225 000 т, в 1990 г. — 148 000 т, в 2000 г. — 63 000 т, в 2004 г. — 28 000 т, а после кардинальной реконструкции предприятия в 2010 г. и до настоящего времени — всего около 3 000—5 000 т год⁻¹ (Воробейчик, Кайгородова, 2017). Несмотря на снижение выбросов, на близком расположенных к заводу участках сохраняется высокий уровень загрязнения почв (Воробейчик, Кайгородова, 2017; Korkina, Vorobeichik, 2018). Содержание металлов в лесной подстилке в 0.5—3 км к западу от СУМЗ, по данным 2016 г., составляло (мг кг⁻¹): Cu — 3484, Pb — 2462, Cd — 17, Zn — 650, что превышало фоновые значения в 93, 37, 7 и 3 раза соответственно; pH подстилки был снижен по сравнению с фоновым уровнем (5.9) на единицу (Korkina, Vorobeichik, 2018).

Многолетнее воздействие выбросов СУМЗ кардинально изменило структуру и функционирование лесных экосистем. Среди основных изменений почв и почвенной биоты следует обратить внимание на разрушение почвенных агрегатов (Коркина, Воробейчик, 2016), увеличение кислотности и снижение насыщенности обменного комплекса кальцием и магнием (Воробейчик, Кайгородова, 2017), увеличение мощности лесной подстилки (Воробейчик, 1995), смещение спектра форм гумуса от зоогенных к неззоогенным формам вплоть до перехода к крайней в ряду биологической активности формы Eumor (Korkina, Vorobeichik, 2018; Korkina, Vorobeichik, 2021), снижение общей трофической активности почвенных детритофагов (Воробейчик, Бергман, 2020; Vorobeichik, Bergman, 2021), торможение микробиальной деструкции органического вещества (Воробейчик, 2007; Воробейчик, Пищулин, 2011), исчезновение нескольких таксонов макрофауны, прежде всего, дождевых червей (Воробейчик и др., 2012; Воробейчик и др., 2019), а также тесно связанного с ними крота (Нестеркова, 2014; Воробейчик,

Нестеркова, 2015), уменьшение обилия и разнообразия почвенной микрофлоры (Mikryukov, Dulya, 2017; Mikryukov et al., 2020). Эти изменения обусловлены как прямым токсическим действием металлов, так и трансформацией среды обитания, в первую очередь из-за угнетения древесного и травяно-кустарничкового ярусов (Воробейчик и др., 2014). Непосредственно вблизи завода в напочвенном покрове сохраняются лишь 5—7 устойчивых видов (полевика тонкая (*Agrostis capillaris* L.), щучка дернистая (*Deschampsia caespitosa* P. Beauv.), коротконожка перистая (*Brachypodium pinnatum* (L.) P. Beauv.), хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum* L.), чина весенняя (*Lathyrus vernus* (L.) Bernh.), кровохлебка лекарственная (*Sanguisorba officinalis* L.), черника обыкновенная (*Vaccinium myrtillus* L.) и брусника обыкновенная (*V. vitis-idaea* L.)) из 85, произрастающих на фоновой территории (Воробейчик и др., 2014). Еще одно последствие загрязнения среды — снижение скорости разложения древесины (Бергман, Воробейчик, 2017; Dulya et al., 2019).

Восстановление экосистем после снижения выбросов СУМЗ в последнее десятилетие затронуло далеко не все компоненты биоты. В первую очередь оно выражено для групп, напрямую не связанных с почвой, в частности эпифитных лишайников (Михайлова, 2020; Михайлова, 2022), эпиксильных мхов (Трубина и др., 2022), насекомых-филлофагов (Бельская, 2018), моллюсков травостоя (Нестерков, Гребенников, 2020; Нестерков, 2022), птиц (Бельский, Ляхов, 2021; Belskii, Lyakhov, 2022), мелких млекопитающих (Мухачева, 2021). Начальные этапы восстановления отмечены и для почвенной фауны: ближе к заводу сдвинулась область распространения дождевых червей и моллюсков (Воробейчик и др., 2019), а также крота (Воробейчик, Нестеркова, 2015). Кроме того, на загрязненной территории появились формы гумуса, свидетельствующие о реколонизации ранее дефаунированных почв макрофауной (Korkina, Vorobeichik, 2021; Vorobeichik, Korkina, 2023). Эти изменения совпадают с восстановлением исходного уровня кислотности почв, что ведет к снижению подвижности и, соответственно, токсичности металлов (Воробейчик, Кайгородова, 2017).

Сбор почвенной макрофауны проведен в июне—августе 2020 г. в двух зонах загрязнения — фоновой (два участка — в 30 км и 11 км к западу от СУМЗ) и импактной (1—2 км), в елово-пихтовых лесах. В ходе маршрутного обследования участка размером около 2×2 км произвольно выбирали разлагающиеся валежные стволы деревьев, удовлетворяющие следующим критериям: 1) вид дерева — осина (*Populus tremula* L.) или липа (*Tilia cordata* Mill.); 2) диаметр фрагмента в комлевой части — не менее 10 см, длина — не менее 3 м; 3) ствол частично погружен в подстилку и минеральные горизонты почвы, но не более чем на половину диаметра; 4) четвертая стадия разложения по 5-балльной шкале (Бергман, Воробейчик, 2017), т. е. кора сохранилась частично, древесина

расслаивающаяся, с измененным цветом, легко поддается проникновению ножа, но сердцевина ствола относительно крепкая; 5) отсутствуют видимые следы пожара; 6) отсутствуют колонии муравьев в месте отбора пробы; 7) отсутствуют другие крупные древесные остатки хотя бы с одной стороны на расстоянии не менее 10 м.

Сбор проб проводили следующим образом. При помощи ручной пилы аккуратно выпиливали фрагмент валежа длиной около 0.4 м, рулеткой измеряли его длину (точность 1 см), а также длину окружности большего и меньшего торцов (точность 1 см). Объем фрагмента вычисляли по формуле для усеченного конуса. Пробу перекладывали в пластиковый контейнер, что обеспечило минимальные механические нарушения при транспортировке. Разбор проб проводили в лаборатории послойно: вначале с помощью ножа и пинцета снимали отстающую кору, затем вручную разбирали древесные волокна. Если сердцевина оставалась очень прочной и, соответственно, не заселенной почвенными беспозвоночными, ее не разбирали. В этом случае учитывали объем только разобранный части (как разницу исходного объема фрагмента и объема неразобранной части, который также вычисляли по формуле для усеченного конуса).

Одновременно отбирали два стандартных почвенных монолита размером 20×20 см и глубиной около 25–30 см: один — непосредственно под стволом, другой — на удалении 5–8 м от ствола. В последнем случае место выбирали так, чтобы монолит не соприкасался с другими видимыми или захороненными в почве КДО. Почвенные монолиты отбирали в пластиковые пакеты, отдельно лесную подстилку и органоминеральный горизонт, затем вручную разбирали в лаборатории. До разбора все пробы хранили в кондиционируемой комнате при температуре 12 °C не более 5 дней.

К макрофауне (мезофауна по М. С. Гилярову) относили беспозвоночных, различимых невооруженным глазом, которых можно было отобрать вручную с помощью пинцета, за исключением микроартропод. В данном случае мы не использовали «стандартные» размерные пороги в 10 мм по длине тела или 2 мм по его ширине, поэтому учитывали энхитреид, которые занимают промежуточное положение между макро- и мезофауной. Всех найденных беспозвоночных фиксировали в 70%-ном спирте. Не учитывали экзувии беспозвоночных и явно случайные находки, например имаго чешуекрылых.

Плотность беспозвоночных рассчитывали с учетом объема разобранный фрагмента ствола и пересчитывали в экз./дм³. В этой же размерности выражена плотность макрофауны в стандартных почвенных монолитах (их глубина принята равной 25 см, т. е. объем монолита равен 10 дм³). Средний объем разобранных фрагментов стволов в фоновой зоне составил (среднее ± ошибка) 8.86±1.67 дм³, в импактной — 8.76±0.76 дм³ (различия статистически

незначимы, *t*-критерий равен 0.06, *p* = 0.951). Обилие беспозвоночных в разных слоях (кора и древесина, подстилка и органоминеральный горизонт) суммировали в пределах каждой пробы. В общую плотность педобионтов не включили пустые коконы дождевых червей (чтобы избежать двойного учета этой группы), а также муравьев и имаго двукрылых (поскольку ручная выборка не позволяет корректно оценить численность этих групп).

Всего было проанализировано 25 фрагментов валежных стволов: 8 — в фоновой зоне, 17 — в импактной; с учетом стандартных почвенных монолитов — 75 проб.

Камеральная обработка включала разделение беспозвоночных (всего около 6.4 тыс. экз.) на крупные надвидовые таксоны, а также видовую диагностику нескольких групп: дождевых червей, многоножек, пауков, сенокосцев, моллюсков, шелконов, имаго жулици.

Видовую идентификацию половозрелых дождевых червей проводили по определителю (Всеволодова-Перель, 1997). При известной региональной фауне в большинстве случаев было возможным определение до вида также ювенильных (беспоясковых) особей. Для этого были использованы внешние признаки (окраска, форма простомиума, расположение щетинок) и также признаки внутреннего строения (форма нефридиальных пузырьков, наличие и локализация дивертикулов). Для определения пауков использовали электронный ресурс *Spiders of Europe* (www.araneae.nmbe.ch), других беспозвоночных — региональные определительные ключи (Farzaliyeva, Eshunin, 2000; Sysoev, Schileyko, 2009; Фарзалиева, 2009). Видовые названия уточнены по базе GBIF Backbone Taxonomy (www.gbif.org).

Химические анализы. Образцы древесины (без коры) из разобранных фрагментов, лесной подстилки и минерального горизонта почв измельчали на лабораторной мельнице (MF10, IKA, Германия) и просеивали через сито с диаметром отверстий 2 мм. Содержание кислоторастворимых форм макроэлементов (Ca, Mg) и потенциально токсичных металлов (Mn, Fe, Cu, Pb, Zn, Cd) определяли в вытяжке 5%-ной HNO₃, обменных форм металлов (Cu, Pb, Zn, Cd) — 0.05M раствором CaCl₂ (отношение субстрат: экстрагент равно 1 : 20, время экстракции — сутки после встряхивания на ротаторе в течение часа). Концентрации кислоторастворимых форм измерены на атомно-абсорбционном спектрометре AAS Vario 6 (Analytik Jena, Германия), обменных — contraAA 700 (Analytik Jena, Германия). pH (водный) измерен ионометрически: для древесины и подстилки отношение субстрат : деионизированная вода равно 1 : 25, для органоминеральных горизонтов — 1 : 5.

Анализ данных. Содержание элементов и обилие макрофауны сравнивали между микростациями (валежный ствол, под стволом, вне ствола) и зонами загрязнения (фоновая, импактная) с помощью

ANOVA. Переменные предварительно преобразовывали: концентрации элементов — логарифмировали, плотность — извлекали квадратный корень. Для множественных сравнений использовали критерий Тьюки.

Величину эффекта (effect size) рассчитывали с помощью отношения откликов (log Response Ratio) как натуральный логарифм отношения значения в импактной зоне к значению в фоновой либо отношения значения в КДО к значению в стандартной почвенной пробе. Доверительный интервал оценивали в соответствии с работой J. E. Pustejovsky (2018) с помощью функции LRR пакета SingleCaseES v. 0.7.2.

Разнообразие таксоценов характеризовали профилями Хилла (Chao et al., 2014), рассчитанными в пакете vegan v. 2.6. Ординацию микростаций проводили на основе расстояния Брея—Кёртиса по абсолютному обилию методом главных координат (PCoA) в пакете ape v. 5.7 (Paradis, Schliep, 2019). Использовали два варианта ординации — на уровне надвидовых таксонов и по видовому составу тех групп, где он был определен. Из-за наличия большого числа нулевых проб в импактной зоне ординация по видовому составу для отдельных таксоценов, особенно маловидовых, затруднительна. Поэтому во втором варианте использовали обобщенный массив видов по дождевым червям, моллюскам, паукообразным, литобидам и геофилидам, жукелицам, шелкоунам. В него также включили одновидовые таксоны (диплоподы, ряд семейств жесткокрылых (табл. 1)). Статистическую значимость различий группового и видового состава между зонами загрязнения и микростациями оценивали с помощью PERMANOVA (999 перестановок) в пакете vegan v. 2.6.

Расчеты реализованы в среде R v. 4.3. Для предварительного преобразования данных использовали коллекцию пакетов tidyverse, для визуализации — пакет ggplot2.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Структура макрофауны на уровне надвидовых таксонов

Качественных различий группового состава макрофауны между микростациями очень мало (табл. 1). Явно неслучайное отличие КДО от стандартных почвенных проб касается нескольких семейств жесткокрылых: в стволах отсутствуют долгоносики (Curculionidae), а в стандартных пробах — перокрылки (Ptiliidae), рогаши (Lucanidae), мертвоеды (Silphidae), шароусы (Cerylonidae) и сцидмениды (Scydmaenidae).

Такая специфика КДО, по сравнению со стандартными почвенными пробами, вполне объяснима. Отсутствующие в КДО личинки долгоносиков обычно обитают в минеральных почвенных горизонтах. Хотя среди этой группы есть ксилофильные виды, например род *Magdalis*, но их личинки предпочитают

«свежую» древесину, а не валеж поздних стадий разложения. Для найденных только в стволах семейств жесткокрылых характерно предпочтение скоплений разлагающихся растительных остатков, в том числе гниющей древесины.

Также почти нет различий в групповом составе макрофауны стволов фоновой и загрязненной территории: на загрязненных участках в КДО отсутствуют эктопаразитические нематоды (Mermithidae), энхитреиды (Enchytraeidae), личинки наездников (Hymenoptera, Parasitica) и ряд семейств двукрылых. Однако в последнем случае они отсутствуют в импактной зоне и вне стволов. Отсутствие в стволах на фоновой территории диплопод, скорее всего, случайно.

Обилие макрофауны

Абсолютные значения обилия большинства групп почвенной макрофауны в обеих зонах были выше в стволах по сравнению со стандартными почвенными пробами (табл. 1). На фоновой территории особенно контрастны различия (в 2—6 раз) для дождевых червей (Lumbricidae), сенокосцев (Opilliones), краснотелковых клещей (Acariformes, Trombididae), клязнок (Lithobiomorpha), растительноядных клопов (Heteroptera: Lygaeidae, Miridae, Tingidae), жукелиц (Carabidae), личинок комаров-звонцов (Chironomidae). В импактной зоне разница в обилии между КДО и стандартными почвенными пробами для многих групп еще более контрастна по сравнению с фоновой территорией. Так, для дождевых червей она достигает 70 раз, моллюсков — 30 раз, клопов — 10 раз, личинок чешуекрылых — 7 раз, пауков — 5 раз, диплопод — 4 раз. Только в стволах в импактной зоне встречены червецы (Coccoidea), личинки жукелиц, комаров-долгоножек (Tipulidae) и болотниц (Limoniidae).

Под стволами общее обилие макрофауны на обеих территориях ниже по сравнению со стволом и сопоставимо со стандартными почвенными пробами. Хотя на фоновой территории обилие большинства групп под стволами практически не отличается от стандартных проб, для импактной зоны можно отметить предпочтение беспозвоночными именно этой микростации. Особенно это заметно для личинок комаров-звонцов (под стволами их плотность в 17 раз выше, чем в стандартных почвенных пробах), моллюсков (8 раз), дождевых червей (7 раз), клопов (3 раза).

По результатам ANOVA, общая плотность макрофауны (табл. 1) статистически значимо различается между зонами загрязнения ($F(1; 69) = 164$, $p < 0.000001$) и микростациями ($F(2; 69) = 17.3$, $p = 0.000001$), но взаимодействие этих факторов статистически незначимо ($p = 0.480$). Другими словами, соотношение разных микростаций по обилию беспозвоночных сходно в обеих зонах.

Таблица 1. Групповой состав макрофауны (плотность, экз./дм³) в разных микростациях на фоновой и импактной территориях

Группа	Фоновая зона			Импактная зона		
	Вне ствола	КДО	Под стволом	Вне ствола	КДО	Под стволом
Nematoda (Mermithidae)	0.10 ± 0.03	0.02 ± 0.01	0.13 ± 0.06	0.01 ± 0.01	—	—
Lumbricidae, черви	1.78 ± 0.17	3.25 ± 0.84	1.16 ± 0.19	0.01 ± 0.01	0.43 ± 0.17	0.04 ± 0.03
Lumbricidae, р (полные)	0.81 ± 0.25	1.79 ± 0.41	1.10 ± 0.24	0.01 ± 0.01	0.36 ± 0.16	0.08 ± 0.04
Lumbricidae, р (пустые)*	4.53 ± 0.33	4.88 ± 1.62	6.25 ± 1.34	—	0.62 ± 0.26	0.24 ± 0.17
Enchytraeidae	0.66 ± 0.22	0.50 ± 0.12	1.05 ± 0.32	0.01 ± 0.01	—	0.02 ± 0.01
Arachnida						
Aranei	0.71 ± 0.21	0.89 ± 0.09	0.21 ± 0.08	0.22 ± 0.07	1.07 ± 0.18	0.17 ± 0.04
Opilliones	0.05 ± 0.03	0.14 ± 0.03	0.05 ± 0.03	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01
Acariformes	0.46 ± 0.07	1.16 ± 0.28	0.29 ± 0.09	0.11 ± 0.04	0.26 ± 0.04	0.05 ± 0.02
Myriapoda						
Lithobiomorpha	0.76 ± 0.09	1.93 ± 0.31	0.51 ± 0.10	0.28 ± 0.05	0.45 ± 0.10	0.35 ± 0.08
Geophilomorpha	0.79 ± 0.12	0.30 ± 0.11	0.40 ± 0.07	0.03 ± 0.01	0.03 ± 0.02	0.07 ± 0.02
Diplopoda**	0.01 ± 0.01	—	0.05 ± 0.03	0.03 ± 0.02	0.11 ± 0.06	0.12 ± 0.04
Hemiptera						
Aphidoidea, i + l	0.04 ± 0.04	0.04 ± 0.03	—	—	—	0.01 ± 0.01
Auchenorrhyncha, i + l	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.02 ± 0.01	—
Coccoidea, i + l	0.08 ± 0.06	0.02 ± 0.02	0.05 ± 0.04	—	0.04 ± 0.03	0.01 ± 0.01
Heteroptera, i + l***	0.08 ± 0.02	0.34 ± 0.10	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.13 ± 0.06	0.04 ± 0.01
Coleoptera						
Carabidae, i	0.09 ± 0.03	0.27 ± 0.08	0.05 ± 0.02	0.02 ± 0.01	0.04 ± 0.02	0.01 ± 0.01
Carabidae, l	0.01 ± 0.01	0.04 ± 0.03	0.04 ± 0.02	—	0.01 ± 0.01	0.02 ± 0.01
Staphylinidae, i	0.76 ± 0.30	1.13 ± 0.31	0.60 ± 0.18	0.29 ± 0.04	0.66 ± 0.10	0.36 ± 0.06
Staphylinidae, l + p	0.06 ± 0.02	0.14 ± 0.06	0.11 ± 0.05	0.02 ± 0.01	0.09 ± 0.04	0.02 ± 0.01
Elateridae, i	—	—	—	—	0.09 ± 0.03	—
Elateridae, l + p	0.36 ± 0.10	0.24 ± 0.05	0.14 ± 0.03	0.21 ± 0.04	0.88 ± 0.23	0.48 ± 0.08
Curculionidae, i	0.03 ± 0.02	—	0.03 ± 0.02	0.02 ± 0.01	—	—
Curculionidae, l + p	0.11 ± 0.05	—	0.03 ± 0.02	0.02 ± 0.02	—	0.02 ± 0.01
Cantharidae, i + l	0.19 ± 0.05	0.07 ± 0.06	0.10 ± 0.04	0.05 ± 0.01	0.03 ± 0.02	0.06 ± 0.02
Ptiliidae, imago	—	0.62 ± 0.20	—	—	0.45 ± 0.22	—
Chrysomelidae, l	0.03 ± 0.02	—	0.01 ± 0.01	—	—	—
Cryptophagidae, i	—	—	—	0.03 ± 0.01	0.03 ± 0.02	—
Scydmaenidae, i	—	—	—	—	0.02 ± 0.01	—
Leiodidae, i****	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	—	—	0.03 ± 0.01	—
Lycidae, i + l (<i>Dictyoptera aurora</i>)	—	—	—	—	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01
Silphidae, i (<i>Phosphuga atrata</i>)	—	0.02 ± 0.02	—	—	—	—
Melandryidae, i (<i>Orchesia duplicata</i>)	—	—	—	0.01 ± 0.01	—	—
Cerylonidae, i (<i>Cerylon histeroides</i>)	—	0.01 ± 0.01	—	—	0.01 ± 0.01	—
Lucanidae, l (<i>Ceruchus chrysomelinus</i>)	—	—	—	—	0.01 ± 0.01	—
прочие Coleoptera, i + l	0.10 ± 0.04	0.13 ± 0.06	0.13 ± 0.03	0.04 ± 0.01	0.03 ± 0.01	0.05 ± 0.02
Lepidoptera, l + p	0.06 ± 0.04	0.07 ± 0.03	0.04 ± 0.04	0.02 ± 0.02	0.13 ± 0.06	0.01 ± 0.01
Hymenoptera						

Таблица 1. Окончание

Группа	Фоновая зона			Импактная зона		
	Вне ствола	КДО	Под стволом	Вне ствола	КДО	Под стволом
Parasitica, i	0.35 ± 0.12	0.39 ± 0.11	0.25 ± 0.04	0.07 ± 0.02	0.13 ± 0.04	0.05 ± 0.03
Parasitica, l + p	0.10 ± 0.04	0.07 ± 0.05	0.05 ± 0.03	0.08 ± 0.04	—	0.01 ± 0.01
Formicidae, i + p*	0.13 ± 0.08	0.10 ± 0.06	0.06 ± 0.03	0.05 ± 0.02	0.25 ± 0.11	0.17 ± 0.07
Diptera, Nematocera						
Tipulidae, l	0.05 ± 0.03	0.12 ± 0.11	0.01 ± 0.01	—	0.02 ± 0.01	—
Limoniidae, l	0.08 ± 0.05	0.01 ± 0.01	0.14 ± 0.06	—	0.06 ± 0.03	—
Chironomidae, l	0.01 ± 0.01	0.07 ± 0.05	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.03 ± 0.02	0.20 ± 0.07
Ceratopogonidae, l	0.06 ± 0.06	—	—	—	—	—
Scatopsidae, l	—	—	—	—	—	0.09 ± 0.09
Bibionidae, l	0.50 ± 0.30	1.61 ± 1.41	1.89 ± 1.26	—	—	—
Sciaridae, l	0.08 ± 0.05	0.21 ± 0.13	0.06 ± 0.02	0.01 ± 0.01	0.07 ± 0.04	0.04 ± 0.02
прочие Nematocera, l	0.10 ± 0.04	0.06 ± 0.02	0.08 ± 0.03	0.13 ± 0.09	0.10 ± 0.04	0.21 ± 0.06
Diptera, Brachycera — Orthorrhapha						
Rhagionidae, l	0.08 ± 0.04	0.07 ± 0.03	0.09 ± 0.04	—	—	—
Asilidae, l	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	—	—	—
прочие Orthorrhapha, l	0.05 ± 0.04	—	—	—	—	—
Diptera, Brachycera — Cyclorrhapha						
Syrphidae, l	—	0.03 ± 0.02	0.01 ± 0.01	—	—	0.01 ± 0.01
Muscidae, l	—	0.02 ± 0.02	—	—	—	—
прочие Cyclorrhapha, l	0.11 ± 0.04	0.36 ± 0.18	0.13 ± 0.05	0.02 ± 0.01	0.05 ± 0.02	0.11 ± 0.07
Diptera, i*	0.05 ± 0.03	0.29 ± 0.15	0.06 ± 0.02	0.02 ± 0.01	0.06 ± 0.03	0.04 ± 0.01
прочие Insecta, i + l + p	—	0.01 ± 0.01	0.06 ± 0.02	0.03 ± 0.02	0.02 ± 0.01	0.02 ± 0.01
Mollusca	2.65 ± 0.52	3.57 ± 0.77	3.75 ± 1.21	0.02 ± 0.01	0.55 ± 0.17	0.15 ± 0.06
Всего...	12.38 ± 1.01 a	19.76 ± 3.27 a	12.83 ± 2.3 a	1.82 ± 0.24 b	6.44 ± 0.59 c	2.87 ± 0.36 b

Примечания. Здесь и в табл. 2 и 3 приведено среднее ± стандартная ошибка, учетная единица — проба (фрагмент ствола, почвенный монолит), для фоновой зоны $n = 8$, для импактной зоны $n = 17$. Для общего обилия одинаковые буквы означают отсутствие статистически значимых различий в пределах строки по критерию Тьюки ($p < 0.05$).

Стадия развития: i — imago, l — larvae, p — pupa, или кокон.

* — не включены в оценку общей плотности;

** — представлены единственным видом *Polyzonium germanicum*, за исключением одной особи *Altajosoma golovatchi*;

*** — преимущественно представлены сем. Lygaeidae, Miridae, Tingidae;

**** — представлены *Liodopria serricornis*, *Agathidium* sp., *Choleva* sp.

На загрязненной территории общая плотность макрофауны в КДО в 3.1 раза ниже по сравнению с КДО в фоновой зоне, тогда как различия между зонами по стандартным почвенным пробам более контрастны — 6.8 раза. Для отдельных групп различия еще более внушительные: загрязнение снижает плотность дождевых червей в КДО в 7.5 раза, их коконов — в 5 раз, тогда как в стандартных почвенных пробах — в 300 и 70 раз соответственно. Для моллюсков снижение плотности в КДО составляет 6 раз, а в стандартных пробах — 150 раз, геофилид — 12 и 27 раз, клопов — 3 и 6 раз. Для некоторых групп (щелкуны, пауки, личинки чешуекрылых) влияние

загрязнения разнонаправлено: уменьшение обилия в стандартных пробах сопровождается увеличением обилия в КДО.

Величины эффекта хорошо визуализируют нивелирование негативного действия загрязнения. Более выраженное концентрирование беспозвоночных в стволах на импактной территории (рис. 1а) ведет к их менее значительному подавлению в этой микростанции по сравнению со стандартными почвенными пробами (рис. 1б). Для дождевых червей, моллюсков и геофилид негативный эффект загрязнения статистически значим (т. е. доверительный интервал величины эффекта не включает ноль) в обеих

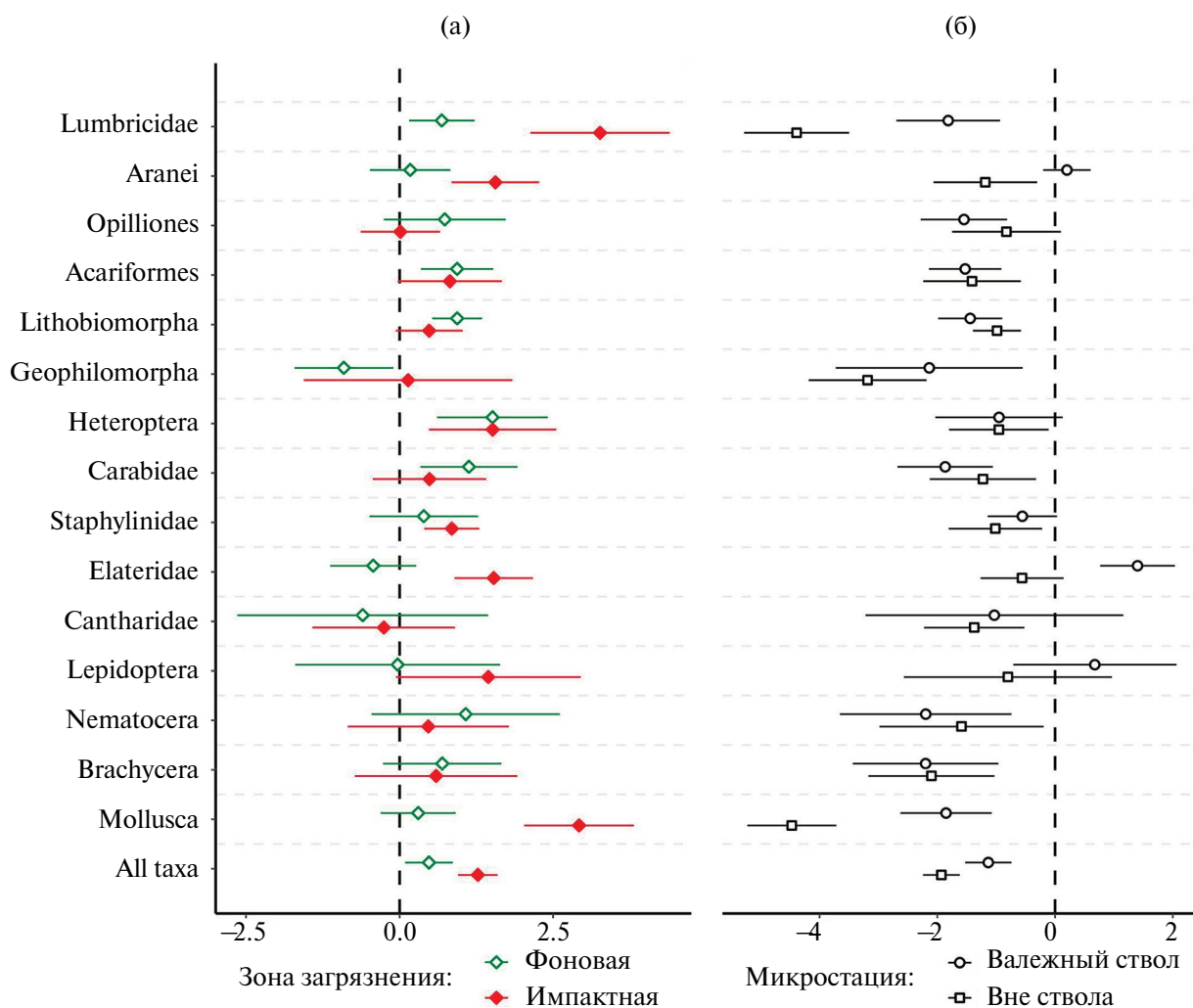


Рис. 1. Величина эффекта (effect size) и 95 %-ные доверительные интервалы для ряда таксонов: (а) — отношение обилия в валежном стволе к обилию вне ствола в фоновой и импактной зонах загрязнения, (б) — отношение обилия в импактной зоне к обилию в фоновой зоне в валежном стволе и вне ствола.

микростациях, но менее выражен в стволах по сравнению со стандартными пробами. Для ряда групп (пауки, клопы, стафилиниды, мягкотелки, шелкуны) негативный эффект загрязнения статистически значим в стандартных пробах, а в стволах — отсутствует или даже положителен.

Ординация микростаций

Ординация образцов по групповому составу макрофауны демонстрирует слабую дифференциацию микростаций на фоновой территории (рис. 2а). Стандартные почвенные пробы и пробы под стволом образуют единое облако точек (расстояние между центроидами в пространстве двух первых координат равно 0.03). От этих микростаций дистанционированы пробы в стволах (0.25—0.27). В импактной зоне ситуация аналогична, но дифференциация более выражена (рис. 3а): пробы вне ствола и под стволом образуют единое облако (расстояние между центроидами равно

0.17), от которого удалено скопление проб в стволах (0.37—0.45). Заметим, что, поскольку для ординации была использована метрика, учитывающая численность таксонов, дистанционированность макрофауны стволов отражает различия не только в относительной доле групп, но и в их абсолютной плотности. По результатам PERMANOVA, различия между микростациями по групповому составу статистически значимы: для фоновой зоны $F(2; 21) = 2.5$ ($p = 0.004$), $R^2 = 0.19$, для импактной — $F(2; 48) = 6.5$ ($p = 0.004$), $R^2 = 0.22$.

Ординация микростаций в едином для обеих зон масштабе четко визуализирует большее сходство группового состава макрофауны стволов фоновой и импактной зон по сравнению со стандартными почвенными пробами (рис. 4а). Облака точек для стандартных почвенных проб фоновой и импактной зон не пересекаются и удалены друг от друга (расстояние между центроидами равно 0.63). В противоположность этому облака точек для стволов импактной

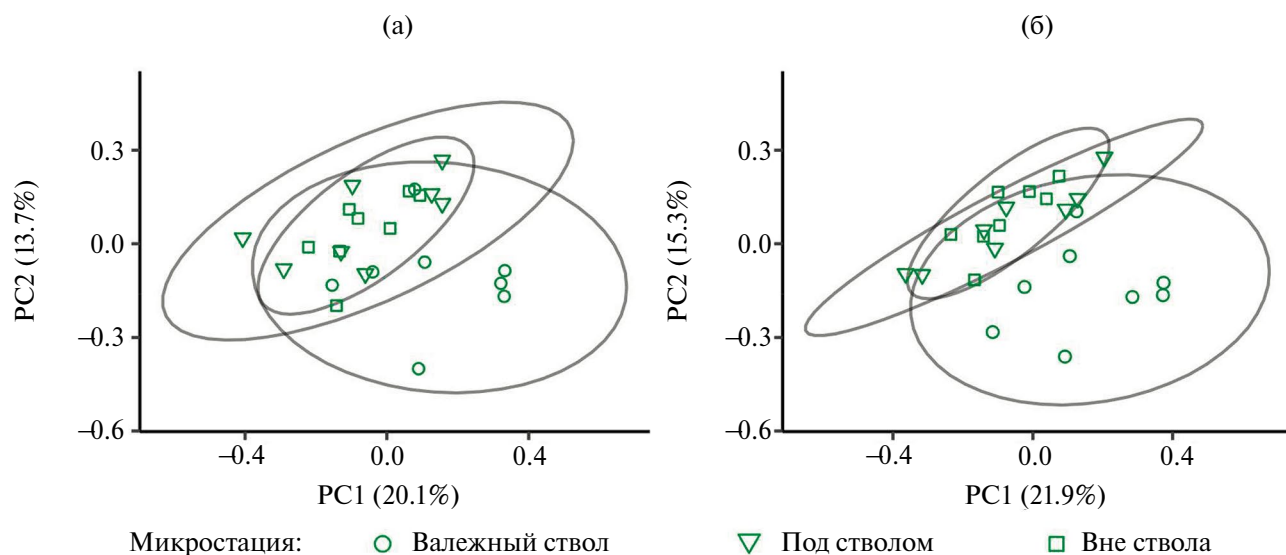


Рис. 2. Ординация трех микростаций (валежный ствол, под стволом, вне ствола) в фоновой зоне: (а) — по групповому составу макрофауны, (б) — по видовому составу нескольких таксонов (дождевые черви, моллюски, пауки, сенокосцы, многоножки, жуки, жулики, шелкоуны). В скобках — доля объясняемой дисперсии, линия обозначает 95%-ные эллипсы.

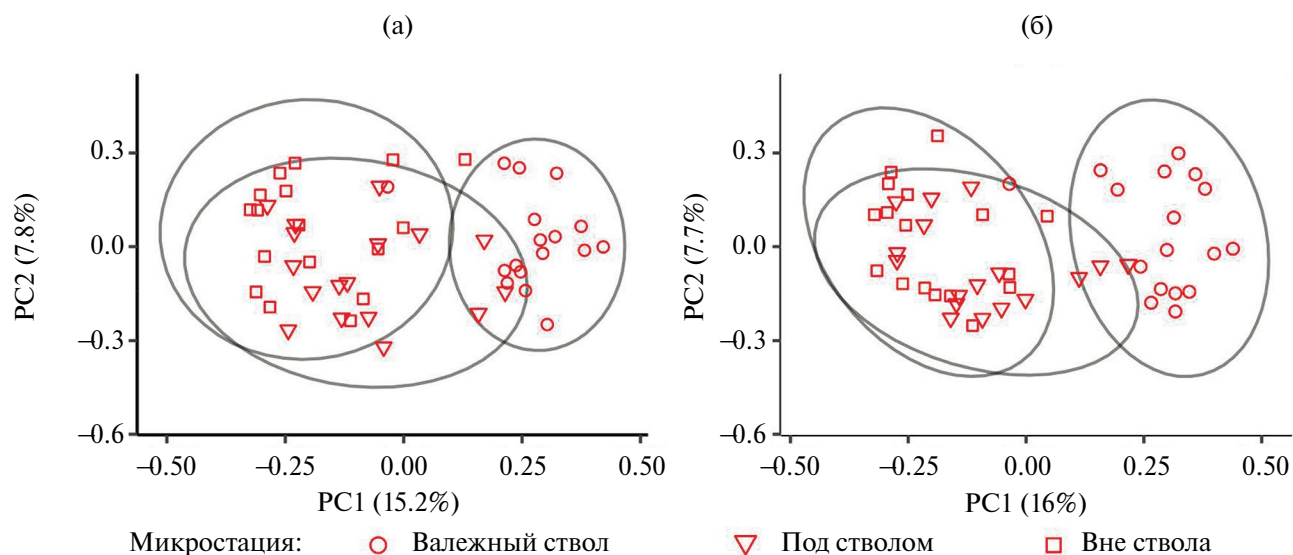


Рис. 3. Ординация трех микростаций (валежный ствол, под стволом, вне ствола) в импактной зоне: (а) — по групповому составу макрофауны, (б) — по видовому составу нескольких таксонов (дождевые черви, моллюски, пауки, сенокосцы, многоножки, жуки, жулики, шелкоуны). В скобках — доля объясняемой дисперсии, линия обозначает 95%-ные эллипсы.

зоны и обеих микростаций фоновой зоны частично пересекаются, а расстояние между центроидами меньше (0.41—0.43). По результатам PERMANOVA, различия между зонами менее выражены для макрофауны стволов ($R^2 = 0.23$, $F(1; 23) = 6.9$, $p = 0.001$) по сравнению со стандартными пробами ($R^2 = 0.39$, $F(1; 23) = 14.6$, $p = 0.001$) и пробами под стволом ($R^2 = 0.31$, $F(1; 23) = 10.3$, $p = 0.001$).

Конфигурация точек по видовому составу (рис. 2—4б) очень близка к конфигурации по групповому составу

(рис. 2—4а). Расстояния между центроидами стволов и других микростаций на уровне видов несколько больше по сравнению с соответствующими расстояниями на уровне надвидовых таксонов. Так, в фоновой зоне расстояние между центроидами стволов и двух других микростаций равно 0.31—0.33, в импактной — 0.40—0.48 (расстояния между микростациями под стволом и вне ствола почти такие же, как и для группового состава).

Учитывая известный эффект таксономического разрешения на результаты анализа реакции

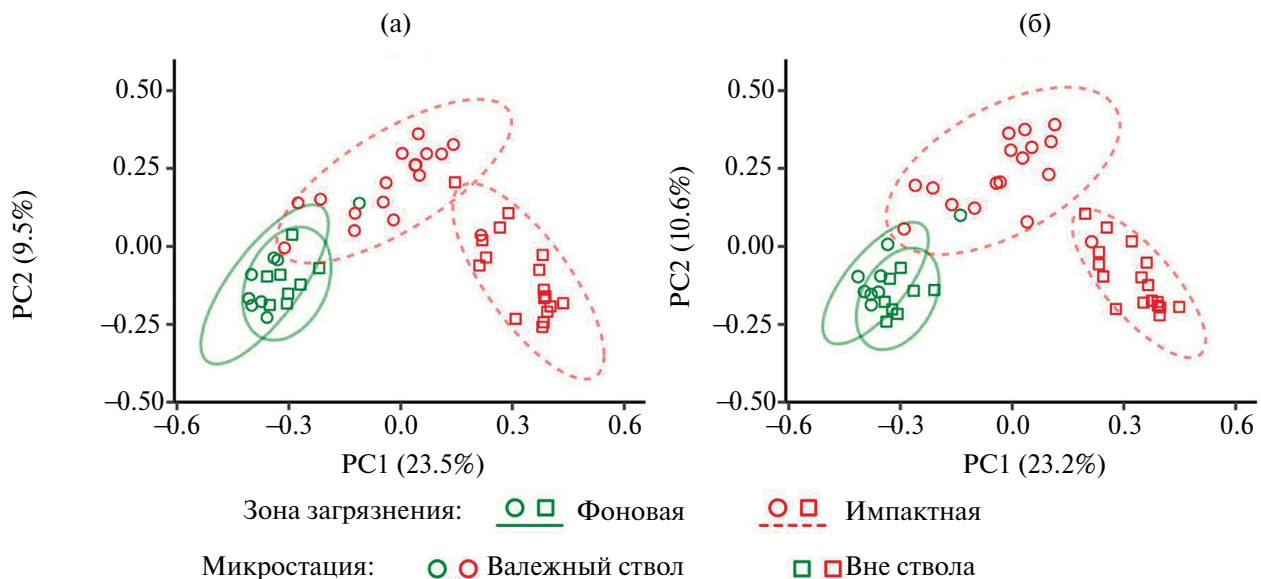


Рис. 4. Ординация двух микростаций (валежный ствол, вне ствола) в фоновой и импактной зонах: (а) — по групповому составу макрофауны, (б) — по видовому составу нескольких таксонов (дождевые черви, моллюски, пауки, сенокосцы, многоножки, жуки, шелкокры). В скобках — доля объясняемой дисперсии, линия обозначает 95%-ные эллипсы.

сообществ на какой-либо фактор (Berg, Bengtsson, 2007), мы ожидали выявить разный характер различий между сравниваемыми микростациями для уровня надвидовых таксонов и для уровня видов. Отсутствие различий, вероятно, связано с тем, что мы анализировали обобщенный список видов по нескольким таксоном, а не списки по отдельным таксоном. Заметим, что суммарно таксоны, для которых выполнены видовые определения, составляют примерно половину почвенной макрофауны (46—65 % от общей численности). Обнаруженное слабое влияние таксономического разрешения на выводы о сходстве разных микростаций важно с методической точки зрения, поскольку позволяет в первом приближении обходиться без видовых определений, оперируя крупными надвидовыми таксоном.

Структура таксоценов

Видовой состав рассмотренных таксоценов представлен в табл. 2.

Дождевые черви. На фоновой территории в валежных стволах присутствуют только две экологические группы — эпигейная (*Dendrobaena octaedra*) и эпи-эндогейная (*Rhiphaeodrilus diplotetratheca*, *Dendrodrilus rubidus*, *Eisenia atlavinyteae*, *Lumbricus rubellus*). В пределах этих экологических групп видовой состав не различается между стволами и стандартными почвенными пробами. Эндогейные виды (*Aporrectodea rosea*, *Perelia tuberosa*, *Octolasion lacteum*) в стволах отсутствуют.

Более высокое обилие червей в стволах обусловлено единственным видом, который доминирует в этой микростации, — *D. rubidus*, причем его численность

в 15 раз выше в стволах по сравнению со стандартными пробами. В импактной зоне в стволах встречаются только два вида: доминирует тот же *D. rubidus*, единично встречен также *D. octaedra*.

На загрязненной территории таксоценов дождевых червей стволов — это редуцированный вариант таксоценов фоновых КДО, в котором отсутствуют несколько обычных видов. Логично предположить более выраженную устойчивость к загрязнению двух оставшихся видов (*D. rubidus* и *D. octaedra*) по сравнению с исчезнувшими. Ранее в КДО на загрязненных участках нами был отмечен только первый из них (Воробейчик и др., 2020). Устойчивость к загрязнению этих видов согласуется с многочисленными свидетельствами других авторов, касающихся их относительно высокой толерантности к токсической нагрузке (Terhivuo et al., 1994; Langdon et al., 2001; Langdon et al., 2003; Arnold et al., 2008; Płytycz et al., 2010).

Губоногие многоножки. Среди литобиид как в КДО, так и в стандартных почвенных пробах на обоих участках доминирует *Lithobius curtipes*, среди геофилид — *Arctogeophilus macrocephalus*, остальные виды малочисленны. Хищные многоножки более разнообразны в КДО по сравнению со стандартными пробами за счет присутствия малообильных видов.

Пауки. Основу комплекса пауков составляют представители семейства Linyphiidae, среди которых относительно обильны *Maro pansibiricus*, *Porrhomma pallidum* и *Tapinocyba insecta*. К сожалению, неполовозрелые особи этого семейства не могут быть определены даже до рода, поэтому информация о различиях видового состава пауков неполная. Тем не менее

Таблица 2. Видовой состав таксоценов (плотность, экз./дм³) в разных микростациях на фоновой и импактной территориях

Вид	Фоновая зона			Импактная зона		
	Вне ствола	КДО	Под стволом	Вне ствола	КДО	Под стволом
Lumbricidae						
<i>Dendrobaena octaedra</i>	0.08 ± 0.03	0.10 ± 0.05	0.09 ± 0.04	—	0.02 ± 0.01	—
<i>Rhiphaeodrilus diplotetratheca</i>	1.24 ± 0.14	1.23 ± 0.62	0.79 ± 0.19	—	—	—
<i>Dendrodrilus rubidus*</i>	0.11 ± 0.06	1.64 ± 0.65	0.15 ± 0.04	0.01 ± 0.01	0.41 ± 0.16	0.04 ± 0.03
<i>Eisenia atlavinyteae</i>	—	0.10 ± 0.07	0.03 ± 0.02	—	—	—
<i>Lumbricus rubellus</i>	0.18 ± 0.07	0.15 ± 0.08	0.03 ± 0.02	—	—	—
<i>Aporrectodea rosea</i>	0.01 ± 0.01	—	0.01 ± 0.01	—	—	—
<i>Octolasion lacteum</i>	0.03 ± 0.02	—	0.01 ± 0.01	—	—	—
<i>Perelia tuberosa</i>	0.13 ± 0.04	—	0.05 ± 0.03	—	—	—
Aranei						
<i>Hypsosinga sp.</i>	—	—	—	—	0.01 ± 0.01	—
<i>Araneus sp.</i>	—	—	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	—	—
<i>Clubiona subsultans</i>	0.01 ± 0.01	—	—	—	—	—
<i>Clubiona sp.</i>	0.03 ± 0.02	—	—	—	—	—
<i>Dictyna sp.</i>	—	—	—	—	—	0.01 ± 0.01
<i>Micaria subopaca</i>	—	—	0.01 ± 0.01	—	—	—
<i>Phrurolithus festivus</i>	—	—	—	—	0.01 ± 0.01	—
<i>Hahnina pusilla</i>	—	—	—	0.01 ± 0.01	—	—
<i>Hahnina sibirica</i>	—	—	—	0.01 ± 0.01	—	—
<i>Agyneta subtilis-allosubtilis</i>	—	—	—	0.01 ± 0.01	—	—
<i>Allomengea scopigera</i>	—	0.04 ± 0.03	—	—	—	—
<i>Asthenargus paganus</i>	0.04 ± 0.02	—	—	—	0.01 ± 0.01	—
<i>Bolyphantes alticeps</i>	0.01 ± 0.01	—	—	—	—	—
<i>Centromerus sylvaticus</i>	—	0.05 ± 0.03	—	—	—	0.01 ± 0.01
<i>Ceratinella brevipes</i>	—	—	—	—	0.01 ± 0.01	—
<i>Ceratinella scabrosa</i>	—	—	0.01 ± 0.01	—	—	—
<i>Ceratinella sp.</i>	—	0.02 ± 0.02	—	—	—	—
<i>Decipiphantes decipiens</i>	—	—	—	—	0.01 ± 0.01	—
<i>Drapetisca socialis</i>	—	0.02 ± 0.02	—	—	—	0.01 ± 0.01
<i>Erigonella sp.</i>	—	—	—	—	—	0.01 ± 0.01
<i>Macrargus rufus</i>	0.01 ± 0.01	—	—	—	—	—
<i>Maro pansibiricus</i>	0.01 ± 0.01	0.02 ± 0.02	0.03 ± 0.02	0.04 ± 0.03	0.34 ± 0.15	0.04 ± 0.02
<i>Micrargus herbigradus</i>	0.01 ± 0.01	—	—	—	—	—
<i>Microneta viaria</i>	0.01 ± 0.01	—	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	—	—
<i>Minyriolus pusillus</i>	—	—	—	0.02 ± 0.02	0.04 ± 0.03	—
<i>Porrhomma pallidum</i>	—	—	—	—	0.14 ± 0.04	0.01 ± 0.01
<i>Tapinocyba insecta</i>	0.08 ± 0.03	0.04 ± 0.04	0.03 ± 0.02	0.05 ± 0.03	0.03 ± 0.02	0.02 ± 0.01
<i>Tenuiphantes nigriventris</i>	—	—	0.01 ± 0.01	—	—	—
<i>Thyreosthenius parasiticus</i>	—	0.05 ± 0.05	—	—	0.04 ± 0.01	0.01 ± 0.01
<i>Tibioplus diversus</i>	—	0.01 ± 0.01	—	—	0.07 ± 0.03	0.04 ± 0.01
<i>Linyphiidae spp. (indet.)</i>	0.36 ± 0.10	0.32 ± 0.08	0.10 ± 0.04	0.07 ± 0.03	0.35 ± 0.05	0.03 ± 0.01
<i>Trochosa sp.</i>	—	0.02 ± 0.02	—	—	—	—
<i>Ero furcata</i>	0.01 ± 0.01	—	—	—	—	—

Таблица 2. Продолжение

Вид	Фоновая зона			Импактная зона		
	Вне ствола	КДО	Под стволом	Вне ствола	КДО	Под стволом
<i>Metellina sp.</i>	—	—	—	—	—	0.01 ± 0.01
<i>Pachignatha sp.</i>	0.01 ± 0.01	—	—	—	—	—
<i>Robertus lividus</i>	0.11 ± 0.05	0.27 ± 0.07	—	—	0.03 ± 0.01	—
Opilliones						
<i>Nemastoma lugubre</i>	0.03 ± 0.02	0.1 ± 0.04	0.01 ± 0.01	—	—	0.01 ± 0.01
<i>Lacinius ephippiatus</i>	0.03 ± 0.02	—	—	0.01 ± 0.01	—	—
<i>Lophopilus palpinalis</i>	—	0.01 ± 0.01	0.03 ± 0.02	—	—	—
<i>Oligolophus tridens</i>	—	0.02 ± 0.02	0.01 ± 0.01	—	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01
<i>Rilaena triangularis</i>	—	0.01 ± 0.01	—	—	—	—
Lithobiomorpha и Geophilomorpha						
<i>Lithobius curtipes</i>	0.75 ± 0.09	1.84 ± 0.28	0.51 ± 0.10	0.27 ± 0.04	0.41 ± 0.10	0.34 ± 0.08
<i>Lithobius proximus</i>	—	0.07 ± 0.05	—	—	—	—
<i>Lithobius sp.</i>	—	0.01 ± 0.01	—	—	0.01 ± 0.01	—
<i>Chinobius uralensis</i>	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	—	0.01 ± 0.01	0.03 ± 0.02	0.01 ± 0.01
<i>Arctogeophilus macrocephalus</i>	0.64 ± 0.11	0.28 ± 0.11	0.28 ± 0.06	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01
<i>Escaryus japonicus</i>	0.15 ± 0.03	—	0.13 ± 0.02	0.02 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.06 ± 0.02
<i>Strigamia pusilla</i>	—	0.02 ± 0.02	—	—	—	—
Carabidae**						
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	—	0.18 ± 0.09	0.03 ± 0.02	—	—	0.01 ± 0.01
<i>Pterostichus aethiops</i>	—	0.01 ± 0.01	—	—	—	—
<i>Pterostichus melanarius</i>	—	0.01 ± 0.01	—	—	—	—
<i>Trechus secalis</i>	0.06 ± 0.02	0.03 ± 0.03	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	—	—
<i>Calathus micropterus</i>	—	—	—	—	0.02 ± 0.01	—
<i>Calathus melanocephalus</i>	0.01 ± 0.01	—	—	—	—	—
<i>Notiophilus biguttatus</i>	0.01 ± 0.01	0.03 ± 0.03	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	—	—
<i>Loricera pilicornis</i>	—	0.01 ± 0.01	—	—	—	—
<i>Carabus granulatus</i>	—	0.01 ± 0.01	—	—	—	—
<i>Agonum gracile</i>	—	—	—	—	0.02 ± 0.01	0.01 ± 0.01
Elateridae***						
<i>Athous subfuscus</i>	0.30 ± 0.11	—	0.11 ± 0.03	0.11 ± 0.03	0.01 ± 0.01	0.25 ± 0.07
<i>Dalopius marginatus</i>	0.06 ± 0.03	—	0.03 ± 0.02	0.06 ± 0.03	—	0.08 ± 0.03
<i>Ampedus sp.</i>	—	0.10 ± 0.05	—	—	0.82 ± 0.22	—
<i>Ampedus balteatus</i>	—	—	—	0.01 ± 0.01	—	0.01 ± 0.01
<i>Ampedus nigerrimus</i>	—	—	—	—	0.01 ± 0.01	—
<i>Ampedus nigrinus</i>	—	—	—	—	0.04 ± 0.02	0.02 ± 0.02
<i>Ampedus pomonae</i>	—	0.01 ± 0.01	—	—	—	—
<i>Ampedus pomorum</i>	—	—	—	—	0.04 ± 0.02	—
<i>Melanotus villosus</i>	—	0.08 ± 0.03	—	—	0.03 ± 0.01	0.01 ± 0.01
<i>Denticollis linearis</i>	—	0.04 ± 0.03	—	—	0.01 ± 0.01	—
<i>Mosotalesus impressus</i>	—	—	—	0.04 ± 0.02	0.01 ± 0.01	0.11 ± 0.04
Mollusca						
<i>Perpolita hammonis</i>	1.34 ± 0.32	0.51 ± 0.13	0.85 ± 0.18	—	0.004 ± 0.004	—
<i>Cochlicopa sp.</i>	0.44 ± 0.10	0.15 ± 0.08	0.31 ± 0.09	—	—	—
<i>Discus ruderratus</i>	0.24 ± 0.12	2.04 ± 0.57	1.86 ± 0.72	0.01 ± 0.01	0.34 ± 0.10	0.11 ± 0.05

Таблица 2. Окончание

Вид	Фоновая зона			Импактная зона		
	Вне ствола	КДО	Под стволом	Вне ствола	КДО	Под стволом
<i>Euconulus fulva</i>	0.06 ± 0.02	0.36 ± 0.13	0.31 ± 0.07	0.01 ± 0.01	0.19 ± 0.12	0.04 ± 0.02
<i>Carychium sp.</i>	0.04 ± 0.04	—	0.03 ± 0.02	—	—	—
<i>Fruticicola fruticum</i>	0.06 ± 0.03	0.02 ± 0.01	0.05 ± 0.04	—	—	—
<i>Punctum pygmaeum</i>	0.04 ± 0.02	0.15 ± 0.05	0.01 ± 0.01	—	—	—
<i>Columella sp.</i>	0.11 ± 0.04	—	—	—	—	—
<i>Vallonia costata</i>	0.25 ± 0.17	0.20 ± 0.16	0.29 ± 0.18	—	—	—
<i>Acanthinula aculeata</i>	0.01 ± 0.01	—	—	—	—	—
<i>Arion subfuscus</i>	0.01 ± 0.01	0.04 ± 0.03	—	—	0.02 ± 0.02	—
<i>Vitrina pellucida</i>	0.05 ± 0.04	0.04 ± 0.04	0.01 ± 0.01	—	—	—
<i>Vertigo sp.</i>	—	0.07 ± 0.06	0.03 ± 0.02	—	—	—

Примечания. Прочерк означает отсутствие вида.

* — Приведена суммарная численность для двух подвидов *D. rubidus subrubicundus* и *D. rubidus tenuis*, поскольку по неполовозрелым особям диагностика подвидов невозможна.

** — Только имаго.

*** — Приведено суммарное обилие для всех стадий развития (личинки составляют около 90 %).

можно отметить приуроченность к КДО в импактной зоне указанных и еще нескольких видов (*Tibioplus diversus*, *Thyreosthenius parasiticus*, *Robertus lividus*).

Более высокое обилие и разнообразие пауков в валежных стволах импактной зоны обусловлено как тенетными формами, так и не плетущими сети, что может быть связано с наличием широкого спектра убежищ и с многочисленностью потенциальных жертв. В импактной зоне, скорее всего, также немаловажна роль микроклимата: именно за счет чувствительных к иссушению неполовозрелых линиформ достигается высокая плотность пауков в стволах и под ними.

Сенокосцы в КДО фоновой зоны более разнообразны и обильны по сравнению со стандартными пробами за счет присутствия относительно многочисленного *Nemastoma lugubre* и нескольких малочисленных видов. На загрязненном участке сенокосцы единичны во всех микростациях. Интересна находка в импактной зоне гигрофильного *N. lugubre*, который ранее здесь не был зарегистрирован ни стандартными почвенными пробами, ни почвенными ловушками, ни при учете беспозвоночных травостоя (Золотарев, 2009; Воробейчик и др., 2012; Золотарев, Нестерков, 2015; Vorobeichik et al., 2022). Хотя мы обнаружили лишь одну особь этого вида, важен сам факт его обитания на загрязненной территории, причем в микростации с повышенной влажностью — под стволом дерева.

Жужелицы на фоновой территории более разнообразны в КДО по сравнению со стандартными почвенными пробами, причем как за счет относительно обильного *Pterostichus oblongopunctatus*, так и малочисленных видов. На загрязненном участке имаго жужелиц единичны во всех микростациях.

Жуки-щелкуны. Таксоцен щелкунов более разнообразен в КДО по сравнению со стандартными почвенными пробами, что обусловлено присутствием нескольких специфичных для разлагающейся древесины видов (*Ampedus* spp., *Melanotus villosus*, *Denticollis linearis*, *Mosotalesus impressus*). Кроме того, таксоцен щелкунов в КДО и более своеобразен: в нем отсутствуют доминирующие в подстилке и почве виды (*Athous subfuscus*, *Dalopius marginatus*). Отмеченная специфика КДО выражена и для фоновой, и для импактной территории, причем в последнем случае даже в большей степени, поскольку здесь выявлено наибольшее число «древесных» видов.

Большее видовое богатство и обилие щелкунов в импактной зоне, по сравнению с фоновой территорией, могут быть связаны с выраженным микробиотопическим разнообразием этой территории из-за меньшей сомкнутости древесного полога в сочетании с хорошо известной устойчивостью этой группы к загрязнению металлами (Воробейчик и др., 2012; Воробейчик и др., 2019). Другими словами, в случае щелкунов валежные стволы следует рассматривать не как микростаии выживания, а как микростаии преимущественного обитания специфического набора видов.

Моллюски. На фоновой территории видовой состав гастропод в КДО мало отличается от стандартных почвенных проб, за исключением отсутствия нескольких малообильных видов. Более высокая плотность в КДО, по сравнению со стандартными пробами, обусловлена преимущественно единственным видом — *Discus ruderalis*; кроме него в КДО обильны еще два — *Perpolita hammonis* и *Euconulus fulva*. Все эти три вида — типичные обитатели подстилki в районе исследований. Именно они, а также *Arion subfuscus*

Таблица 3. Разнообразие таксоценов в разных микростациях на фоновой и импактной территориях

Вид	Фоновая зона			Импактная зона		
	Вне ствола	КДО	Под стволом	Вне ствола	КДО	Под стволом
Lumbricidae						
Видовая насыщенность, видов на образец*	3.38 ± 0.35	2.75 ± 0.34	3.25 ± 0.39	0.06 ± 0.06	0.71 ± 0.16	0.12 ± 0.08
Общее число видов для микростации	7	5	8	1	2	1
Общее число видов на участке	8			2		
Lithobiomorpha и Geophilomorpha						
Видовая насыщенность, видов на образец	3.00 ± 0.18	2.38 ± 0.17	2.88 ± 0.12	1.24 ± 0.13	1.35 ± 0.18	1.47 ± 0.19
Общее число видов для микростации	4	6	3	4	5	4
Общее число видов на участке	7			5		
Aranei						
Видовая насыщенность, видов на образец	2.25 ± 0.82	2.13 ± 0.41	1.00 ± 0.35	0.76 ± 0.23	2.59 ± 0.36	1.18 ± 0.28
Общее число видов для микростации	12	10	7	8	12	10
Общее число видов на участке	23			22		
Opilliones						
Видовая насыщенность, видов на образец	0.50 ± 0.25	0.88 ± 0.21	0.50 ± 0.31	0.06 ± 0.06	0.06 ± 0.06	0.12 ± 0.08
Общее число видов для микростации	2	4	3	1	1	2
Общее число видов на участке	5			3		
Carabidae						
Видовая насыщенность, видов на образец	0.75 ± 0.23	1.38 ± 0.3	0.50 ± 0.18	0.18 ± 0.09	0.29 ± 0.11	0.12 ± 0.08
Общее число видов для микростации	3	7	3	2	2	2
Общее число видов на участке	8			5		
Elateridae						
Видовая насыщенность, видов на образец	1.38 ± 0.17	1.5 ± 0.35	1.00 ± 0.25	1.12 ± 0.18	2.00 ± 0.36	1.82 ± 0.19
Общее число видов для микростации	2	4	2	4	9	6
Общее число видов на участке	6			10		
Mollusca						
Видовая насыщенность, видов на образец	5.13 ± 0.84	4.5 ± 0.68	4.88 ± 0.69	0.18 ± 0.09	1.24 ± 0.24	0.65 ± 0.17
Общее число видов для микростации	12	10	10	2	4	2
Общее число видов на участке	13			4		

Примечание. * — С учетом нулевых значений, если вид отсутствует в образце.

сохраняются в стволах на загрязненной территории. Вне стволов в импактной зоне единично встречены только два вида (*D. ruderatus* и *E. fulva*).

Таким образом, можно отметить определенную специфику рассмотренных таксоценов в отношении различий между валежными стволами и стандартными почвенными пробами. Возможны разные варианты: видовой состав валежных стволов фоновой территории либо почти полностью совпадает со стандартными почвенными пробами (моллюски), либо более разнообразен (многоножки, пауки, сенокосцы, жужелицы), либо специфичен (шелкуны), либо редуцирован из-за выпадения определенной экологической группы (дождевые черви).

В импактной зоне все таксоцены, за исключением шелкунов, можно рассматривать как редуцированный вариант таксоценов фоновых стволов. В этих случаях можно предположить «скрытое» обитание в подстилке тех видов, которые в ней не обнаружены, но обитают в стволах. Вероятно, их обитание в подстилке может быть выявлено только при очень больших выборочных усилиях, существенно превосходящих обычный уровень. Обследование разлагающихся КДО фактически имитирует такое увеличение выборочных усилий, поскольку приложено к местам концентрации макрофауны.

Видовое разнообразие макрофауны

На фоновой территории нет общей для разных таксоценов закономерности различий разных микростаций по видовому богатству и видовой насыщенности (табл. 3). В одних случаях видовое богатство

больше в стандартных почвенных пробах (дождевые черви, пауки, моллюски), в других — в стволах (многоножки, сенокосцы, жужелицы, шелкуны). В импактной зоне видовое богатство в большинстве случаев выше в стволах по сравнению со стандартными пробами.

Для всех групп, за исключением шелкунов, общее для всех микростаций видовое богатство уменьшается при переходе от фоновой зоны к импактной. Профили Хилла для обобщенного по всем таксоценом списка видов резко различаются между фоновой и импактной зонами в области $q < 1$ и сближены в области $q > 2$ (рис. 5). Это означает, что различия между зонами касаются относительно малообильных видов, вносящих основной вклад в видовое богатство, тогда как различия по доминирующим видам почти не выражены.

Важно отметить, что наибольшие различия профилей Хилла между зонами наблюдаются в стандартных почвенных пробах, а наименьшие — в валежных стволах. Другими словами, различия между зонами по структуре разнообразия почвенной макрофауны в стволах сильно сглажены по сравнению со стандартными почвенными пробами.

Токсическая нагрузка

Во всех субстратах кислотность выше в импактной зоне (более чем на единицу pH) по сравнению с фоновой, но в пределах зоны она не различается между КДО и подстилкой (табл. 4). В обеих зонах содержание Са выше в КДО по сравнению с подстилкой

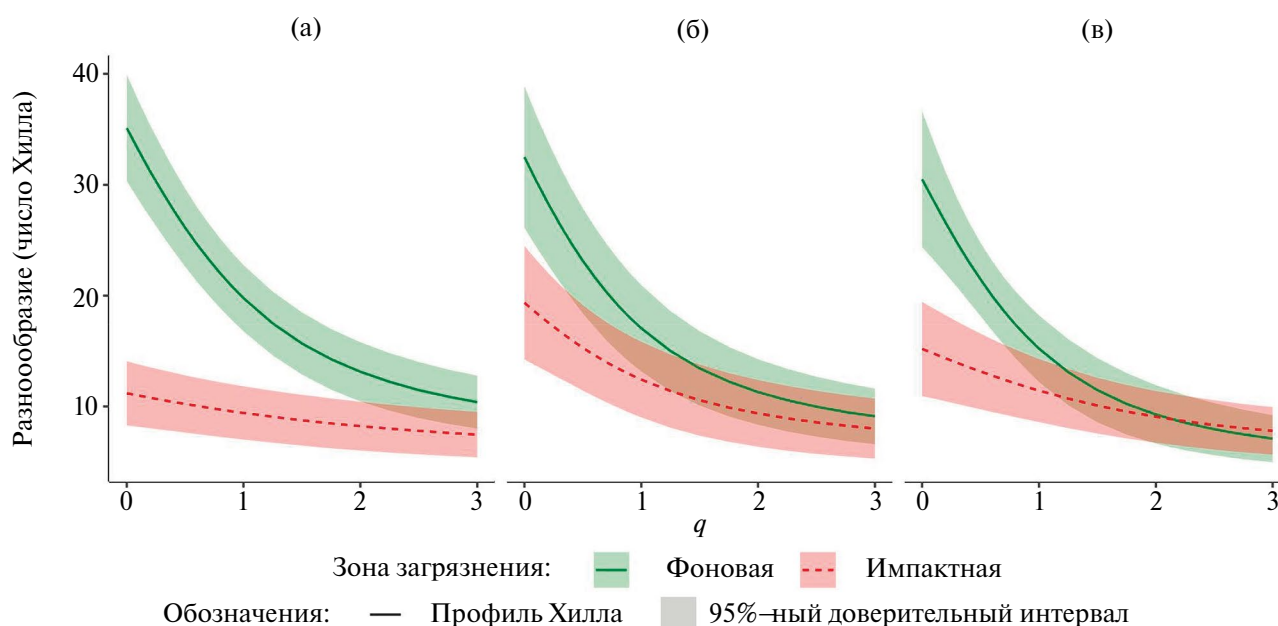


Рис. 5. Профили Хилла для обобщенного списка видов: (а) — стандартные почвенные пробы, (б) — ствол, (в) — под стволом.

Таблица 4. Содержание элементов в разных микростациях и почвенных горизонтах на фоновой и импактной территориях

Элемент	Вне ствола		КДО	Под стволом	
	Подстилка	Почва		Подстилка	Почва
Фоновая зона					
pH	5.4 (0.2) a	4.6 (0.1) b	5.0 (0.9) ab	5.3 (0.3) a	4.7 (0.2) b
Кислоторастворимые формы, мкг/г:					
Ca	12920 (4450) a	2080 (460) b	15 110 (8440) a	12 550 (3170) a	2660 (690) b
Mg	1340 (110) a	550 (140) b	1330 (870) a	1130 (180) a	640 (200) b
Mn	1690 (590) a	1090 (300) a	250 (120) b	1700 (520) a	1180 (190) a
Fe	1670 (450) a	3190 (1040) b	40 (20) c	1790 (810) a	3080 (1570) b
Cu	80.4 (44.2) a	46.6 (18.7) a	17.7 (18.8) b	91.8 (49.5) a	50.3 (19.6) a
Pb	54.6 (25) a	18.3 (4.7) b	1.7 (0.7) c	75 (44.8) a	19.3 (5.4) b
Zn	383.8 (74.6) a	157.7 (9.1) b	190.1 (56.3) b	352.7 (56.5) a	162.2 (6.1) b
Cd	2.38 (0.78) a	0.46 (0.24) b	0.88 (0.72) b	2.69 (1.09) a	0.52 (0.26) b
Обменные формы, мкг/г:					
Cu	0.92 (0.58) ab	0.27 (0.15) a	1.24 (1.22) b	0.84 (0.45) ab	0.77 (1.26) ab
Pb	0.54 (0.27) a	0.43 (0.21) a	0.39 (0.20) a	0.29 (0.10) a	0.34 (0.15) a
Zn	26.1 (13.5) a	8.8 (4.3) ab	4.2 (2.9) b	19.6 (11.7) a	8.3 (4.2) ab
Cd	0.61 (0.44) a	0.31 (0.13) ab	0.16 (0.09) b	0.61 (0.36) a	0.35 (0.21) ab
Импактная зона					
pH	4.3 (0.2) a	4.2 (0.7) a	4.3 (0.5) a	4.3 (0.2) a	4.3 (0.1) a
Кислоторастворимые формы, мкг/г:					
Ca	7890 (2240) a	2660 (600) b	10940 (4960) a	8770 (1920) a	2980 (680) b
Mg	860 (150) a	780 (70) ab	720 (250) b	840 (160) a	810 (90) ab
Mn	600 (360) a	590 (180) a	170 (90) b	760 (530) a	630 (300) a
Fe	5400 (2740) a	5880 (1320) a	70 (90) b	6080 (3120) a	5350 (1220) a
Cu	1710 (502) a	285 (101) b	68.6 (61.9) c	2070 (578) a	443 (155) b
Pb	773 (301) a	47.5 (32.4) b	9.1 (10.5) c	972 (317) a	55.3 (24.6) b
Zn	527 (170) a	224.2 (26.0) b	316 (139) c	511 (127) a	237 (31.6) bc
Cd	7.35 (3.55) a	1.95 (0.46) b	2.81 (2.45) b	7.20 (3.05) a	2.25 (0.7) b
Обменные формы, мкг/г:					
Cu	42.2 (14.3) a	9.76 (5.16) b	2.78 (5.68) c	49.9 (19.1) a	19.9 (12.3) b
Pb	4.35 (2.84) a	0.94 (1.98) bc	0.26 (0.21) c	4.67 (2.44) a	0.58 (0.35) b
Zn	122 (41) a	34.9 (10.3) b	38.0 (34.0) b	120.5 (28.2) a	42.7 (13.1) b
Cd	4.65 (1.30) a	1.63 (0.35) b	1.16 (1.00) c	4.22 (1.16) a	1.98 (0.62) b

Примечание. Приведено среднее арифметическое, в скобках — среднеквадратическое отклонение, для фоновой зоны $n = 8$, для импактной зоны $n = 17$. Одинаковые буквы означают отсутствие статистически значимых различий в пределах строки по критерию Тьюки ($p < 0.05$).

в 1.2—1.4 раза) и тем более минеральным горизонтом (в 4.1—7.3 раза).
На фоновой территории концентрации кислоторастворимых форм потенциально токсичных металлов ниже в КДО по сравнению с подстилкой: по Fe — в 45 раз, Pb — в 32 раза, остальным — в 2—7 раз.

В импактной зоне различия между КДО и подстилкой еще контрастнее: по Pb — в 85 раз, Fe — в 77 раз, Cu — в 25 раз, остальным металлам — в 1.7—3.6 раза. По обменным формам металлов различия менее выражены по сравнению с кислоторастворимыми, но также достигают 6 раз в фоновой зоне (по Zn)

и 17 раз — в импактной (по Pb). Концентрации в КДО сопоставимы (Zn и Cd) или даже ниже (остальные металлы) по сравнению с минеральным горизонтом почвы. По результатам ANOVA, все указанные различия между содержанием элементов в разных субстратах статистически значимы в импактной зоне ($p < 0.00001$), в фоновой — для всех элементов (как минимум, $p < 0.015$), за исключением обменных форм Pb и Cd.

Таким образом, подтверждено наше предположение о значительно меньшем содержании потенциально токсичных металлов в разлагающейся древесине по сравнению с лесной подстилкой и минеральным горизонтом почвы. Это сочетается с более высоким содержанием в стволах кальция, снижающего подвижность металлов. Низкая токсичность либо сама по себе, либо в сочетании с благоприятным микроклиматом может объяснять выживание почвенных беспозвоночных в КДО при их элиминации в других микростациях импактной зоны.

Меньшее содержание металлов в разлагающейся древесине, по сравнению с лесной подстилкой, было показано ранее для КДО хвойных деревьев (Mikuykov et al., 2021). Насколько нам известно, цитируемая работа и наше исследование — это первые прямые сравнения содержания металлов в разлагающейся древесине (хвойные и лиственные деревья) и лесной подстилке в условиях промышленного загрязнения. Еще одна известная нам работа по содержанию металлов в мертвой древесине (Esenin, Ma, 2000) касалась регионального загрязнения и не включала сравнения с другими субстратами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ состава и обилия почвенной макрофауны подтвердил наше предположение, что валежные стволы — это не только «концентраторы» педобионтов в фоновых лесах, но и микростации их выживания на сильно загрязненных территориях. Мы оставляем в стороне вопрос о возможных путях попадания почвенных беспозвоночных в валежные стволы на загрязненных участках, поскольку он требует специального изучения.

В настоящей работе не выявлено принципиальных различий макрофауны между стволами и стандартными почвенными пробами на уровне надвидовых таксонов. За небольшими исключениями, касающимися нескольких семейств жесткокрылых, в обеих микростациях могут быть встречены одни и те же группы беспозвоночных. На уровне видов разница между микростациями зависит от конкретного таксона — видовой состав валежных стволов либо почти совпадает со стандартными пробами (моллюски), либо специфичен (шелкуны), либо более разнообразен (многоножки, паукообразные, жуличицы), либо редуцирован из-за выпадения определенной экологической группы (дождевые черви).

Важным представляется результат по ординации микростаций: конфигурация на уровне видов почти полностью совпадает с конфигурацией на уровне надвидовых таксонов. Это означает, что в данном случае таксономическое разрешение мало повлияло на вывод о сходстве макрофауны разных микростаций.

Также важен результат, касающийся возможных причин преимущественного обитания почвенной макрофауны на загрязненных участках в валежных стволах. Учитывая огромную — достигающую почти двух порядков — разницу в содержании металлов в разлагающейся древесине по сравнению с лесной подстилкой, логично предположить, что обсуждаемый феномен может быть связан с меньшей токсичностью субстрата стволов. Это означает, что «стандартная» функция валежа как благоприятной станции для почвенных беспозвоночных за счет микроклимата и обеспеченности трофическими ресурсами для условий загрязнения дополнена специфической функцией — «островков безопасности» среди окружающих пространств высокотоксичной подстилки. В контексте прогнозируемого увеличения частоты засух из-за климатических изменений сочетание этих функций становится особенно важным для сохранения почвенной фауны. Можно также предположить, что после прекращения выбросов промышленных предприятий валежные стволы могут быть источниками расселения беспозвоночных на прилегающие территории, что следует учитывать при анализе посттехногенных восстановительных сукцессий.

Авторы признательны Э.Х. Ахуновой, Т.Н. Орехову, А.Д. Логиновой, К.Г. Хорошу и О.А. Межевикиной за пробоподготовку и проведение химических анализов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бельская Е. А. Динамика трофической активности филофагов березы в период снижения атмосферных выбросов медеплавильного завода // Экология. 2018. № 1. С. 74—80.
<https://doi.org/10.7868/S0367059718010092>
- Бельский Е. А., Ляхов А. Г. Динамика населения птиц-дуплогнездников в условиях сокращения промышленных выбросов (на примере Среднеуральского медеплавильного завода) // Экология. 2021. № 4. Р. 278—288.
<https://doi.org/10.31857/S0367059721040041>
- Бергман И. Е., Воробейчик Е. Л. Влияние выбросов медеплавильного завода на формирование запаса и разложение крупных древесных остатков в елово-пихтовых лесах // Лесоведение. 2017. № 1. С. 24—38.

- Воробейчик Е. Л. Изменение мощности лесной подстилки в условиях химического загрязнения // Экология. 1995. № 4. С. 278—284.
- Воробейчик Е. Л. Сезонная динамика пространственного распределения целлюлозолитической активности почвенной микрофлоры в условиях атмосферного загрязнения // Экология. 2007. № 6. С. 427—437.
- Воробейчик Е. Л., Бергман И. Е. Bait-lamina test в оценке загрязненных почв: выбор длительности экспонирования // Экология. 2020. № 5. С. 354—364. <https://doi.org/10.31857/S0367059720050133>
- Воробейчик Е. Л., Ермаков А. И., Гребенников М. Е. Начальные этапы восстановления сообществ почвенной мезофауны после сокращения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2019. № 2. С. 133—148. <https://doi.org/10.1134/S0367059719020112>
- Воробейчик Е. Л., Ермаков А. И., Золотарев М. П., Тунева Т. К. Изменение разнообразия почвенной мезофауны в градиенте промышленного загрязнения // Russian Entomological Journal. 2012. Т. 21. № 2. С. 203—218.
- Воробейчик Е. Л., Ермаков А. И., Нестеркова Д. В., Гребенников М. Е. Крупные древесные остатки как микростации обитания почвенной мезофауны на загрязненных территориях // Известия РАН. Серия биологическая. 2020. № 1. С. 85—95. <https://doi.org/10.1134/S0002332920010178>
- Воробейчик Е. Л., Кайгородова С. Ю. Многолетняя динамика содержания тяжелых металлов в верхних горизонтах почв в районе воздействия медеплавильного завода в период снижения его выбросов // Почвоведение. 2017. № 8. С. 1009—1024. <https://doi.org/10.7868/S0032180X17080135>
- Воробейчик Е. Л., Нестеркова Д. В. Техногенная граница распространения крота в районе воздействия медеплавильного завода: смещение в период сокращения выбросов // Экология. 2015. № 4. С. 308—312. <https://doi.org/10.7868/S0367059715040162>
- Воробейчик Е. Л., Пищулин П. Г. Влияние деревьев на скорость деструкции целлюлозы в почвах в условиях промышленного загрязнения // Почвоведение. 2011. № 5. С. 597—610.
- Воробейчик Е. Л., Трубина М. Р., Хантемирова Е. В., Бергман И. Е. Многолетняя динамика лесной растительности в период сокращения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2014. № 6. С. 448—458. <https://doi.org/10.7868/S0367059714060158>
- Всеволодова-Перель Т. С. Дождевые черви фауны России. М.: Наука, 1997. 102 с.
- Гераськина А. П. Проблемы количественной оценки и учета фаунистического разнообразия дождевых червей в лесных сообществах // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2016a. Т. 1. № 2. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-2-4>
- Гераськина А. П. Население дождевых червей (Lumbricidae) в основных типах темнохвойных лесов Печоро-Ильчского заповедника // Зоологический журнал. 2016b. Т. 95. № 4. С. 394—405. <https://doi.org/10.7868/S0044513416020094>
- Гераськина А. П., Шевченко Н. Е. Биотопическая приуроченность дождевых червей в малонарушенных лесах Тебердинского биосферного заповедника // Лесоведение. 2018. № 6. С. 464—478. <https://doi.org/10.1134/S0024114818060037>
- Золотарев М. П. Изменение таксономической структуры населения паукообразных-герпетобионтов в градиенте загрязнения от выбросов медеплавильного комбината // Экология. 2009. № 5. С. 378—382.
- Золотарев М. П., Нестерков А. В. Паукообразные (Aranei, Opiliones) лугов: реакция на загрязнение выбросами Среднеуральского медеплавильного завода // Экология. 2015. № 1. С. 48—56.
- Коркина И. Н., Воробейчик Е. Л. Индекс форм гумуса — перспективный инструмент для экологического мониторинга // Экология. 2016. № 6. С. 434—440. <https://doi.org/10.7868/S0367059716060081>
- Михайлова И. Н. Динамика сообществ эпифитных лишайников в начальный период после снижения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2020. № 1. С. 43—50. <https://doi.org/10.31857/S0367059720010072>
- Михайлова И. Н. Динамика границ распространения эпифитных макролишайников после снижения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2022. № 5. С. 321—333. <https://doi.org/10.31857/S0367059722050080>
- Мухачева С. В. Многолетняя динамика сообществ мелких млекопитающих в период снижения выбросов медеплавильного завода. I. Состав, обилие и разнообразие // Экология. 2021. № 1. С. 66—76. <https://doi.org/10.31857/S0367059721010108>
- Нестерков А. В. Признаки восстановления сообществ беспозвоночных травостоя после снижения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2022. № 6. С. 468—478. <https://doi.org/10.31857/S0367059722060130>
- Нестерков А. В., Гребенников М. Е. Сообщества моллюсков лугового травостоя в условиях снижения выбросов медеплавильного производства // Экология. 2020. № 6. С. 471—480. <https://doi.org/10.31857/S0367059720060062>
- Нестеркова Д. В. Распространение и численность европейского крота (*Talpa europaea* L.) в районах воздействия двух медеплавильных заводов на Урале // Экология. 2014. № 5. С. 385—392.
- Трубина М. Р., Михайлова И. Н., Дьяченко А. П. Динамика сообществ криптогамных организмов на мертвой древесине после снижения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2022. № 6. С. 468—478. <https://doi.org/10.31857/S0367059722060166>
- Фарзалиева Г. Ш. Определитель многоножек (Myriapoda) Урала и Приуралья // Вестник Пермского университета. 2009. Т. 10. № 36. С. 66—72.

- Arnold R. E., Hodson M. E., Langdon C. J. A Cu tolerant population of the earthworm *Dendrodrilus rubidus* (Savigny, 1862) at Coniston Copper Mines, Cumbria, UK // *Environmental Pollution*. 2008. V. 152. № 3. P. 713–722. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2007.06.048>
- Ashwood F., Vanguelova E. I., Benham S., Butt K. R. Developing a systematic sampling method for earthworms in and around deadwood // *Forest Ecosystems*. 2019. V. 6: 33. <https://doi.org/10.1186/s40663-019-0193-z>
- Belskii E., Lyakhov A. Improved breeding parameters in the pied flycatcher with reduced pollutant emissions from a copper smelter // *Environmental Pollution*. 2022. V. 302(1): 119089. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2022.119089>
- Bengtsson G., Tranvik L. Critical metal concentrations for forest soil invertebrates. A review of the limitations // *Water, Air, Soil Pollut.* 1989. V. 47. № 3-4. P. 381–417.
- Berg M. P., Bengtsson J. Temporal and spatial variability in soil food web structure // *Oikos*. 2007. V. 116. № 11. P. 1789–1804.
- Chao A., Gotelli N. J., Hsieh T. C., Sander E. L., Ma K. H., Colwell R. K., Ellison A. M. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies // *Ecological Monographs*. 2014. V. 84. № 1. P. 45–67. <https://doi.org/https://doi.org/10.1890/13-0133.1>
- Dulya O. V., Bergman I. E., Kukarskih V. V., Vorobeichik E. L., Smirnov G. Y., Mikryukov V. S. Pollution-induced slowdown of coarse woody debris decomposition differs between two coniferous tree species // *Forest Ecology and Management*. 2019. V. 448. P. 312–320. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.06.026>
- Esenin A. V., Ma W. C. Heavy metals (Cd, Cu, Zn) in wood and wood-feeding insects and other invertebrates associated with decaying pine trees // *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*. 2000. V. 64. № 2. P. 242–249.
- Farzaliyeva G. S., Esyunin S. L. The harvestman fauna of the Urals, Russia, with a key to the Ural species (Arachnida: Opiliones) // *Arthropoda Selecta*. 2000. V. 8. № 3. P. 183–199.
- Harmon M. E., Franklin J. F., Swanson F. J., Sollins P., Gregory S. V., Lattin J. D., Anderson N. H., Cline S. P., Aumen N. G., Sedell J. R., Lienkaemper G. W., Cromack Jr K., Cummins K. W. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems // *Advances in Ecological Research*. 1986. V. 15. P. 133–302.
- Haughian S. R., Frego K. A. Does CWD mediate microclimate for epixylic vegetation in boreal forest understories? A test of the moisture-capacitor hypothesis // *Forest Ecology and Management*. 2017. V. 389. P. 341–351. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.01.011>
- Huhta V., Siira-Pietikäinen A., Penttinen R. Importance of dead wood for soil mite (Acarina) communities in boreal old-growth forests // *Soil Organisms*. 2012. V. 84. № 3. P. 499–512.
- Jabin M., Mohr D., Kappes H., Topp W. Influence of deadwood on density of soil macro-arthropods in a managed oak-beech forest // *Forest Ecology and Management*. 2004. V. 194. № 1-3. P. 61–69. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.01.053>
- Kappes H., Catalano C., Topp W. Coarse woody debris ameliorates chemical and biotic soil parameters of acidified broad-leaved forests // *Applied Soil Ecology*. 2007. V. 36. № 2. P. 190–198. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2007.02.003>
- Kappes H., Jabin M., Kulfan J., Zach P., Topp W. Spatial patterns of litter-dwelling taxa in relation to the amounts of coarse woody debris in European temperate deciduous forests // *Forest Ecology and Management*. 2009. V. 257. № 4. P. 1255–1260. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2008.11.021>
- Kemencei Z., Farkas R., Pall-Gergely B., Vilisics F., Nagy A., Hornung E., Solymos P. Microhabitat associations of land snails in forested dolinas: implications for coarse filter conservation // *Community Ecology*. 2014. V. 15. № 2. P. 180–186. <https://doi.org/10.1556/comec.15.2014.2.6>
- Khanina L., Bobrovsky M. Value of large *Quercus robur* fallen logs in enhancing the species diversity of vascular plants in an old-growth mesic broad-leaved forest in the Central Russian Upland // *Forest Ecology and Management*. 2021. V. 491: 119172. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119172>
- Kluber M. R., Olson D. H., Puettmann K. J. Downed wood microclimates and their potential impact on plethodontid salamander habitat in the Oregon Coast Range // *Northwest Science*. 2009. V. 83. № 1. P. 25–34.
- Korkina I. N., Vorobeichik E. L. Humus Index as an indicator of the topsoil response to the impacts of industrial pollution // *Applied Soil Ecology*. 2018. V. 123. P. 455–463. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.09.025>
- Korkina I. N., Vorobeichik E. L. Non-typical degraded and regraded humus forms in metal-contaminated areas, or there and back again // *Geoderma*. 2021. V. 404: 115390. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2021.115390>
- Langdon C. J., Pearce T. G., Feldmann J., Semple K. T., Meharg A. A. Arsenic speciation in the earthworms *Lumbricus rubellus* and *Dendrodrilus rubidus* // *Environmental Toxicology and Chemistry*. 2003. V. 22. № 6. P. 1302–1308.
- Langdon C. J., Pearce T. G., Meharg A. A., Semple K. T. Resistance to copper toxicity in populations of the earthworms *Lumbricus rubellus* and *Dendrodrilus rubidus* from contaminated mine wastes // *Environmental Toxicology and Chemistry*. 2001. V. 20. № 10. P. 2336–2341.
- Mikryukov V. S., Dulya O. V. Contamination-induced transformation of bacterial and fungal communities in spruce-fir and birch forest litter // *Applied Soil Ecology*. 2017. V. 114. P. 111–122. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.03.003>
- Mikryukov V. S., Dulya O. V., Bergman I. E., Lihodeevskiy G. A., Loginova A. D., Tedersoo L. Sheltering role of

- well-decayed conifer logs for forest floor fungi in long-term polluted boreal forests // *Frontiers in Microbiology*. 2021. V. 12: 729244.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.729244>
- Mikryukov V. S., Dulya O. V., Modorov M. V. Phylogenetic signature of fungal response to long-term chemical pollution // *Soil Biology and Biochemistry*. 2020. V. 140: 107644.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.107644>
- Paradis E., Schliep K. ape 5.0: An environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R // *Bioinformatics*. 2019. V. 35. P. 526–528.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty633>
- Parisi F., Pioli S., Lombardi F., Fravolini G., Marchetti M., Tognetti R. Linking deadwood traits with saproxylic invertebrates and fungi in European forests — A review // *IForest*. 2018. V. 11. № 3. P. 423–436.
<https://doi.org/10.3832/ifor2670-011>
- Peel M. C., Finlayson B. L., McMahon T. A. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification // *Hydrology and Earth System Sciences*. 2007. V. 11. № 5. P. 1633–1644.
<https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>
- Persson T., Lenoir L., Vegerfors B. Which macroarthropods prefer tree stumps over soil and litter substrates? // *Forest Ecology and Management*. 2013. V. 290. P. 30–39.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.09.009>
- Plutyicz B., Kielbasa E., Grebosz A., Duchnowski M., Morgan A. J. Riboflavin mobilization from eleocyte stores in the earthworm *Dendrodrilus rubidus* inhabiting aerically-contaminated Ni smelter soil // *Chemosphere*. 2010. V. 81. № 2. P. 199–205.
<https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2010.06.056>
- Pustejovsky J. E. Using response ratios for meta-analyzing single-case designs with behavioral outcomes // *Journal of School Psychology*. 2018. V. 68. P. 99–112.
<https://doi.org/10.1016/j.jsp.2018.02.003>
- Raymond-Léonard L. J., Bouchard M., Handa I. T. Dead wood provides habitat for springtails across a latitudinal gradient of forests in Quebec, Canada // *Forest Ecology and Management*. 2020. V. 472: 118237.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118237>
- Römbke J., Blick T., Dorow W. H. O. *Allolobophora idella* (Lumbricidae), a truly arboreal earthworm in the temperate region of Central Europe // *Soil Organisms*. 2017. V. 89. № 2. P. 75–84.
- Spiders of Europe [Электронный ресурс].
<https://www.araneae.nmbe.ch> (дата обращения: 03.10.2023).
- Sysoev A., Schileyko A. Land snails and slugs of Russia and adjacent countries. Sofia; Moscow: Pensoft, 2009. 179 p.
- Terhivuo J., Pankakoski E., Hyvärinen H., Koivisto I. Pb uptake by ecologically dissimilar earthworm (Lumbricidae) species near a lead smelter in south Finland // *Environmental Pollution*. 1994. V. 85. № 1. P. 87–96.
- Topp W., Kappes H., Kulfan J., Zach P. Distribution pattern of woodlice (Isopoda) and millipedes (Diplopoda) in four primeval forests of the western Carpathians (Central Slovakia) // *Soil Biology and Biochemistry*. 2006. V. 38. № 1. P. 43–50.
- Vorobeichik E., Nesterkov A., Ermakov A., Zolotarev M., Grebennikov M. Diversity and abundance of soil macroinvertebrates along a contamination gradient in the Central Urals, Russia // *Biodiversity Data Journal*. 2022. V. 10: e76968.
<https://doi.org/10.3897/BDJ.10.e76968>
- Vorobeichik E., Nesterkov A., Golovanova E., Nesterkova D., Ermakov A., Grebennikov M. Long-term dynamics of the abundance of earthworms and enchytraeids (Annelida, Clitellata: Lumbricidae, Enchytraeidae) in forests of the Central Urals, Russia // *Biodiversity Data Journal*. 2021. V. 9: e75466.
<https://doi.org/10.3897/BDJ.9.e75466>
- Vorobeichik E. L., Bergman I. E. Bait-lamina test for assessment of polluted soils: Rough vs. Precise scales // *Ecological Indicators*. 2021. V. 122: 107277.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107277>
- Vorobeichik E. L., Korkina I. N. A bizarre layer cake: Why soil animals recolonizing polluted areas shape atypical humus forms // *Science of the Total Environment*. 2023. V. 904: 166810.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.166810>
- Zuo J., Fonck M., van Hal J., Cornelissen J. H. C., Berg M. P. Diversity of macro-detritivores in dead wood is influenced by tree species, decay stage and environment // *Soil Biology and Biochemistry*. 2014. V. 78. P. 288–297.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.08.010>

The Role of Coarse Woody Debris in the Survival of Soil Macrofauna in Metal-Contaminated Areas in the Middle Urals

E. L. Vorobeichik^{1, *}, A. I. Ermakov¹, M. E. Grebennikov¹, D. V. Nesterkova¹,
M. P. Zolotarev¹, A. N. Sozontov¹

¹ Institute of Plant and Animal Ecology of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
8 Marta st., 202, Yekaterinburg, 620144, Russian Federation

*E-mail: ev@ipae.uran.ru

Soil macrofauna of three microstations was compared between background and contaminated areas: within decaying trunks of deciduous trees (linden, aspen) in the final stages of decomposition, beneath the trunks and outside the influence of the trunks (standard soil samples). The composition of macrofauna was analysed at two levels: (i) supraspecific taxa and (ii) species for several taxocenes (earthworms, centipedes, arachnids, ground beetles, click beetles, and mollusks). The study was conducted in the spruce-fir forests of the southern taiga, in the area affected by emissions from the Middle Ural Copper Smelter. At the level of supraspecific taxa, the composition of macrofauna differs little between decaying trunks and standard soil samples. At the species level, the difference between microsites depends on the specific taxocene: the species composition within decaying trunks either almost coincides with that of standard samples (mollusks), or is more specialized (click beetles), or is more diverse (centipedes, arachnids, ground beetles), or is reduced due to the loss of a specific ecological group (earthworms). The ordination of microsites based on the general list of species for the investigated taxocenes aligns with the ordination based on the composition of macrofauna at the supraspecific level. The total density and abundance of most groups of soil macrofauna are higher in trunks than in standard samples. In the background area, the difference is especially pronounced (2–6 times) for earthworms, harvestmen, lithobiids, herbivorous heteroptera, ground beetles, and chironomid larvae. In contaminated areas, the difference is even more substantial: for earthworms it is 70 times, for mollusks — 30 times, for heteroptera — 10 times, for lepidopteran larvae — 7 times, for spiders — 5 times, for diplopods — 4 times. The predominant habitation of soil macrofauna in decaying trunks within contaminated area may be associated with a significantly lower concentrations of potentially toxic metals in decomposing wood compared to forest litter: for Pb, the difference is 85 times, for Fe — 77 times, for Cu — 25 times, for Cd — 2.6 times, for Zn — 1.7 times. Thus, the negative impacts of pollution on soil macrofauna are less pronounced in decaying tree trunks than in standard soil samples.

Keywords: heavy metals, copper smelter, industrial pollution, toxic load, decaying tree trunks, soil invertebrates, biodiversity, resistance.

Acknowledgement: The material for the study was collected with financial support from the RFBR (project 2018-04-00160), data analysis and article preparation were conducted within the framework of the State contract with the Institute of Plant and Animal Ecology of the Ural branch of the RAS (project 122021000076-9).

REFERENCES

- Arnold R. E., Hodson M. E., Langdon C. J., A Cu tolerant population of the earthworm *Dendrodrilus rubidus* (Savigny, 1862) at Coniston Copper Mines, Cumbria, UK, *Environmental Pollution*, 2008, Vol. 152, No. 3, pp. 713–722. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2007.06.048>
- Ashwood F., Vanguelova E. I., Benham S., Butt K. R., Developing a systematic sampling method for earthworms in and around deadwood, *Forest Ecosystems*, 2019, Vol. 6: 33. <https://doi.org/10.1186/s40663-019-0193-z>
- Bel'skii E. A., Lyakhov A. G., Dynamics of the community of hole-nesting birds upon reduction of industrial emissions (the example of the Middle Ural Copper Smelter) *Russian Journal of Ecology*, 2021, Vol. 52, No. 4, pp. 296–306. <https://doi.org/10.1134/S1067413621040044>
- Belskaya E. A., Dynamics of trophic activity of leaf-eating insects on birch during reduction of emissions from the Middle Ural Copper Smelter, *Russian Journal of Ecology*, 2018, Vol. 49, No. 1, pp. 87–92. <https://doi.org/10.1134/s1067413617060029>

- Belskii E., Lyakhov A., Improved breeding parameters in the pied flycatcher with reduced pollutant emissions from a copper smelter, *Environmental Pollution*, 2022, Vol. 302(1): 119089.
<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2022.119089>
- Bengtsson G., Tranvik L., Critical metal concentrations for forest soil invertebrates. A review of the limitations, *Water, Air, Soil Pollut*, 1989, Vol. 47, No. 3-4, pp. 381–417.
- Berg M. P., Bengtsson J., Temporal and spatial variability in soil food web structure, *Oikos*, 2007, Vol. 116, No. 11, pp. 1789–1804.
- Bergman I. E., Vorobeichik E. L., The effect of a copper smelter emissions on the stock and decomposition of coarse woody debris in spruce and fir woodlands, *Contemporary Problems of Ecology*, 2017, Vol. 10, No. 7, pp. 790–803.
<https://doi.org/10.1134/S1995425517070022>
- Chao A., Gotelli N. J., Hsieh T. C., Sander E. L., Ma K. H., Colwell R. K., Ellison A. M., Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies, *Ecological Monographs*, 2014, Vol. 84, No. 1, pp. 45–67.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1890/13-0133.1>
- Dulya O. V., Bergman I. E., Kukarskih V. V., Vorobeichik E. L., Smirnov G. Y., Mikryukov V. S., Pollution-induced slowdown of coarse woody debris decomposition differs between two coniferous tree species, *Forest Ecology and Management*, 2019, Vol. 448, pp. 312–320.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.06.026>
- Esenin A. V., Ma W. C., Heavy metals (Cd, Cu, Zn) in wood and wood-feeding insects and other invertebrates associated with decaying pine trees, *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 2000, Vol. 64, No. 2, pp. 242–249.
- Farzalieva G. S., Esyunin S. L., The harvestman fauna of the Urals, Russia, with a key to the Ural species (Arachnida: Opiliones), *Arthropoda Selecta*, 2000, Vol. 8, No. 3, pp. 183–199.
- Farzalieva G. S., Opredelitel' mnogonozhek (Myriapoda) Urala i Priural'ya (The identification keys of Ural Myriapoda), *Vestnik Permskogo universiteta*, 2009, Vol. 10, No. 36, pp. 66–72.
- Geras'kina A. P., Naselenie dozhdevykh chervei (Lumbricidae) v osnovnykh tipakh temnokhvoinykh lesov Pechoro-Ilychskogo zapovednika (Population of earthworms (Lumbricidae) in the main types of dark coniferous forests at the Pechora-Ilych nature reserve), *Zoologicheskii zhurnal*, 20166, Vol. 95, No. 4, pp. 394–405.
<https://doi.org/10.7868/S0044513416020094>
- Geras'kina A. P., Problemy kolichestvennoi otsenki i ucheta faunisticheskogo raznoobraziya dozhdevykh chervei v lesnykh soobshchestvakh (Problems of quantification and accounting faunal diversity of earthworms in forest communities), *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2016a, Vol. 1, No. 2.
<https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-2-4>
- Geras'kina A. P., Shevchenko N. E., Biotopicheskaya priurochennost' dozhdevykh chervei v malonarushennykh lesakh Teberdinskogo biosfernogo zapovednika (Biotopic association of earthworms in intact forests of Teberda Nature Reserve), *Lesovedenie*, 2018, No. 6, pp. 464–478.
<https://doi.org/10.1134/S0024114818060037>
- Harmon M. E., Franklin J. F., Swanson F. J., Solins P., Gregory S. V., Lattin J. D., Anderson N. H., Cline S. P., Aumen N. G., Sedell J. R., Lienkaemper G. W., Cromack Jr K., Cummins K. W., Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems, *Advances in Ecological Research*, 1986, Vol. 15, pp. 133–302.
- Haughian S. R., Frego K. A., Does CWD mediate microclimate for epixylic vegetation in boreal forest understories? A test of the moisture-capacitor hypothesis, *Forest Ecology and Management*, 2017, Vol. 389, pp. 341–351.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.01.011>
- Huhta V., Siira-Pietikäinen A., Penttinen R., Importance of dead wood for soil mite (Acarina) communities in boreal old-growth forests, *Soil Organisms*, 2012, Vol. 84, No. 3, pp. 499–512.
- Jabin M., Mohr D., Kappes H., Topp W., Influence of deadwood on density of soil macro-arthropods in a managed oak-beech forest, *Forest Ecology and Management*, 2004, Vol. 194, No. 1-3, pp. 61–69.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.01.053>
- Kappes H., Catalano C., Topp W., Coarse woody debris ameliorates chemical and biotic soil parameters of acidified broad-leaved forests, *Applied Soil Ecology*, 2007, Vol. 36, No. 2, pp. 190–198.
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2007.02.003>
- Kappes H., Jabin M., Kulfan J., Zach P., Topp W., Spatial patterns of litter-dwelling taxa in relation to the amounts of coarse woody debris in European temperate deciduous forests, *Forest Ecology and Management*, 2009, Vol. 257, No. 4, pp. 1255–1260.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2008.11.021>
- Kemencei Z., Farkas R., Pall-Gergely B., Vilisics F., Nagy A., Hornung E., Solymos P., Microhabitat associations of land snails in forested dolinas: Implications for coarse filter conservation, *Community Ecology*, 2014, Vol. 15, No. 2, pp. 180–186.
<https://doi.org/10.1556/comec.15.2014.2.6>
- Khanina L., Bobrovsky M., Value of large *Quercus robur* fallen logs in enhancing the species diversity of vascular plants in an old-growth mesic broad-leaved forest in the Central Russian Upland, *Forest Ecology and Management*, 2021, Vol. 491: 119172.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119172>
- Kluber M. R., Olson D. H., Puettmann K. J., Downed wood microclimates and their potential impact on plethodontid salamander habitat in the Oregon Coast Range, *Northwest Science*, 2009, Vol. 83, No. 1, pp. 25–34.
- Korkina I. N., Vorobeichik E. L., Humus Index as an indicator of the topsoil response to the impacts of industrial pollution, *Applied Soil Ecology*, 2018, Vol. 123, pp. 455–463.
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.09.025>

- Korkina I. N., Vorobeichik E. L., Non-typical degraded and regraded humus forms in metal-contaminated areas, or there and back again, *Geoderma*, 2021, Vol. 404: 115390. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2021.115390>
- Korkina I. N., Vorobeichik E. L., The Humus index: A promising tool for environmental monitoring, *Russian Journal of Ecology*, 2016, Vol. 47, No. 6, pp. 526—531. <https://doi.org/10.1134/S1067413616060084>
- Langdon C. J., Pearce T. G., Feldmann J., Semple K. T., Meharg A. A., Arsenic speciation in the earthworms *Lumbricus rubellus* and *Dendrodrilus rubidus*, *Environmental Toxicology and Chemistry*, 2003, Vol. 22, No. 6, pp. 1302—1308.
- Langdon C. J., Pearce T. G., Meharg A. A., Semple K. T., Resistance to copper toxicity in populations of the earthworms *Lumbricus rubellus* and *Dendrodrilus rubidus* from contaminated mine wastes, *Environmental Toxicology and Chemistry*, 2001, Vol. 20, No. 10, pp. 2336—2341.
- Mikhailova I. N., Dynamics of distribution boundaries of epiphytic macrolichens after reduction of emissions from a copper smelter, *Russian Journal of Ecology*, 2022, Vol. 53, No. 5, pp. 335—346. <https://doi.org/10.1134/S1067413622050083>
- Mikhailova I. N., Dynamics of epiphytic lichen communities in the initial period after reduction of emissions from a copper smelter, *Russian Journal of Ecology*, 2020, Vol. 51, No. 1, pp. 38—45. <https://doi.org/10.1134/S1067413620010075>
- Mikryukov V. S., Dulya O. V., Bergman I. E., Lihodeevskiy G. A., Loginova A. D., Tedersoo L., Sheltering role of well-decayed conifer logs for forest floor fungi in long-term polluted boreal forests, *Frontiers in Microbiology*, 2021, Vol. 12: 729244. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.729244>
- Mikryukov V. S., Dulya O. V., Contamination-induced transformation of bacterial and fungal communities in spruce-fir and birch forest litter, *Applied Soil Ecology*, 2017, Vol. 114, pp. 111—122. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.03.003>
- Mikryukov V. S., Dulya O. V., Modorov M. V., Phylogenetic signature of fungal response to long-term chemical pollution, *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, Vol. 140: 107644. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.107644>
- Mukhacheva S. V., Long-term dynamics of small mammal communities in the period of reduction of copper smelter emissions: 1. Composition, abundance, and diversity, *Russian Journal of Ecology*, 2021, Vol. 52, No. 1, pp. 84—93. <https://doi.org/10.1134/S1067413621010100>
- Nesterkov A. V., Grebennikov M. E., Grassland land snail communities after reduction of emissions from a copper smelter, *Russian Journal of Ecology*, 2020, Vol. 51, No. 6, pp. 578—588. <https://doi.org/10.1134/S1067413620060065>
- Nesterkov A. V., Recovery signs in grass-stand invertebrate communities after a decrease in copper-smelting emissions, *Russian Journal of Ecology*, 2022, V. 53, No. 6, pp. 553—564. <https://doi.org/10.1134/S1067413622060133>
- Nesterkova D. V., Distribution and abundance of European mole (*Talpa europaea* L.) in areas affected by two Ural copper smelters, *Russian Journal of Ecology*, 2014, Vol. 45, No. 5, pp. 429—436.
- Paradis E., Schliep K., ape 5.0: An environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R, *Bioinformatics*, 2019, Vol. 35, pp. 526—528. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty633>
- Parisi F., Pioli S., Lombardi F., Fravolini G., Marchetti M., Tognetti R., Linking deadwood traits with saproxylic invertebrates and fungi in European forests — A review, *IForest*, 2018, Vol. 11, No. 3, pp. 423—436. <https://doi.org/10.3832/for2670-011>
- Peel M. C., Finlayson B. L., McMahon T. A., Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification, *Hydrology and Earth System Sciences*, 2007, Vol. 11, No. 5, pp. 1633—1644. <https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>
- Persson T., Lenoir L., Vegerfors B., Which macroarthropods prefer tree stumps over soil and litter substrates?, *Forest Ecology and Management*, 2013, Vol. 290, pp. 30—39. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.09.009>
- Płytycz B., Kielbasa E., Grebosz A., Duchnowski M., Morgan A. J., Riboflavin mobilization from eleocyte stores in the earthworm *Dendrodrilus rubidus* inhabiting aerially-contaminated Ni smelter soil, *Chemosphere*, 2010, Vol. 81, No. 2, pp. 199—205. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2010.06.056>
- Pustejovsky J. E., Using response ratios for meta-analyzing single-case designs with behavioral outcomes, *Journal of School Psychology*, 2018, Vol. 68, pp. 99—112. <https://doi.org/10.1016/j.jsp.2018.02.003>
- Raymond-Léonard L. J., Bouchard M., Handa I. T., Dead wood provides habitat for springtails across a latitudinal gradient of forests in Quebec, Canada, *Forest Ecology and Management*, 2020, Vol. 472: 118237. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118237>
- Römbke J., Blick T., Dorow W. H. O., *Allolobophoridella eiseni* (Lumbricidae), a truly arboreal earthworm in the temperate region of Central Europe, *Soil Organisms*, 2017, Vol. 89, No. 2, pp. 75—84.
- Spiders of Europe, available at: www.araneae.nmbe.ch (October 03, 2023).
- Sysoev A., Schileyko A., *Land snails and slugs of Russia and adjacent countries*, Sofia, Moscow: Pensoft, 2009, 179 p.
- Terhivuo J., Pankakoski E., Hyvärinen H., Koivisto I., Pb uptake by ecologically dissimilar earthworm (Lumbricidae) species near a lead smelter in south Finland, *Environmental Pollution*, 1994, Vol. 85, No. 1, pp. 87—96.
- Topp W., Kappes H., Kulfan J., Zach P., Distribution pattern of woodlice (Isopoda) and millipedes (Diplopoda) in four primeval forests of the western Carpathians (Central Slovakia), *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, Vol. 38, No. 1, pp. 43—50.

- Trubina M. R., Mikhailova I. N., Dyachenko A. P., Dynamics of communities of cryptogamic organisms on dead wood after reduction of the emissions from a copper smelter, *Russian Journal of Ecology*, 2022, Vol. 53, No. 6, pp. 437–447. <https://doi.org/10.1134/S1067413622060169>
- Vorobeichik E., Nesterkov A., Ermakov A., Zolotarev M., Grebennikov M., Diversity and abundance of soil macroinvertebrates along a contamination gradient in the Central Urals, Russia, *Biodiversity Data Journal*, 2022, Vol. 10: e76968. <https://doi.org/10.3897/BDJ.10.e76968>
- Vorobeichik E., Nesterkov A., Golovanova E., Nesterkova D., Ermakov A., Grebennikov M., Long-term dynamics of the abundance of earthworms and enchytraeids (Annelida, Clitellata: Lumbricidae, Enchytraeidae) in forests of the Central Urals, Russia, *Biodiversity Data Journal*, 2021, Vol. 9: e75466. <https://doi.org/10.3897/BDJ.9.e75466>
- Vorobeichik E. L., Bergman I. E., Bait-lamina test for assessment of polluted soils: Rough vs. Precise scales, *Ecological Indicators*, 2021, Vol. 122: 107277. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107277>
- Vorobeichik E. L., Bergman I. E., Bait-lamina test in the assessment of polluted soils: Choice of exposure duration, *Russian Journal of Ecology*, 2020, Vol. 51, No. 5, pp. 430–439. <https://doi.org/10.1134/S1067413620050136>
- Vorobeichik E. L., Ermakov A. I., Grebennikov M. E., Initial stages of recovery of soil macrofauna communities after reduction of emissions from a copper smelter, *Russian Journal of Ecology*, 2019, Vol. 50, No. 2, pp. 146–160. <https://doi.org/10.1134/S1067413619020115>
- Vorobeichik E. L., Ermakov A. I., Nesterkova D. V., Grebennikov M. E., Coarse woody debris as microhabitats of soil macrofauna in polluted areas, *Biology Bulletin*, 2020, Vol. 47, No. 1, pp. 87–96. <https://doi.org/10.1134/s1062359020010173>
- Vorobeichik E. L., Ermakov A. I., Zolotarev M. P., Tuneva T. K., Izmenenie raznoobraziya pochvennoi mezofauny v gradiente promyshlennogo zagryazneniya (Changes in diversity of soil macrofauna in industrial pollution gradient), *Russian Entomological Journal*, 2012, Vol. 21, No. 2, pp. 203–218.
- Vorobeichik E. L., Changes in thickness of forest litter under chemical pollution, *Russian Journal of Ecology*, 1995, Vol. 26, No. 4, pp. 252–258.
- Vorobeichik E. L., Kaigorodova S. Yu., Long-term dynamics of heavy metals in the upper horizons of soils in the region of a copper smelter impacts during the period of reduced emission, *Eurasian Soil Science*, 2017, Vol. 50, No. 8, pp. 977–990. <https://doi.org/10.1134/s1064229317080130>
- Vorobeichik E. L., Korkina I. N., A bizarre layer cake: Why soil animals recolonizing polluted areas shape atypical humus forms, *Science of the Total Environment*, 2023, Vol. 904: 166810. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.166810>
- Vorobeichik E. L., Nesterkova D. V., Technogenic boundary of the mole distribution in the region of copper smelter impacts: Shift after reduction of emissions, *Russian Journal of Ecology*, 2015, Vol. 46, No. 4, pp. 377–380.
- Vorobeichik E. L., Pishchulin P. G., Effect of trees on the decomposition rate of cellulose in soils under industrial pollution, *Eurasian Soil Science*, 2011, Vol. 44, No. 5, pp. 547–560. <https://doi.org/10.1134/S1064229311050140>
- Vorobeichik E. L., Seasonal changes in the spatial distribution of cellulolytic activity of soil microflora under conditions of atmospheric pollution, *Russian Journal of Ecology*, 2007, Vol. 38, No. 6, pp. 398–407.
- Vorobeichik E. L., Trubina M. R., Khantemirova E. V., Bergman I. E., Long-term dynamic of forest vegetation after reduction of copper smelter emissions, *Russian Journal of Ecology*, 2014, Vol. 45, No. 6, pp. 498–507. <https://doi.org/10.1134/s1067413614060150>
- Vsevolodova-Perel' T. S., *Dozhdevye chervi fauny Rossii* (Earthworms of Russian fauna), Moscow: Nauka, 1997, 101 p.
- Zolotarev M. P., Changes in the taxonomic structure of herpetobiont arachnids along the gradient of pollution with emissions from a copper smelter, *Russian Journal of Ecology*, 2009, Vol. 40, No. 5, pp. 378–382.
- Zolotarev M. P., Nesterkov A. V., Arachnids (Aranei, Opiliones) in meadows: Response to pollution with emissions from the Middle Ural Copper Smelter, *Russian Journal of Ecology*, 2015, Vol. 46, No. 1, pp. 81–88. <https://doi.org/10.1134/s1067413614060162>
- Zuo J., Fonck M., van Hal J., Cornelissen J. H. C., Berg M. P., Diversity of macro-detritivores in dead wood is influenced by tree species, decay stage and environment, *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, Vol. 78, pp. 288–297. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.08.010>

УДК 574.42+581.553+592

ОЦЕНКА РАСПРОСТРАНЕНИЯ СУБЭНДЕМИЧНЫХ ВИДОВ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ ГОРНЫХ ЛЕСОВ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА ПРИ РАЗЛИЧНЫХ СЦЕНАРИЯХ КЛИМАТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ¹

© 2024 г. Е. П. Гераськина^{а, *}, Н. Е. Шевченко^а^а Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН,
ул. Профсоюзная, д. 84/32, стр. 14, Москва, 117997, Россия* E-mail: angersgma@gmail.com

Поступила в редакцию 07.05.2024

После доработки 09.06.2024

Принята к публикации 08.07.2024

Происходящие климатические изменения оказывают влияние на почвы и почвенных беспозвоночных в основном через изменения температуры и режима осадков. Цель данной работы — оценка эколого-географических моделей распространения видов дождевых червей, построенных методом биоклиматического моделирования с применением различных климатических сценариев. Проведено моделирование ареалов двух субэндемичных видов дождевых червей, наиболее широко распространенных в настоящее время в лесных экосистемах Северо-Западного Кавказа: *Dendrobaena schmidtii* (исследованы отдельно почвенно-подстилочная и собственно почвенная формы) и *D. nassonovi* (норная форма). Моделирование проведено на основе натурных данных обнаружения видов и форм, полученных в ходе экспедиционных маршрутов 2014–2019 гг., выполненных от нижней границы леса до верхней на территории Северо-Западного Кавказа. Обследовано 1028 географических точек, из которых почвенно-подстилочная форма *D. schmidtii* обнаружена в 105 точках, собственно-почвенная — в 575, норный вид *D. nassonovi* — в 185. Модели построены до 2070 г. с помощью программного обеспечения Maxent 3.4.4. В качестве прогнозных оценок будущего изменения климата использовали сценарии, основанные на изменении концентрации парниковых газов: RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 6.0 и RCP 8.5. Показано, что изученные виды дождевых червей, принадлежащие к трем морфо-экологическим группам, уязвимы к повышению температуры в сочетании со снижением количества осадков, а также к неравномерному их выпадению, что находит отражение в сокращении площади потенциальных ареалов в наиболее пригодных условиях обитания для этих видов дождевых червей по разным климатическим сценариям, в особенности наиболее «жестким» — RCP 6.0 и RCP 8.5.

Ключевые слова: лумбрициды, Maxent, моделирование, потенциальный ареал, лес, экосистема, изменение климата

DOI: 10.31857/S0024114824040029, EDN: PDOHTG

Кавказский биогеографический регион среди всех лесных регионов с умеренным климатом выделяется особо как уникальная территория с наиболее богатым биологическим разнообразием, в том числе эндемичных видов. Высокий уровень видового разнообразия позволил отнести Кавказ к одной из 25 «горячих точек биоразнообразия» (biodiversity hotspots) на планете среди наземных экосистем. Для всей территории России это единственный экорегион, который соответствует критериям данной концепции, согласно которой «горячие точки» — это биологически самые

богатые и находящиеся под угрозой исчезновения наземные экорегионы Земли (Myers et al., 2000).

Известно, что горные леса Кавказа — один из центров видообразования, в том числе экосистемных инженеров — дождевых червей. На Северо-Западном Кавказе из семейства Lumbricidae, наиболее представленного на этой территории, обитает 22 вида, при этом в малонарушенных лесах по биомассе и численности зачастую доминируют эндемичные и субэндемичные виды, в отличие, например, от равнинных территорий европейской части России, где обитают только космополиты (Рапопорт, Цепкова,

¹ Исследование выполнено в рамках проекта РНФ № 23-24-00543 «Геопространственное моделирование сообществ дождевых червей Северо-Западного Кавказа методами машинного обучения».

2015; Гераськина, 2016; Гераськина, Шевченко, 2021). Дождевые черви выполняют множество экосистемных функций в лесах. Разложение подстилки, роющая деятельность и формирование копролитов в результате жизнедеятельности дождевых червей способствуют круговороту питательных веществ, инфильтрации воды, росту растений, стабильности почвенных агрегатов и хранению углерода в почве (Coleman et al., 2017). Дождевые черви, как экосистемные инженеры, посредством физической и химической модификации окружающей среды создают и поддерживают среду обитания для других почвенных организмов (Eisenhauer, 2010).

Прогнозируется, что происходящие климатические изменения окажут существенные влияния на численность и структуру почвенных беспозвоночных. При этом ожидается, что в большей степени на почвенных сапрофагов повлияют уровень осадков и повышение температуры, чем рост содержания углекислого газа в атмосфере (Goncharov et al., 2023). Существенные изменения могут произойти в распределении дождевых червей, для которых влажность и температура — важнейшие факторы их активности. Ожидается, что теплый и сухой климат снизит численность и биомассу дождевых червей, а теплый и влажный, напротив, повысит плотность большинства видов и будет способствовать их распространению (Singh et al., 2019). При этом такие экстремальные явления, как засухи, пожары, наводнения окажут крайне негативное влияние на популяции дождевых червей (Mariotte et al., 2016). Отмечается неоднозначность прогнозных оценок при комбинированном влиянии абиотических, биотических и антропогенных факторов (Singh et al., 2019; Ghosh, 2021).

Цель данной статьи — оценка эколого-географических моделей распространения крымско-кавказских видов дождевых червей, построенных методом биоклиматического моделирования с применением различных климатических сценариев.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Моделирование проведено для двух субэндемичных видов дождевых червей, широко распространенных в лесных экосистемах Северо-Западного Кавказа: *Dendrobaena schmidtii* (Michaelsen, 1907) и *D. nassonovi* (Kulagin, 1889).

Dendrobaena schmidtii — крымско-кавказский полиморфный вид (Всеволодова-Перель, 1997), который включает подстилочную, почвенно-подстилочную и собственно почвенную формы (Raporort, 2009; Шеховцов и др., 2020). В исследование включены две наиболее часто встречающиеся формы: почвенно-подстилочная и собственно почвенная. Моделирование выполнено для каждой формы в отдельности.

D. nassonovi — крымско-кавказский норный вид дождевых червей, синоним которого *Dendrobaena mariupolienis* Wyssotzky, 1898, более широко известен

в литературе до обновления списка валидных видов и семейств дождевых червей в 2023 году (Misirlioglu et al., 2023).

Моделирование проведено для лесного пояса Северо-Западного Кавказа на основе собственного материала, полученного при отборе почвенно-зоологических проб в весенне-летние сезоны с 2014 по 2019 гг. Всего обследовано 1028 географических точек (расстояние между точками составляет не менее 200 м). Почвенно-подстилочная форма *D. schmidtii* обнаружена в 105 географических точках, собственно почвенная — в 575, вид *D. nassonovi* обнаружен в 185 точках. Современные карты их распространения опубликованы ранее (Geraskina, Shevchenko, 2021, 2023).

Регион исследования. Материал собран на территории Северо-Западного Кавказа: в Краснодарском крае, Республике Адыгее и Карачаево-Черкесской Республике. Исследования проведены в лесном поясе на высотах от 42 до 1965 м. над ур. м. Климат района — умеренный и влажный: среднегодовая температура составляет 7.7—11.1 °C выше нуля, средняя температура января — 4—5 °C ниже нуля, а июля и августа — около 15 °C выше нуля; годовая сумма осадков варьирует от 500 до 3000 мм (Агроклиматический... 1961). На маршрутах, выполненных от нижней границы леса до верхней, обследованы широколиственные (преимущественно грабовые, грабово-буковые, дубово-грабовые леса и др.), мелколиственные (ольховые, березовые, осиновые и березово-осиновые леса), хвойно-широколиственные (преимущественно пихтово-буковые и елово-буковые леса) и хвойные леса (еловые, пихтовые, пихтово-еловые и сосновые).

Почвы в основном бурые или серые лесные, по гранулометрическому составу чаще всего средне- и легкосуглинистые (в черноольшаниках тяжело-суглинистые с признаками оглеения) (WRB, 2015).

Биоклиматические предикторы. При моделировании использована климатическая база WorldClim (www.worldclim.org) (минимальное разрешение 5 угловых минут или ~ 9 км на пиксель), которая позволяет провести интерполяцию наблюдаемых данных с 1950 по 2023 гг. Климатические переменные: BIO 1 — среднегодовая температура, °C; BIO 2 — среднемесячная температура, °C; BIO 3 — изотермичность (BIO 2/ BIO 7)×100; BIO 4 — сезонность температуры (стандартное отклонение ×100); BIO 5 — максимальная температура теплого месяца, °C; BIO 6 — минимальная температура холодного месяца, °C; BIO 7 — годовая амплитуда температур (BIO 5 — BIO 6), °C; BIO 8 — средняя температура самого влажного квартала, °C; BIO 9 — средняя температура самого сухого квартала, °C; BIO 10 — средняя температура самого теплого квартала, °C; BIO 11 — средняя температура самого холодного квартала, °C; BIO 12 — количество осадков за год, мм; BIO 13 — количество осадков в наиболее влажный месяц, мм; BIO 14 — количество осадков в наиболее сухой месяц,

мм; BIO 15 — сезонность осадков (коэффициент вариации), CV; BIO 16 — количество осадков в наиболее влажный квартал, мм; BIO 17 — количество осадков в наиболее сухой квартал, мм; BIO 18 — количество осадков в наиболее теплый квартал, мм; BIO 19 — количество осадков в наиболее холодный квартал, мм (Fick et al., 2017).

Моделирование. При моделировании использовался один из широко применяющихся в современной экологии методов машинного обучения — метод максимальной энтропии. Карты распространения видов дождевых червей созданы с помощью программного обеспечения Maxent 3.4.4. Полученные карты с помощью цветowych градаций указывают на уровень вероятности обнаружения вида в конкретной точке и определяют степень влияния параметров среды (в %) на границы их распространения, то есть вклад каждого фактора при построении модели. Качество моделей оценивалось по значениям AUC — площадь под рабочей характеристикой приемника (ROC), представляющей долю истинных и ложноположительных классифицированных случаев (ошибки второго рода) (Fawcett, 2006). Качество модели оценивается как отличное при значениях AUC 0.9—1.0; хорошее при значениях 0.7—0.8 (Phillips, Dudík, 2008). Карты распространения видов были созданы с помощью пакета программного обеспечения ArcGIS 10.6.1.

В качестве прогнозных оценок будущего изменения климата использовали сценарии, основанные на изменении концентрации парниковых газов, представленные в пятом оценочном докладе межправительственной группы экспертов по изменению климата (МГЭИК): RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 6.0 и RCP 8.5 (IPCC, 2014). Сценарии RCP 2.6 и 8.5

характеризуются минимальными и максимальными выбросами парниковых газов соответственно, сценарии RCP 4.5, RCP 6.0 — промежуточные. Сценарии, не предусматривающие дополнительных усилий по ограничению выбросов (базовые сценарии), приводят к траекториям, находящимся в промежутке между RCP 6.0 и RCP 8.5 (IPCC, 2014). Модели распространения дождевых червей построены до 2070 г.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В предгорных и горных лесах Северо-Западного Кавказа, где обитают исследуемые виды и формы дождевых червей по четырем прогнозируемым сценариям, ожидаются увеличение среднегодовой температуры (BIO 1), снижение годовой суммы осадков (BIO 12), снижение количества осадков в самом сухом месяце года (BIO 14), повышение коэффициента вариации осадков (BIO 15). Указанные 4 биоклиматических предиктора из 19 вносят наибольший вклад в построение моделей распространения дождевых червей. Максимальный вклад в распространение вносит биоклиматический предиктор — количество осадков в наиболее сухом месяце года (табл. 1—3). Полученные модели распространения дождевых червей демонстрируют общие закономерности снижения потенциальных ареалов с наиболее пригодными условиями обитания (вероятность распространения — 0.6—0.8) для обитания видов при переходе от более «мягкого» сценария RCP 2.6 к более «жесткому» RCP 8.5 (рис. 1—3).

***Dendrobaena schmidtii* — почвенно-подстилочная форма.** Ареал почвенно-подстилочной формы *D. schmidtii* охватывает главным образом широколиственные

Таблица 1. Биоклиматические параметры современной области распространения почвенно-подстилочной формы *D. schmidtii* и при реализации 4 климатических сценариев

Параметр	Вклад, %	Значения	Климатический сценарий				
			Совр.	RCP 2.6	RCP 4.5	RCP 6.0	RCP 8.5
BIO 1 (°C)	1	Mean	4.8	6.9	7.4	7.8	9.1
		Max	9.6	11.9	12.4	12.9	14.2
		Min	−0.5	1.4	1.8	2.4	3.6
		SD	1.9	2.2	2.3	2.3	2.3
BIO 12 (мм)	4	Mean	1123	927	948	936	872
		Max	1427	963	993	977	912
		Min	880	844	871	853	798
		SD	164	31	31	33	30
BIO 14 (мм)	35.8	Mean	56	46	44	42	45
		Max	79	52	49	46	50
		Min	35	34	36	34	35
		SD	13	5	3	3	4
BIO 15 (%)	5	Mean	23	32	44	34	30
		Max	35	41	49	44	40
		Min	16	19	36	20	20
		SD	6	5	3	6	5

Примечание. BIO 1 — среднегодовая температура; BIO 12 — количество осадков за год; BIO 14 — количество осадков в наиболее сухой месяц; BIO 15 — сезонность осадков (коэффициент вариации).

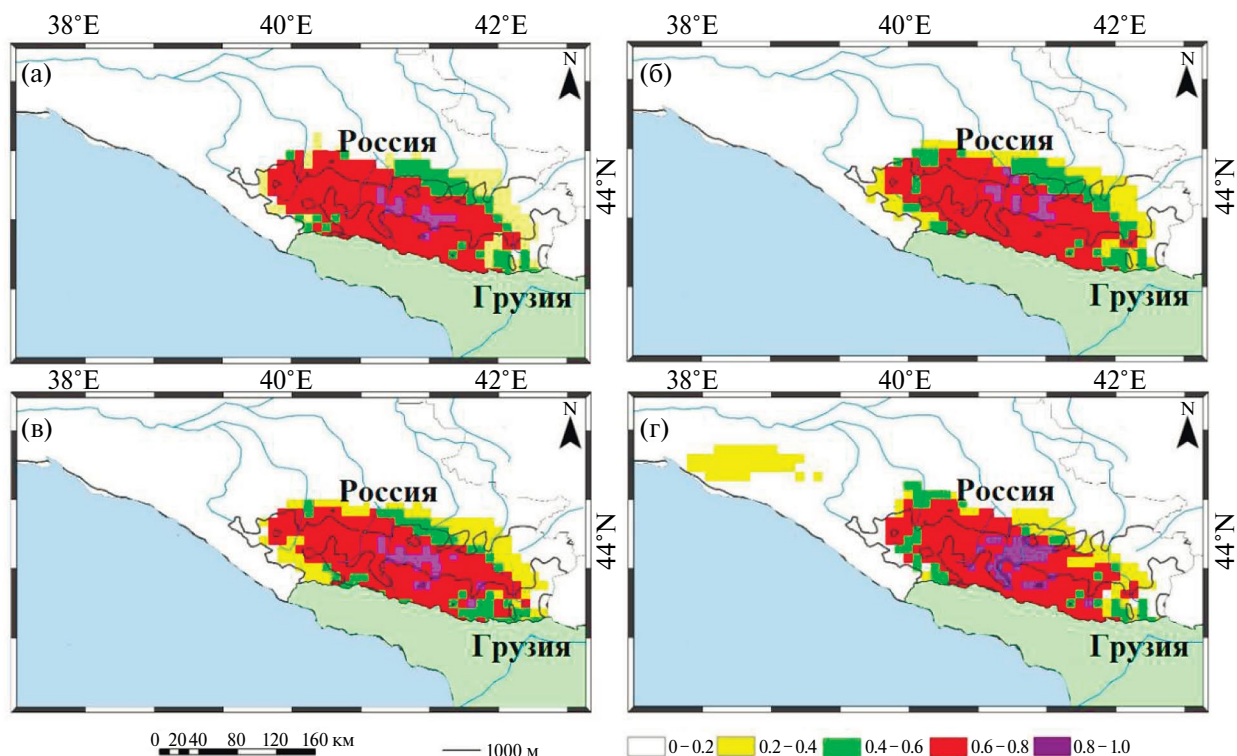


Рис. 1. Изменение области распространения почвенно-подстилочной формы *D. schmidtii* при 4 климатических сценариях: а — RCP 2.6, б — RCP 4.5, в — RCP 6.0, г — RCP 8.5.

Примечание. Цветовые градации показывают уровень вероятности обнаружения вида от 0 до 1 (0—100 %).

(грабовые, грабово-буковые) и хвойно-широколиственные среднегорные и высокогорные леса (рис. 1). При реализации сценария RCP 2.6 ареал практически не отличается от современного (карта современного ареала опубликована ранее (Geraskina, Shevchenko, 2021)). Также не ожидается больших различий и при реализации сценария RCP 4.5 (рис. 1б). При этих двух сценариях для территории обитания почвенно-подстилочной формы *D. schmidtii* прогнозируется повышение среднегодовой температуры на 2.1 °C (RCP 2.6) и 2.6 °C (RCP 4.5), снижение годового количества осадков на 196 мм (RCP 2.6) и 175 мм (RCP 4.5). Вклад этих предикторов в построение модели составляет менее 5 % (табл. 1). Наибольшее значение имеет сумма осадков в самом сухом месяце года (вклад 35.8 %) — этот показатель также снижается: на 10 мм (18 %) при реализации сценария RCP 2.6 и 12 мм (21 %) — для RCP 4.5. Повышается значение коэффициента вариации осадков (табл. 1).

Уменьшение потенциального ареала почвенно-подстилочной формы *D. schmidtii* можно ожидать при реализации сценария RCP 6.0 (рис. 1в). При этом сценарии прогнозируются повышение среднегодовой температуры на 3 °C, снижение годового количества осадков на 187 мм и количества осадков в самом сухом месяце года на 14 мм (25 %) в сравнении с современными параметрами. При реализации сценария RCP 8.5 ожидается снижение потенциального ареала

с уровнем вероятности нахождения вида 0.6—0.8, при этом повышается потенциальная площадь с уровнем вероятности 0.8—1.0, которая соответствует области хвойно-широколиственных лесов (рис. 1г). При этом сценарии, в сравнении с предыдущим, прогнозируется более высокое значение количества осадков в самом сухом месяце года, а также снижение коэффициента вариации осадков (табл. 1). В сравнении с современными значениями ожидается снижение общего годового суммы осадков на 251 мм и повышение среднегодовой температуры на 4.3 °C.

***Dendrobaena schmidtii* — собственно-почвенная форма.** Собственно почвенная форма *D. schmidtii*, в сравнении с почвенно-подстилочной, характеризуется значительно более широким потенциальным ареалом, который включает помимо широколиственных и хвойно-широколиственных среднегорных и темно- и светлехвойных высокогорных лесов (уровень вероятности 0.6—0.8) также мелколиственные низкогорные и равнинные предгорные территории (уровень вероятности 0.4—0.6) (рис. 2). Для собственно почвенной формы уменьшение потенциального ареала с наиболее пригодными условиями обитания (0.6—0.8) ожидается уже при реализации сценария RCP 4.5 (рис. 2б). При этом сценарии в современной области обитания этого вида прогнозируется повышение температуры на 2.5 °C, снижение годового количества осадков на 189 мм, снижение суммы осадков

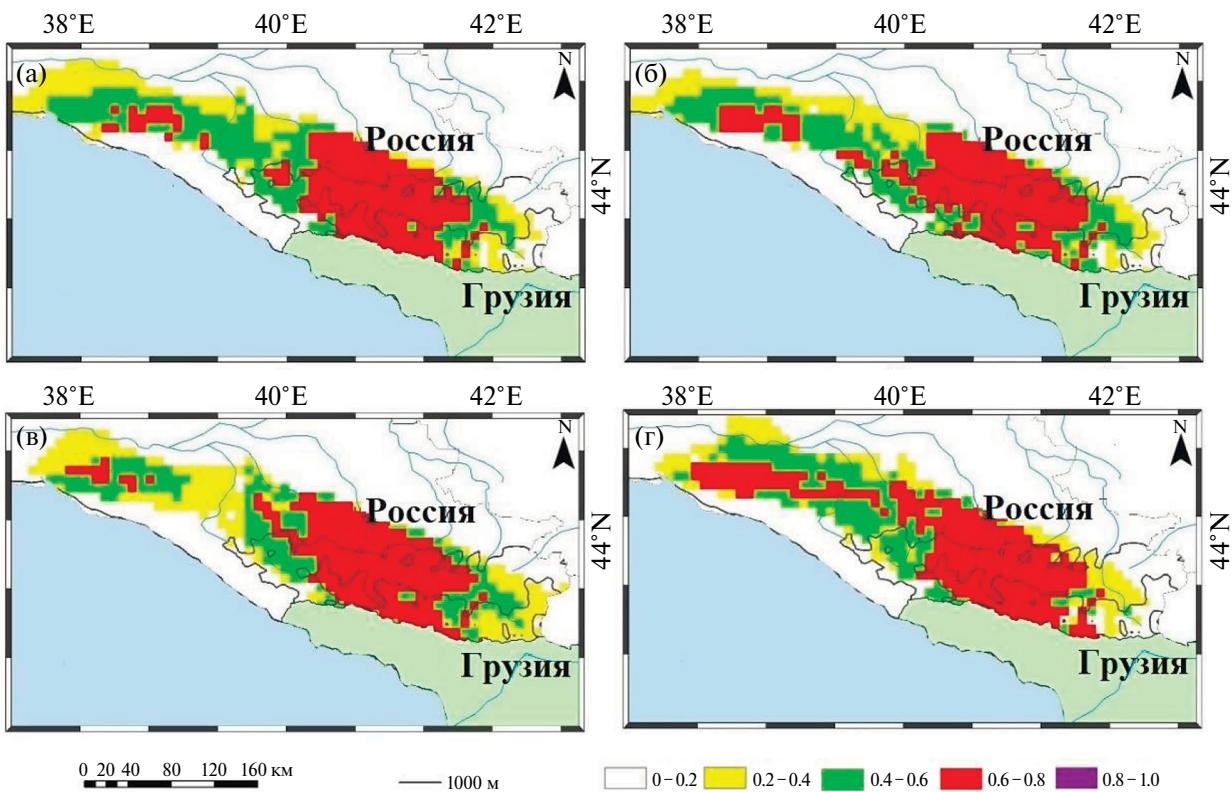


Рис. 2. Изменение области распространения собственно-почвенной формы *D. schmidtii* при 4 климатических сценариях: а — RCP 2.6, б — RCP 4.5, в — RCP 6.0, г — RCP 8.5.
Примечание. Цветовые градации показывают уровень вероятности обнаружения вида от 0 до 1 (0–100 %).

в самый сухой месяц года на 13 мм (22 %) и самый высокий среди четырех климатических сценариев коэффициент вариации осадков (табл. 2).

При реализации сценариев RCP 6.0 (рис. 2в) и RCP 8.5 (рис. 2г) прогнозируется еще большее снижение площади распространения собственно

Таблица 2. Биоклиматические параметры современной области распространения собственно почвенной формы *D. schmidtii* и при реализации 4 климатических сценариев

Параметр	Вклад, %	Значения	Климатический сценарий				
			Совр.	RCP 2.6	RCP 4.5	RCP 6.0	RCP 8.5
BIO 1 (°C)	2	Mean	5.7	7.8	8.2	8.8	10.0
		Max	10.1	12.6	13.0	14.0	14.9
		Min	−1.1	1.4	1.8	2.4	3.6
		SD	2.3	2.8	2.8	2.8	2.6
BIO 12 (мм)	9	Mean	1137	925	948	934	872
		Max	1431	985	1011	996	933
		Min	880	772	795	776	726
		SD	145	36	34	36	32
BIO 14 (мм)	33.2	Mean	59	48	46	43	47
		Max	80	55	51	38	52
		Min	35	39	38	36	38
		SD	10	3	2	2	3
BIO 15 (%)	7	Mean	21	28	35	30	27
		Max	35	41	47	44	40
		Min	16	18	26	20	19
		SD	5	3	6	6	5

Примечание. BIO 1 — среднегодовая температура; BIO 12 — количество осадков за год; BIO 14 — количество осадков в наиболее сухой месяц; BIO 15 — сезонность осадков (коэффициент вариации).

почвенной формы *D. schmidt* в области среднегорных и высокогорных лесов. При этом при сценарии RCP 8.5 ожидается расширение потенциального ареала в области равнинных и низкогорных лесов (рис. 2г). Детальный анализ биоклиматических данных показал, что в средне- и высокогорных лесах (высота 1512—2863 м над ур. м.) при реализации сценария RCP 8.5 ожидается наиболее резкое снижение годовой суммы осадков (на 305 мм) и количества осадков в самом сухом месяце года (16 мм/37 %) в сравнении с современными данными. В низкогорных и предгорных лесах снижение этих наиболее значимых показателей для дождевых червей менее выражено: годовая сумма осадков уменьшается на 120 мм, количество осадков в самом сухом месяце года — на 8 мм (15 %). Повышение среднегодовой температуры, в сравнении с современными значениями, прогнозируется на 2.9 °C в низкогорных и на 4.1 °C в высокогорных лесах.

***Dendrobaena nassonovi*.** Область распространения этого вида приурочена в высокой степени к предгорным, средне- и высокогорным лесам (рис. 3). При реализации сценария RCP 2.6 площадь распространения вида уменьшается в отличие от современного ареала (Geraskina, Shevchenko, 2023). При реализации сценария RCP 2.6 ожидаются повышение температуры на 1.9 °C, снижение годового количества осадков

на 269 мм, снижение суммы осадков в самом сухом месяце года на 16 мм (26 %), повышение коэффициента вариации осадков на 10 % (табл. 3). Сходные со сценарием RCP 2.6 модели распространения этого вида ожидаются и при реализации сценариев RCP 4.5 и RCP 6.0 (рис. 3а—в). При рассмотрении этих сценариев, в сравнении с RCP 2.6, прогнозируется меньшее снижение годовой суммы осадков, при этом сильнее выражены коэффициент вариации осадков и повышение среднегодовой температуры (табл. 2). Значения параметра — количество осадков в самом сухом месяце года, который вносит максимальный вклад в построение модели (43.1 %), варьирует незначительно в этих трех сценариях.

При реализации сценария RCP 8.5 ожидаются самые значительные изменения потенциального ареала *D. nassonovi*: сокращение общей потенциальной площади распространения в средне- и высокогорных буковых и грабово-буковых лесах (уровень вероятности — 0.6—0.8), повышение пригодности условий обитания в мелколиственных предгорных и низкогорных лесах (от 0.2 до 0.6) и повышение пригодности условий обитания (0.8—1.0) в области хвойно-широколиственных среднегорных лесов в бассейне Большой Лабы. При этом сценарии для потенциальной области распространения норного вида *D. nassonovi* прогнозируется в среднем повышение среднегодовой

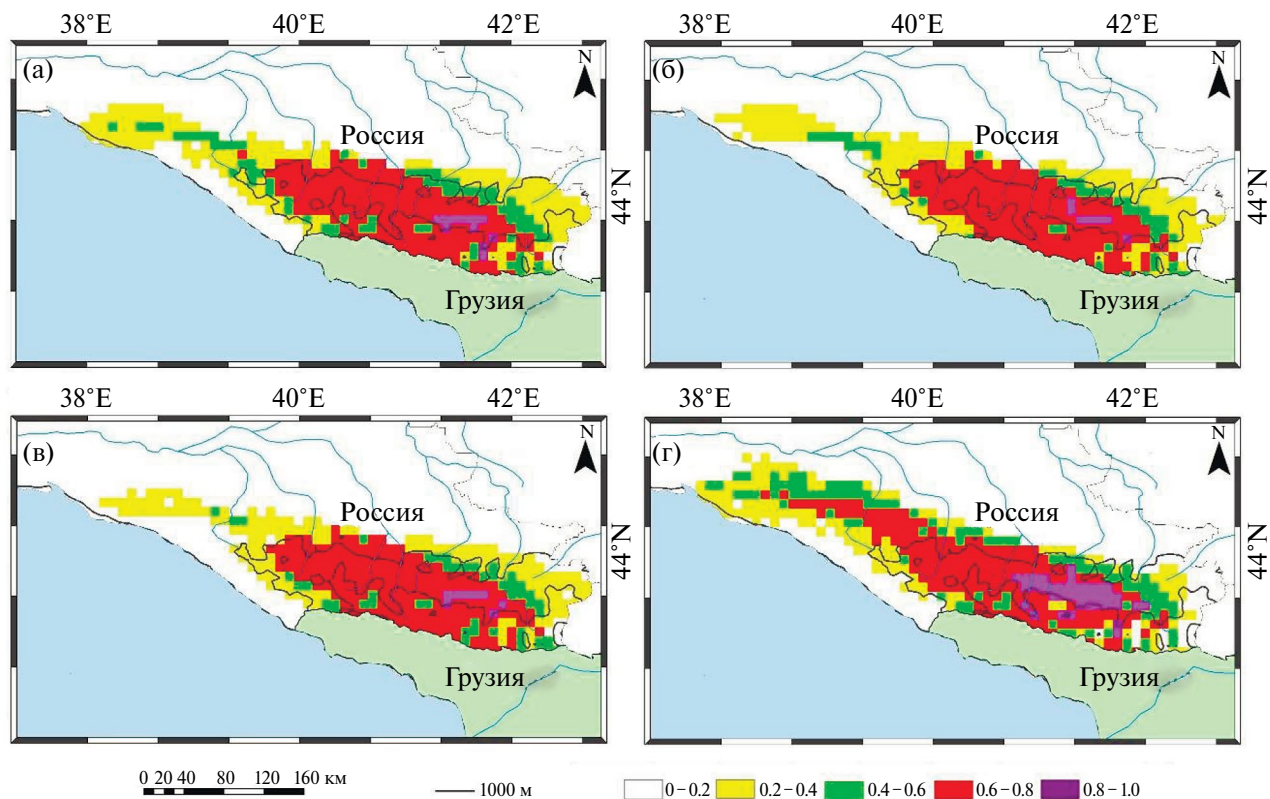


Рис. 3. Изменение области распространения норного вида *D. nassonovi* при четырех климатических сценариях: а — RCP 2.6, б — RCP 4.5, в — RCP 6.0, г — RCP 8.5.

Примечание. Цветовые градации показывают уровень вероятности обнаружения вида от 0 до 1 (0—100 %).

температуры на 4.2 °С, снижение годового количества осадков на 323 мм, снижение количества осадков в самом сухом месяце года на 17 мм (27 %), повышение коэффициента вариации осадков на 11 % (табл. 3). При этом в области повышения вероятности обитания вида (хвойно-широколиственные и широколиственные леса в районе Большой Лабы) ожидаются менее выраженные изменения: снижение годового количества осадков на 102 мм, снижение количества осадков в самом сухом месяце года на 2 мм (3 %), снижение на 4 % коэффициента вариации осадков, повышение годовой температуры прогнозируется на 4.7 °С. Сходные изменения ожидаются в предгорных и низкогорных районах, где повышается вероятность обитания этого вида.

Изменение климата признано одной из самых серьезных угроз биоразнообразию со значительными последствиями для функционирования наземных экосистем. Климатические условия — важные факторы, определяющие распространение и разнообразие дождевых червей. Изменение климата оказывает влияние на почвы и почвенные процессы в основном через изменения температуры и режима осадков. По некоторым оценкам ожидалось, что изменения климата могут быть благоприятны для дождевых червей, поскольку для ряда регионов прогнозируется повышение влажности и температуры (Singh et al., 2019). Дождевые черви — влаголюбивые животные, среди природных факторов в первую очередь влажность почвы лимитирует их распространение (Edwards, Bohlen, 1996). Кроме влажности, распространение дождевых червей ограничивают низкие температуры (Мещерякова, Берман, 2014). Для территории обитания эндемичных видов дождевых червей в лесах

Северо-Западного Кавказа показано повышение годовой температуры, но при этом существенное снижение как годовой суммы осадков, так и количества осадков в самый сухой месяц года. Среди всех биоклиматических предикторов именно количество осадков в самый сухой месяц года вносит максимальный вклад в распределение дождевых червей почти на порядок выше, чем другие факторы (табл. 1—3), в том числе годовая сумма осадков и количество осадков в самый влажный сезон и месяц (Geraskina, Shevchenko, 2019, 2021). Популяции дождевых червей особенно уязвимы к летним засушливым периодам. Наименее адаптированы к перенесению засух подстилочные и почвенно-подстилочные виды, т. к. пересыхание верхних органогенных горизонтов ведет к гибели этих групп червей, поскольку у них нет способности перемещаться в глубокие почвенные горизонты, как у собственно-почвенных и норных видов. Присутствие валежа разных стадий разложения может смягчить эти последствия (Гераскина, 2016). Для собственно почвенных (эндогейных) видов показано повышение метаболической и роющей активности при повышении температуры до определенного предела, соответствующего метаболическому оптимуму только при условии достаточной влажности почвы (Wever et al., 2001). Следовательно, активность эндогейных дождевых червей, вероятно, может возрасти при повышенных температурах почвы в будущем, если уровень влажности почвы будет достаточно высоким (Singh et al., 2019).

Норные виды дождевых червей при снижении влажности почвы обитают на больших глубинах в вертикальных ходах и не выходят на поверхность. Норник *D. nassonovi* может уходить на глубину до 8 метров

Таблица 3. Биоклиматические параметры современной области распространения норного вида *D. nassonovi* и при реализации четырех климатических сценариев

Параметр	Вклад, %	Значения	Климатический сценарий				
			Совр.	RCP 2.6	RCP 4.5	RCP 6.0	RCP 8.5
BIO 1 (°C)	1	Mean	4.2	6.1	6.6	7.2	8.4
		Max	11.7	13.2	13.7	1.4	1.5
		Min	−1.1	3.5	3.9	4.5	5.7
		SD	2.1	2.4	2.3	2.4	2.4
BIO 12 (мм)	6	Mean	1203	934	954	943	880
		Max	1463	1060	1092	1072	1024
		Min	741	817	841	823	762
		SD	186	36	37	38	38
BIO 14 (мм)	43.1	Mean	62	46	44	44	45
		Max	98	77	74	71	62
		Min	26	30	31	30	31
		SD	15	7	6	6	5
BIO 15 (%)	5	Mean	22	32	39	37	33
		Max	45	44	49	48	43
		Min	16	12	19	16	18
		SD	7	6	6	6	5

Примечание. BIO 1 — среднегодовая температура; BIO 12 — количество осадков за год; BIO 14 — количество осадков в наиболее сухой месяц; BIO 15 — сезонность осадков (коэффициент вариации).

(Квавадзе, 1985). Несмотря на такую поведенческую адаптацию, позволяющую избежать отклонения фактора влажности от оптимальных значений, вклад предиктора количества осадков для этого вида в самом сухом месяце года составил 43.1 % — наибольшее значение среди исследованных видов и групп дождевых червей. Вероятно, это связано с тем, что в засушливый период, если и не происходит масштабной гибели дождевых червей, то ограничения активности взрослых особей и возможности роста и развития молоди, которая, в отличие от взрослых червей, населяет верхние горизонты, негативно сказываются на популяциях норных видов.

Сезонность осадков (коэффициент вариации) вносит больший вклад в построение потенциальных ареалов дождевых червей, чем снижение годовой суммы осадков (табл. 1—3). Неравномерность выпадения осадков — важный фактор в распределении дождевых червей, повышение количества осадков в зимний период и снижение в летний, когда возможна активная жизнедеятельность червей, будут ограничивать устойчивое развитие популяций. Кроме того, изменения интенсивности и распределения осадков в течение года могут вызвать дополнительный водный и метаболический стресс у дождевых червей (Hughes et al., 2018).

Таким образом, все изученные виды дождевых червей, принадлежащие к трем морфо-экологическим группам, уязвимы к повышению температуры в сочетании со снижением количества осадков, а также к неравномерному их выпадению, что и находит отражение в сокращении потенциальной площади в наиболее пригодных условиях для обитания видов по разным климатическим сценариям, в особенности наиболее «жестким» — RCP 6.0 и RCP 8.5.

Прогнозируемые изменения климата окажут влияние и на распространение древесной растительности. Исследуемые виды *D. schmidt* и *D. nassonovi* в высокой степени приурочены к хвойно-широколиственным лесам. При этом почвенно-подстилочная форма *D. schmidt* и норный вид *D. nassonovi* чаще населяют леса с преобладанием широколиственных видов: бука (*Fagus*), клена (*Acer*), ясеня (*Fraxinus*), липы (*Tilia*) (Рапопорт, Цепкова, 2019; Гераскина, Шевченко, 2021). В этих лесах формируется оптимальная по трофическим и топическим качествам подстилка, которая важна для почвенно-подстилочных и норных дождевых червей не только как трофический ресурс, но и как горизонт обитания (для норных видов — временный). Кроме того, сохранению этих видов способствует валеж лиственных деревьев, где также временно могут находиться дождевые черви (Geraskina, Shevchenko, 2023). Возможное увеличение ареалов широколиственных видов (Грабенко, 2011; Сергиенко, Константинов, 2016) также объясняет некоторое расширение отдельных областей высокой вероятности обнаружения этих форм червей в горных районах при реализации 4 климатических сценариев.

Собственно почвенная форма *D. schmidt* населяет разные типы леса от черноольшаников до светлохвойных лесов, преобладает в хвойно-широколиственных лесах с участием пихты, также в темнохвойных лесах (Рапопорт, Цепкова, 2015, 2019; Geraskina, Shevchenko, 2021). Построенные модели распространения вида демонстрируют снижение потенциального ареала этой формы в средне- и высокогорных лесах (рис. 2), что может быть связано в том числе и с прогнозируемым сужением области распространения хвойных видов (Грабенко, 2011; Акатов и др., 2013). Увеличение потенциального ареала в равнинных лесах (рис. 2г) при сценарии RCP 8.5, вероятно, связано с менее критичным для собственно почвенных червей снижением количества осадков в равнинных и предгорных лесах в сравнении с высокогорными районами, что в сочетании с повышением среднегодовой температуры на 2.9 °C может быть благоприятным фактором для эндогеичных червей (Wever et al., 2001).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Происходящие климатические изменения окажут существенные влияния на численность, состав и структуру почвенных беспозвоночных. Наиболее уязвимы к изменениям климата эндемичные виды, для которых особенно важно сохранение местообитаний, отсутствие масштабных и частых экстремальных природных явлений и антропогенного вмешательства. Изменение климата оказывает влияние на почвы и почвенных беспозвоночных в основном через изменения температуры и режима осадков. В данном исследовании проведено моделирование ареалов двух субэндемичных видов дождевых червей, наиболее широко распространенных в настоящее время в лесных экосистемах северо-западного Кавказа: *Dendrobaena schmidt* (исследованы отдельно почвенно-подстилочная и собственно почвенная формы) и *D. nassonovi* (норная форма). В предгорных и горных лесах Северо-Западного Кавказа, где обитают исследуемые виды и формы дождевых червей, по четырем прогнозируемым сценариям до 2070 г. ожидаются увеличение среднегодовой температуры (на 3.9—4.3 °C), снижение годовой суммы осадков (на 251—323 мм/год), снижение количества осадков в самом сухом месяце года (на 14—17 мм, что составляет 25—27 %), повышение коэффициента вариации осадков (на 14—21 %). Указанные биоклиматические предикторы вносят наибольший вклад в построение моделей потенциальных ареалов дождевых червей. Максимальный вклад в распространение вносит предиктор — количество осадков в наиболее сухом месяце года (33.2—43.1 %). Полученные модели распространения крымско-кавказских видов дождевых червей демонстрируют общие закономерности снижения площади потенциальных ареалов в наиболее пригодных условиях обитания (вероятностью 0.6—0.8) при переходе от более «мягкого» сценария RCP 2.6

к более «жесткому» RCP 8.5. Кроме того, необходимо учитывать и изменение ареалов лиственных и хвойных видов древесной растительности, что найдет отражение в распределении почвенных сапрофагов, биотопически приуроченных к определенным типам леса и качеству опада.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агроклиматический справочник по Краснодарскому краю. Краснодар, 1961. 466 с.
- Акатов В. В., Акатов П. В., Майоров С. В. Тенденции изменения высотного ареала пихты Нордмана на Западном Кавказе (бассейн р. Белая) // Известия Российской академии наук. Серия географическая. 2013. № 2. С. 104—114.
- Всеволодова-Перель Т. С. Дождевые черви фауны России. Кадастр и определитель. М.: Наука, 1997. 101 с.
- Гераськина А. П. Дождевые черви (Oligochaeta, Lumbricidae) окрестностей пос. Домбай Тебердинского заповедника (Северо-Западный Кавказ, Карачаево-Черкессия) // Труды зоологического института РАН. 2016. № 320 (4). С. 450—466.
- Гераськина А. П., Шевченко Н. Е. Оценка приуроченности морфо-экологических групп дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) к основным типам леса бассейна реки Большая Лаба (Северо-Западный Кавказ) // Зоологический журнал. 2021. Т. 100. № 1. С. 3—16.
- Грабенко Е. А. Изменчивость лесной растительности в условиях заповедного режима на Западном Кавказе: дис. ... кандидата географических наук: 25.00.23. М.: ИГ РАН, 2011. 24 с.
- Квавадзе Э. Ш. Дождевые черви (Lumbricidae) Кавказа. Тбилиси: Мецниереба, 1985. 283 с.
- Мещерякова Е. Н., Берман Д. И. Устойчивость к отрицательным температурам и географическое распространение дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae, Moniligastridae) // Зоологический журнал. 2014. Т. 93. № 1. С. 53—64.
- Рапопорт И. Б., Цепкова Н. Л. Структура населения и топические преферендумы дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) в почвах эталонных лесных формаций бассейнов рек Теберда и Большой Зеленчук (Тебердинский заповедник, Северо-Западный Кавказ) // Известия Самарского научного центра РАН. 2015. Т. 17. № 6. С. 33—39.
- Рапопорт И. Б., Цепкова Н. Л. Население дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) бассейна среднего течения реки Большая Лаба (Северо-Западный Кавказ, буферная зона Кавказского заповедника) // Зоологический журнал. 2019. Т. 98. № 5. С. 485—503.
- Сергиенко В. Г., Константинов А. В. Прогноз влияния изменения климата на разнообразие природных экосистем и видов флористических и фаунистических комплексов биоты России // Труды СПбНИИЛХ. 2016. № 2. С. 29—44.
- Шеховцов С. В., Рапопорт И. Б., Полубоярова Т. В., Гераськина А. П., Голованова Е. В., Пельтек С. Е. Морфотипы и генетическая изменчивость *Dendrobaena schmidtii* (Lumbricidae, Annelida) // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2020. Т. 24. № 1. С. 48—54.
- Coleman D. C., Callaham M. A., Crossley D. A. Jr. Fundamentals of Soil Ecology. Third Edition. Academic press, Cambridge, Massachusetts, 2017. 369 p.
- Edwards C. A., Bohlen P. J. Biology and ecology of earthworms. Third Edition. Chapman & Hall, 1996. 426 p.
- Eisenhauer N. The action of an animal ecosystem engineer: Identification of the main mechanisms of earthworm impacts on soil microarthropods // Pedobiologia. 2010. V. 53. № 6. P. 343—352.
- Fawcett T. Introduction to ROC Analysis // Pattern Recognition Letters. 2006. V. 27. № 8. P. 861—874.
- Fick S. E., Hijmans R. J. WorldClim 2: New 1 km spatial resolution climate surfaces for global land areas // International Journal of Climatology. 2017. V. 37. № 12. P. 4302—4315.
- Geraskina A., Shevchenko N. Spatial distribution of the anecic species of earthworms *Dendrobaena nassonovi nassonovi* (Oligochaeta: Lumbricidae) in the forest belt of the Northwestern Caucasus // Forests. 2023. V. 14. № 12. Article 2367.
- Geraskina A., Shevchenko N. Spatial distribution of the epigeic species of earthworms *Dendrobaena octaedra* and *D. attemsi* (Oligochaeta: Lumbricidae) in the forest belt of the northwestern Caucasus // Turkish Journal of Zoology. 2019. V. 43. № 5. P. 480—489.
- Geraskina A., Shevchenko N. Distribution of epi-endogeic and endogeic earthworm species (Oligochaeta: Lumbricidae) in the forest belt of the Northwest Caucasus // Zootaxa. 2021. V. 4975. № 3. P. 561573.
- Ghosh S. Climate change and earthworms: A global perspective // International Journal of Entomology Research. 2021. V. 6. № 4. P. 167—171.
- Goncharov A. A., Leonov V. D., Rozanova O. L., Semenina E. E., Tsurikov S. M., Uvarov A. V., Zuev A. G., Tiunov A. V. A meta-analysis suggests climate change shifts structure of regional communities of soil invertebrates // Soil Biology and Biochemistry. 2023. V. 181. P. 109014.
- Hughes F. M., Cortes-Figueira J. E., Drumond M. A. Anticipating the response of the Brazilian giant earthworm (*Rhinodrilus alatus*) to climate change: implications for its traditional use // Anais da Academia Brasileira de Ciências. 2019. V. 91. № 1. P. e20180308.
- IPCC: Climate Change 2014. Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / Eds. R. K. Pachauri, L. A. Meyer. IPCC, Geneva, Switzerland, 2014. 151 p.
- Mariotte P., Le Bayon R. C., Eisenhauer N., Guenat C., Butler A. Subordinate plant species moderate drought effects

- on earthworm communities in grasslands // Soil Biology and Biochemistry. 2016. V. 96. P. 119—127.
- Misirlioglu M., Reynolds J., Stojanović M., Trakić T., Sekulić J., James S., Csuzdi C., Decaëns T., Lapied E., Phillips H. R. P., Cameron E. K., Brown G. G. Earthworms (Clitellata, Megadrili) of the world: An updated checklist of valid species and families, with notes on their distribution // Zootaxa. 2023. № 5255. № 1. P. 417—438.
- Myers N., Mittermeier R. A., Mittermeier C. G., Da Fonseca G. A., Kent J. Biodiversity hotspots for conservation priorities // Nature. 2000. V. 403. № 6772. P. 853—858.
- Phillips S., Dudík M. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation // Ecography. 2008. V. 31. P. 161—175.
- Rapoport I. B. Morpho-ecological forms of *Dendrobaena schmidtii* Michaelsen, 1907 (Oligochaeta, Lumbricidae) of North Caucasus // Fourth International Oligochaete Taxonomy Meetings: Book of Abstracts. Diyarbakir, Turkey, 2009. P. 39.
- Singh J., Schädler M., Demetrio W., Brown G. G., Eisenhauer N. Climate change effects on earthworms—a review // Soil Organisms. 2019. V. 91. № 3. P. 114—138.
- Wever L. A., Lysyk T. J., Clapperton M. J. The influence of soil moisture and temperature on the survival, aestivation, growth and development of juvenile *Aporrectodea tuberculata* (Eisen) (Lumbricidae) // Pedobiologia. 2001. V. 45. № 2. P. 121—133.
- WRB World Reference Base for Soil Resources 2014. International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps // World Soil Resources Reports. № 106. IUSS Working Group. Roma, Italy: FAO, 2015.

Assessment of Subendemic Earthworms' Species Distribution in the Mountain Forests of North-Western Caucasus under Different Climate Change Scenarios

A. P. Geraskina¹*, N. E. Shevchenko¹

¹Center for Forest Ecology and Productivity of the RAS,
Profsoyuznaya st. 84/32 bldg. 14, Moscow, 117997, Russia

* E-mail: angersgma@gmail.com

The ongoing climate changes affect soils and soil invertebrates mainly through changes in temperature and precipitation patterns. The purpose of this work is to evaluate ecological and geographical distribution models of various earthworm species, created using the method of bioclimatic modelling for various climatic scenarios. Habitats modelling for two subendemic species of earthworms, currently most widespread in the forest ecosystems of the North-Western Caucasus, was carried out: *Dendrobaena schmidtii* (epi-endogeic and endogeic forms were studied separately) and *D. nassonovi* (anecic form). The modelling was carried out based on the field data on the species and forms detection, obtained during the expedition routes of 2014—2019, carried out from the lower tree line to the upper one in the North-Western Caucasus. 1028 geographical points were surveyed, of which the epi-endogeic form *D. schmidtii* was found in 105 points, the endogeic form in 575, and the anecic species *D. nassonovi* in 185. Models were developed up to year 2070 using Maxent 3.4.4 software. Scenarios based on changes in greenhouse gas concentrations were used as future climate change forecasts: RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 6.0 and RCP 8.5. It has been shown that the studied species of earthworms belonging to three morpho-ecological groups are vulnerable to rising temperatures combined with a decrease in precipitation, as well as to uneven precipitation. It is reflected in a reduction in the area of potential habitats in the most suitable habitat conditions for these species of earthworms under different climatic scenarios, especially the most “severe” ones — RCP 6.0 and RCP 8.5.

Keywords: Lumbricidae, Maxent, modelling, potential habitat area, forest, ecosystem, climate change.

Acknowledgements: The study has been carried out within the framework of the RSF project № 23-24-00543 “Geospatial modelling of the earthworm communities of the North-Western Caucasus using the machine learning methods”.

REFERENCES

- Agroklimaticheskii spravochnik po Krasnodarskomu krayu* (Agroclimatic guide to the Krasnodar Territory), Krasnodar: 1961, 466 p.
- Akatov V. V., Akatov P. V., Maiorov S. V., Tendentsii izmeneniya vysotnogo areala pikhty Nordmana na Zapadnom Kavkaze (bassein r. Belaya) (Trends in altitude area of Nordmann fir in the Western Caucasus (Basin of Belaya River) in the relation with the global warming Issue), *Izvestiya Rossiiskoi akademii nauk. Seriya geograficheskaya*, 2013, No. 2, pp. 104–114.
- Coleman D. C., Callahan M. A., Crossley D. A. Jr., *Fundamentals of Soil Ecology*, Cambridge, Massachusetts: Academic press, 2017. 369 p.
- Edwards C. A., Bohlen P. J., *Biology and ecology of earthworms*, Chapman & Hall, 1996, 426 p.
- Eisenhauer N., The action of an animal ecosystem engineer: Identification of the main mechanisms of earthworm impacts on soil microarthropods, *Pedobiologia*, 2010, Vol. 53, No. 6, pp. 343–352.
- Fawcett T., Introduction to ROC Analysis, *Pattern Recognition Letters*, 2006, Vol. 27, No. 8, pp. 861–874.
- Fick S. E., Hijmans R. J., WorldClim 2: New 1 km spatial resolution climate surfaces for global land areas, *International Journal of Climatology*, 2017, Vol. 37, No. 12, pp. 4302–4315.
- Geraskina A., Shevchenko N., Distribution of epi-endogeic and endogeic earthworm species (Oligochaeta: Lumbricidae) in the forest belt of the Northwest Caucasus, *Zootaxa*, 2021, Vol. 4975, No. 3, p. 561573.
- Geraskina A., Shevchenko N., Spatial distribution of the anecic species of earthworms *Dendrobaena nassonovi nassonovi* (Oligochaeta: Lumbricidae) in the forest belt of the Northwestern Caucasus, *Forests*, 2023, Vol. 14, No. 12, Article 2367.
- Geraskina A., Shevchenko N., Spatial distribution of the epigeic species of earthworms *Dendrobaena octaedra* and *D. attemsi* (Oligochaeta: Lumbricidae) in the forest belt of the northwestern Caucasus, *Turkish Journal of Zoology*, 2019, Vol. 43, No. 5, pp. 480–489.
- Geraskina A. P., Dozhdevye chervi (Oligochaeta, Lumbricidae) okrestnostei pos. Dombai Teberdinskogo zapovednika (Severo-Zapadnyi Kavkaz, Karachaevo-Cherkessiya) (Earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) near the township Dombay of Teberda Reserve (Northwest Caucasus, Karachay-Cherkessia)), *Trudy zoologicheskogo instituta RAN*, 2016, Vol. 320, No. 4, pp. 450–466.
- Geras'kina A. P., Shevchenko N. E., Otsenka priurochenosti morfo-ekologicheskikh grupp dozhdevykh chervei (Oligochaeta, Lumbricidae) k osnovnym tipam lesa basseina reki Bol'shaya Laba (Severo-Zapadnyi Kavkaz) (Assessment of the restrictions of morpho-ecological groups of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) to the basic types of forest in the basin of Big Laba River, Northwestern Caucasus), *Zoologicheskii zhurnal*, 2021, Vol. 100, No. 1, pp. 3–16.
- Ghosh S., Climate change and earthworms: A global perspective, *International Journal of Entomology Research*, 2021, Vol. 6, No. 4, pp. 167–171.
- Goncharov A. A., Leonov V. D., Rozanova O. L., Semenina E. E., Tsurikov S. M., Uvarov A. V., Zuev A. G., Tiunov A. V., A meta-analysis suggests climate change shifts structure of regional communities of soil invertebrates, *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, Vol. 181, p. 109014.
- Grabenko E. A., *Izmenchivost' lesnoi rastitel'nosti v usloviyakh zapovednogo rezhima na Zapadnom Kavkaze. Diss. kand. geograf. nauk* (Variability of forest vegetation under the conditions of the reserve regime in the Western Caucasus. Cand. of geogr. sci. thesis), Moscow: IG RAN, 2011, 24 p.
- Hughes F. M., Cortes-Figueira J. E., Drumond M. A., Anticipating the response of the Brazilian giant earthworm (*Rhinodrilus alatus*) to climate change: implications for its traditional use, *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 2019, Vol. 91, No. 1, p. e20180308.
- IPCC: *Climate Change 2014*. Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Geneva, Switzerland: IPCC, 2014. 151 p.
- Kvavadze E. S., *Dozhdevye chervi (Lumbricidae) Kavkaza* (Earthworms (Lumbricidae) of the Caucasus), Tbilisi: Metsniereba, 1985, 283 p.
- Mariotte P., Le Bayon R. C., Eisenhauer N., Guenat C., Buttler A., Subordinate plant species moderate drought effects on earthworm communities in grasslands, *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, Vol. 96, pp. 119–127.
- Meshcheryakova E. N., Berman D. I., Ustoichivost' k otritsatel'nyim temperaturam i geograficheskoe rasprostranenie dozhdevykh chervei (Oligochaeta, Lumbricidae, Moniligastridae) (The coldhardiness and geographic distribution of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae, Moniligastridae)), *Zoologicheskii zhurnal*, 2014, Vol. 93, No. 1, pp. 53–64.
- Misirlioglu M., Reynolds J., Stojanović M., Trakić T., Sekulić J., James S., Csuzdi C., Decaens T., Lapied E., Phillips H. R. P., Cameron E. K., Brown G. G., Earthworms (Clitellata, Megadrili) of the world: An updated checklist of valid species and families, with notes on their distribution, *Zootaxa*, 2023, No. 5255, No. 1, pp. 417–438.
- Myers N., Mittermeier R. A., Mittermeier C. G., Da Fonseca G. A., Kent J., Biodiversity hotspots for conservation priorities, *Nature*, 2000, Vol. 403, No. 6772, pp. 853–858.
- Phillips S., Dudík M., Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation, *Ecography*, 2008, Vol. 31, pp. 161–175.
- Rapoport I., Tsepikova N., Struktura naseleniya i topicheskie preferendy dozhdevykh chervei (Oligochaeta, Lumbricidae) v pochvakh etalonnnykh lesnykh formatsii basseinov rek Teberda i Bol'shoi Zelenchuk (Teberdinskii zapovednik, Severo-Zapadnyi Kavkaz) (Population structure and topical preferendum of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in the soils of normal forest formations of the Teberda and Bolshoi Zelenchuk river basins (Teberda

- Nature Reserve, North-western Caucasus)), *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi Akademii nauk*, 2015, Vol. 17, No. 6—1, pp. 33—39.
- Rapoport I. B., Tsepkova N. L., Naselenie dozhdevykh chervei (Oligochaeta, Lumbricidae) basseina srednego techeniya reki Bol'shaya Laba (Severo-Zapadnyi Kavkaz, bufernaya zona Kavkazskogo zapovednika) (Earthworm populations (Oligochaeta, Lumbricidae) in the middle flow basin of Bolshaya Laba River, Northwestern Caucasus, Caucasian Nature Reserve's buffer zone), *Zoologicheskii zhurnal*, 2019, Vol. 98, No. 5, pp. 485—503.
- Rapoport I. B., Morpho-ecological forms of *Dendrobaena schmidtii* Michaelsen, 1907 (Oligochaeta, Lumbricidae) of North Caucasus, *Fourth International Oligochaete Taxonomy Meetings*, Book of Abstracts, Diyarbakir, Turkey, 2009, p. 39.
- Sergienko V. G., Konstantinov A. V., Prognoz vliyaniya izmeneniya klimata na raznoobrazie prirodnikh ekosistem i vidov floristicheskikh i faunisticheskikh kompleksov bioty Rossii (Forecast of influence of climate change on ecosystems and natural diversity species of Russian flora and fauna biotic complexes), *Trudy SPbNIILKh*, 2016, No. 2, pp. 29—44.
- Shekhovtsov S. V., Rapoport I. B., Poluboyarova T. V., Geras'kina A. P., Golovanova E. V., Pel'tek S. E., Morfotipy i geneticheskaya izmenchivost' *Dendrobaena schmidtii* (Lumbricidae, Annelida) (Morphotypes and genetic diversity of *Dendrobaena schmidtii* (Lumbricidae, Annelida)), *Vavilovskii zhurnal genetiki i selektsii*, 2020, Vol. 24, No. 1, pp. 48—54.
- Singh J., Schädler M., Demetrio W., Brown G. G., Eisenhauer N., Climate change effects on earthworms—a review, *Soil Organisms*, 2019, Vol. 91, No. 3, pp. 114—138.
- Vsevolodova-Perel' T. S., *Dozhdevye chervi fauny Rossii: Kadastr i opredelitel'* (Earthworms of Russian fauna: inventory and key), Moscow: Nauka, 1997, 101 p.
- Wever L. A., Lysyk T. J., Clapperton M. J., The influence of soil moisture and temperature on the survival, aestivation, growth and development of juvenile *Aporrectodea tuberculata* (Eisen) (Lumbricidae), *Pedobiologia*, 2001, Vol. 45, No. 2, pp. 121—133.
- WRB World Reference Base for Soil Resources 2014. International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps*, World Soil Resources Reports, No. 106. IUSS Working Group. Roma, Italy: FAO, 2015.

УДК 547.4:595.14(470.64)

ДОЖДЕВЫЕ ЧЕРВИ ГИРКАНСКИХ ЛЕСОВ АЗЕРБАЙДЖАНА¹© 2024 г. И. Б. Рапопорт^{а, *}, С. В. Шеховцов^б, Н. Ю. Снеговая^{в, г}, И. Г. Керимова^{в, г}^а Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН,
ул. И. Арманд, д. 37а, Нальчик, Кабардино-Балкарская республика, 360000, Россия^б Институт цитологии и генетики Сибирского отделения РАН,
пр-т Академика Лаврентьева, д. 10, Новосибирск, 630090, Россия^в Институт зоологии Министерства науки и образования Азербайджана,
пр-д 1128, кв-л 50, Баку, AZ1004, Азербайджан^г Западно-Каспийский университет, ул. Истиглалият, д. 31, Баку, AZ1001, Азербайджан

*E-mail: iemt@mail.ru

Поступила в редакцию 31.01.2024

После доработки 22.05.2024

Принята к публикации 08.07.2024

Происходящие климатические изменения оказывают влияние на почвы и почвенных беспозвоночных. Гирканские леса — реликтовый лесной массив, сохранившийся с третичного периода, расположенный в Иране и на юго-востоке Азербайджана. Публикаций, посвященных дождевым червям азербайджанской части гирканских лесов, не выявлено. Цель работы — изучение фауны, структуры населения и биотопического распределения дождевых червей естественных и нарушенных биогеоценозов низинных гирканских лесов Азербайджана. Материал собран в Гирканском национальном парке. При обработке данных использованы встречаемость, средняя и относительная численность. Рассчитаны индексы доминирования, биоразнообразия, выравненности и коэффициенты вариации синэкологических характеристик. Ядро фауны дождевых червей гирканских лесов формируют люмбрициды с закавказским и туранским распространением, а также виды средиземноморского генезиса. На участках леса, в которых эдификатором древесного яруса является дуб каштанолистный, таксоцены характеризуются стабильным видовым составом, небольшими значениями общей численности и значительной вариабельностью синэкологических индексов. Структура луговых таксоценов зависит от локализации биогеоценоза: на участках, окруженных дубравами, она формируется за счет лесных видов, в краевых сообществах заметны приток обитателей степной зоны и резкое возрастание общей численности дождевых червей, большой процент в общей численности составляют собственно-почвенные люмбрициды. В луговых таксоценох не отмечены подстилочные виды, редко и небольшой численностью встречаются средиземноморские, но выявлены космополиты. Во вторичных лесных биогеоценозах по сравнению с луговыми в хорологической структуре таксоценов дождевых червей на уровне тенденции возрастает представленность средиземноморских и достоверно — космополитных таксонов, среди морфо-экологических групп — подстилочных видов. Структура грабовых, пекановых и черноореховых таксоценов сбалансирована и разнообразна, включает редкие виды, в ней меньше представлены автохтонные элементы фауны.

Ключевые слова: дождевые черви, фауна, экология, структура таксоценов, гирканские леса, Закавказье.

DOI: 10.31857/S0024114824040037, EDN: PDMCCR

Гирканские леса — реликтовый лесной массив на южном побережье Каспийского моря, сохранившийся с третичного периода. Представляет собой густые низинные и горные леса, примыкающие к берегам Каспийского моря в Иране и на юго-востоке Азербайджана. Флора гирканских лесов характеризуется обилием эндемичных и реликтовых видов (Гроссгейм, 1948; Гурбанов, 2007; Ramezani et al., 2023), образующих древостой, а иногда и ассоциации

полидоминантного характера, целиком состоящие из реликтов. Особенность гирканских лесов — практически полное отсутствие хвойных, из которых встречаются только реликтовые таксоны. Эти смешанные леса в гораздо меньшей степени пострадали от холодного климата плейстоценовых ледниковых периодов, чем, например, лиственные леса в Северной Европе (Mittermeier et al., 2005; Erichsen et al., 2018), т. к. весь Гирканский регион в плейстоцене

¹ Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта 20-54-56030 Иран_т.

был свободен от ледников (Sagheb-Talebi et al., 2014). Фауна дождевых червей гирканских лесов изучена слабо. Известны только 2 работы, выполненные в Иране (Latif et al., 2021a, 2021b). В гирканских лесах выявлен 31 вид дождевых червей, причем часть из них — в антропогенно измененных местообитаниях. Несмотря на обширный материал, исследованный W. Michaelsen в Тифлисском музее (Michaelsen, 1907), и масштабные работы, проведенные в Талыше Э. Ш. Квавадзе (Квавадзе, 1985; Kvavadze, 1999), мы можем лишь предположительно говорить о видовом составе дождевых червей, обитающих в гирканских лесах, т. к. указания на биотопическую приуроченность сборов большей частью отсутствуют.

Цель работы — изучение фауны, структуры населения и биотопического распределения дождевых червей естественных и нарушенных биогеоценозов низинных гирканских лесов Азербайджана.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Полевые работы проведены с 26 июня по 1 июля 2023 г. в Гирканском национальном парке и на прилегающих территориях на высотах 5—331 м над ур. м. Границами биогеоценоза считали пространственно однородный фитоценоз. Название фитоценозов давали по доминирующим видам древостоя (табл. 1). Для каждого фитоценоза представлены формулы и сомкнутость древостоя, характер напочвенного покрова, общее проективное покрытие (ОПП) (Андреева и др., 2002). Номенклатура видов приведена по работе А. С. Зернова (2006). В общей сложности были исследованы дождевые черви 21 биогеоценоза. Для изучения влияния хозяйственной деятельности на фауну и население дождевых червей мы выбрали коренные дубовые биогеоценозы: дуб каштанolistный (*Quercus castaneifolia* С. А. Мей.) дубовые, т. к. является эдификатором, формирующим высотный пояс растительности, и грабовые, т. к. формации с преобладанием граба (*Carpinus caucasicus* L.) на Кавказе часто носят вторичный характер (Нечаев, 1960; Yakhyayev et al., 2021), а также пекановые, черноореховые и луговые (табл. 1). Дубовокаштанolistные участки леса характеризуются большей сомкнутостью древесного полога по сравнению с остальными изученными лесными формациями.

Дубу сопутствуют граб, паротия (*Parrotia persica* С. А. Мей.), клен бархатистый (*Acer velutinum* Boiss.) и др. В дубовокаштанolistных мертвопокровных лесах 3—5 % ОПП занимают ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.), коротконожка (*Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv.) и осоки. В разнотравных и злаково-разнотравных дубравах в состав травяного яруса входят первоцвет (*Primula macracalyx* Bunge), гравилат (*Geum urbanum* L.), сочевичник (*Orobancha hirsutus* Thunb.), подмаренник (*Galium* sp.), осоки лесная (*Carex sylvatica* Huds.) и прерванная (*Carex divulsa* Stokes), каприфоль (*Lonicera caprifolium* L.), земляника (*Fragaria vesca* L.),

мятлик луговой (*Poa pratensis* L.), звездчатка (*Stellaria holostea* L.) и др. Характерны заросли сассапарилия (*Smilax excelsa* L.) и плющей. Широкая экологическая амплитуда граба обуславливает формирование разнообразных группировок грабовых лесов. Грабовые леса с включением кленов, дуба каштанolistного и ясени характеризуются небольшой полнотой (0.3—0.6) и светопроницаемой кроной. В грабовых лесах развит подлесок (лещина обыкновенная (*Corylus avellana* (L.) H. Karst.), мушмула германская (*Mespilus germanica* L.), калина гордовина (*Viburnum lantana* L.) и др.), встречаются лианы. В травяном покрове те же виды, что и в дубравах. Пекан (*Carya illinoensis* (Wangenh.) K. Koch) и орех черный (*Juglans nigra* L.) — интродукты из Северной Америки (Бородин и др., 1966), их посадки ранее имели хозяйственное значение. Сейчас древесный полог разбавлен грабом и кленом, характерен подлесок из этих пород и паротии персидской. Луга со всех сторон окружены лесами, за исключением ковылево-клевероопрокинутого луга, занимающего окраинное положение по отношению к лесному массиву, в структуре травостоя преобладают бобовые и злаки. Все исследованные биогеоценозы занимают плакорные положения или высокие надпойменные террасы. В последнем случае почти всегда наблюдается заболачивание.

Геоботанические описания и почвенно-зоологические исследования выполнены на пробных площадках 30×30 м. Для учета червей в пределах каждого биогеоценоза по общепринятой методике отобраны 8—10 почвенно-зоологических проб размером 25×25 см. Почва выбиралась на глубину встречаемости, т. е. до тех пор, пока не переставали обнаруживаться ходы и следы жизнедеятельности дождевых червей и других беспозвоночных (Гиляров, 1975; Römbke et al., 2005) или раскопки достигали грунтовых вод. Таксономическая идентификация материала и характеристика морфо-экологических форм выполнены с использованием литературных сводок (Перель, 1979; Всеволодова-Перель, 1997; Csuzdi, Zicsi, 2003; Römbke et al., 2005; Szederjesi et al., 2018a, 2018b; и др.). Ареалы приведены в соответствии с правилами (Городков, 1984). При обработке результатов для каждой выборки оценивали видовое богатство и среднюю численность дождевых червей. Для изучения структуры таксоценов в разных типах биогеоценозов сравнили численность жизненных форм и хорологических групп. Для характеристики сообществ дождевых червей использовали встречаемость (%) — относительное число проб, в которых отмечен вид, морфо-экологическая, хорологическая группа (Чернов, 1975). Для сравнительного анализа таксоценов использовали наиболее часто употребляемые индексы: Шеннона, Симпсона и Пielу (Одум, 1975; Чернов, 1975). Индекс биоразнообразия Шеннона учитывает одновременно два параметра разнообразия — видовое богатство и соотношение численностей видов. Он почти не зависит от величины выборки и позволяет сравнивать между собой

Таблица 1. Краткая характеристика мест сбора материала и число собранных проб в Гирканском заповеднике (Талыш, Юго-Восточный Кавказ)

Биогеоценоз	№	Фитоценозы	Формула древостоя	Сомкнутость крон	ОПП, %	Географические координаты
Дубовые	1	Дубовокаштановый мертвопокровный с паротией и аистником	9Д+П	0.7	5	38.670968°N; E48.769270°E
	2	Дубовокаштановый мертвопокровный с грабом и паротией	8Д+Г+П	0.6	3—5	38.671285°N; E48.769512°E
	3	Грабово-дубовокаштановый мертвопокровный	8Д+2Г	0.7	3—5	38.681356°N; E48.787016°E
	4	Паротиево-грабово-дубовокаштановый с папоротником и злаками	5Д+3Г+2П	0.8	80	38.790040°N; E48.735815°E
	5	Грабово-дубовокаштановый с кленом бархатным разнотравный	6Д+3Г+К	0.8	70	38.671610°N; E48.767983°E
Послеселенные луга	6	Разнотравно-злаковый с бузиной и держидеревом	—	—	95	38.671757°N; E48.767716°E
	7	Клеверово-злаковый			100	38.681356°N; E48.787018°E
	8	Ковылево-клевероопрокинутый			100	38.782535°N; E48.729939°E
Грабовые	9	Дубовокаштановый грабовый с кленом бархатным разнотравный	5Г+4Д+К	0.5	70	38.671757°N; E48.767716°E
	10	Грабовник с кленом мертвопокровный	9Г+К	0.8—0.9	0	38.670968°N; E48.766482°E
	11	Кленово-грабовый разнотравно-злаковый	6Г+4К	0.6	30	38.670968°N; E48.766485°E
	12	Кленово-грабовый разнотравный	6Г+4К	0.6	30	38°40'24,2976"N; 48°4524,786"E
	13	Грабовник мертвопокровный	9Г+Д	0.5	5	38.746205°N; E48.611165°E
	14	Кленово-грабовый с бузиной	6Г+4К	0.5	30	38.746207°N; E48.611163°E
	15	Кленово-грабовый зеленомошно-разнотравный	6Г+4К	0.3	70	38.746200°N; E48.611163°E
Черноореховые	16	Грабово-черноореховый разнотравно-злаковый с паротией-1	6О+3Г+П	0.4	30	38.673736°N; E48.735308°E
	17	Грабово-черноореховый разнотравно-злаковый с паротией-2	6О+3Г+П	0.4—0.5	30	38.673740°N; E48.735325°E
	18	Грабово-черноореховый разнотравно-злаковый с под- ростом граба и клена	7О+3Г	0.5	45	38.673267°N; E48.739070°E
Пекановые	19	Грабово-пекановый мертвопокровный-1	7П+2Г+К	0.5	3	38.744099°N; E48.609578°E
	20	Грабово-пекановый мертвопокровный-2	7П+2Г+К	0.5	3	38.744081°N; E48.609564°E
	21	Кленово-грабово-пекановый разнотравно-злаковый	6П+2Г+2К	0.4	30	38.671614°N; E48.767980°E

Примечание. Д — дуб каштановый, Г — граб кавказский, П — паротия персидская, К — клен бархатистый. ОПП — общее проективное покрытие напочвенного покрова.

сообщества с разным числом видов (Лебедева и др., 2004). Дополнительно для сравнения «концентрации» доминирования был выбран индекс Симпсона, для оценки «выравненности» численности видов — индекс Пиелу. Вариативность синэкологических показателей таксоценов дождевых червей оценивали с помощью коэффициента вариации (CV) (Лакин, 1973). Статистический анализ проводили с помощью PAST v. 3.12 и программного обеспечения Statistica 10. Во всех случаях распределения переменных величин, характеризующих структуру населения, отклонялись от нормального. Поэтому в статистических расчетах использовали относительную численность (доля общего числа экземпляров вида в биогеоценозе по отношению к совокупной выборке). Так как выборки, сформированные по виду-эдификатору, имеют разный объем, для сравнения таксоценов использовали тест Манна—Уитни. Общую картину связей между таксоценоми дождевых червей определяли с помощью метода классификации по уровню сходства состава и морфо-экологической и хорологической структуры люмбрикофауны (метод Уарда).

Краткая физико-географическая характеристика района исследований. В Азербайджане гирканские леса занимают аккумулятивную равнину Ленкоранской низменности и складчатые горы Талыша. Ленкоранская низменность и Талыш являются восточным форпостом Передней Азии (Соколов, Темботов, 1989). Прибрежная часть Ленкоранской низменности занята многочисленными озерами и болотами (Гулисашвили, 1964). Согласно зоогеографическому районированию, район распространения гирканских лесов относится к талышскому варианту переднеазиатского (пустынного) типа поясности (Соколов, Темботов, 1989). Климат влажный субтропический, горы способствуют конденсации влаги, приносимой с Каспийского моря, среднегодовое количество осадков достигает 1225 мм. Максимум их выпадает осенью, наименьшее количество — весной и летом. Среднегодовая относительная влажность — 70–80 % (Гулиева, 2018). Среднегодовая температура — 14.7 °C, лето жаркое, со средней температурой июля 25.8 °C. (Convention on climate change... 2015; Гулиева, 2018). Зима умеренно теплая, средняя температура января — 3.3 °C, что объясняется доступностью территории вторжению холодных воздушных масс, чье влияние лишь немного сглаживается Каспийским морем. Почвы — красноземы, желтоземы и перегнойно-карбонатные (Гурбанов, 2007).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Фауна. На исследованной территории зарегистрированы 15 видов дождевых червей (табл. 2), принадлежащих к 6 родам семейства Lumbricidae Claus, 1876: *Dendrobaena hyrcanica* Kvavadze & Nikolashvili, 1979, *Dendrobaena hortensis* (Michaelson, 1889),

Dendrobaena daghestanensis (Michaelson, 1907), *Dendrobaena alpina alpina* (Rosa, 1884), *Dendrobaena parabyblica* Perel, 1972, *Dendrobaena succinta* (Rosa, 1905), *Dendrobaena veneta* (Rosa, 1886), *Aporrectodea jassyensis* (Michaelson, 1891), *Aporrectodea rosea* (Savigny, 1826), *Aporrectodea trapezoides* (Duges, 1828), *Eisenia fetida* (Savigny, 1826), *Eisenia eutypica* (Michaelson, 1910), *Eiseniella tetraedra* (Savigny, 1826), *Perelia kaznakovi* (Michaelson, 1910), *Bimastos parvus* (Eisen, 1874) (табл. 2). Наибольшим таксономическим богатством выделялся род *Dendrobaena* Eisen 1873, представленный семью видами. Род *Aporrectodea* Örley, 1885 включает три, *Eisenia* Malm, 1877 — два, остальные — по одному виду. Среди выявленных люмбрицид три закавказских эндемика (20 %), четыре вида (26.7 %) со средиземноморским типом ареала и по одному — с туранским и альпийско-балкано-кавказским (табл. 2). Космополитные и голарктические виды составляют 40 % от общей фауны. В морфо-экологической структуре преобладают собственно-почвенные виды (40 %), меньше всего подстилочных люмбрицид (26.7 %). Норники не выявлены. Абсолютный доминант — *D. hyrcanica* — отмечен практически во всех исследованных биогеоценозах. Суммарная численность вида составляет почти половину от общей численности дождевых червей изученного района, наибольшее обилие отмечено в грабовниках (табл. 2). Ядро фауны люмбрицид формируют еще два вида: *A. jassyensis* и *D. daghestanensis*. Встречаемость первого выше всего в дубравах, он обычен для всех таксоценов, кроме пекановых. Максимальное обилие и встречаемость *D. daghestanensis* отмечены в грабовниках, не зарегистрирован этот вид на лугах. В трех типах биогеоценозов найдены *P. kaznakovi*, *E. t. tetraedra*, *D. hortensis* и *D. veneta*. *Perelia kaznakovi* характерен для большинства дубовых, луговых и части грабовых таксоценов, амфибионт *E. t. tetraedra* — для пекановых, а также ряда грабовых и черно-ореховых. У *D. hortensis* и *D. veneta* отмечен сходный тип распределения, они отмечены в одном грабовнике и посадках черного ореха и пекана. Остальные виды встречаются редко, в основном во вторичных биогеоценозах.

Население дождевых червей исследованных формаций. В почвах лесов с преобладанием дуба каштанолистного зарегистрированы 5 видов дождевых червей. Доминирует *D. hyrcanica*, содоминанты — *A. jassyensis* и *P. kaznakovi*. Единично выявлены *D. daghestanensis* и *D. alpina*. Видовое богатство — 2–5 видов (табл. 2). Таксоцены характеризуются невысокой общей численностью, преобладанием закавказских эндемиков и частой до 100 %, встречаемостью средиземноморских и туранских видов (табл. 2, рис. 1).

Космополитов и голарктов не выявлено. *Dendrobaena alpina* с редким типом ареала не относится к характерным для дубрав видам из-за низких численности и встречаемости. В морфо-экологической структуре доминируют собственно-почвенные люмбрициды. Подстилочных видов не зарегистрировано.

Таблица 2. Видовой состав, численность (экз./м², X±SE), встречаемость (% проб, в которых найден вид) дождевых червей и их принадлежность к хролологическим и морфо-экологическим формам в естественных и нарушенных биогеоценозах гирканских лесов Азербайджана

Биогеоценозы	№ п	<i>D. hyrcanica</i>	<i>A. jassyensis</i>	<i>P. kaznakovi</i>	<i>D. daghestanensis</i>	<i>E. tetraedra</i>	<i>D. hortensis</i>	<i>A. trapezoides</i>	<i>D. veneta</i>	<i>D. succinta</i>	<i>E. fetida</i>	<i>A. rosea</i>	<i>D. alpicola</i>	<i>D. parabylica</i>	<i>A. parva</i>	<i>E. eurtipica</i>
Дубовые	1	8	18±3	16±4	14±3	32±6	-	-	-	-	-	-	3±1	-	-	-
	2	10	32±5	20±4	20±5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	3	10	34±6	3±1	3±1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	4	10	32±5	4±1	12±3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	5	10	32±6	4±1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Встречаемость, %		48	100	100	68	15	-	-	-	-	-	-	15	-	-	-
Послесельные луга	6	8	5±2	11±3	11±3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	7	8	27±6	-	11±3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	8	8	192±46	-	-	-	-	32±6	-	-	-	-	-	-	-	-
Встречаемость, %		24	96	26	70	-	-	33	-	-	-	-	-	-	-	-
Грабовые	9	8	133±12	-	11±3	21±4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	10	8	101±16	6±2	21±3	32±6	-	32±6	-	-	-	-	-	-	-	-
	11	8	53±10	53±10	107±23	-	-	16±4	-	-	-	-	-	-	-	8±2
	12	8	40±7	-	-	56±10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	13	8	91±21	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	14	8	48±12	-	-	48±12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Встречаемость, %		56	100	25	40	57	14	28	14	14	14	14	-	-	16±4	14
Черноореховые	16	8	60±15	52±12	-	16±4	8±3	-	12±4	-	-	-	-	-	-	-
	17	8	45±12	38±10	-	16±4	5±2	-	6±2	-	-	-	-	-	-	-
	18	8	48±12	-	-	48±12	-	-	-	-	-	-	-	-	16±4	-
Встречаемость, %		24	100	50	-	100	46	-	46	-	-	-	-	-	46	-
Пекановые	19	8	12±4	-	-	8±3	8±3	-	-	4±1	-	-	-	12±3	-	-
	20	8	16±5	-	-	9±3	8±2	-	-	6±2	-	-	-	10±2	-	-
	21	8	-	-	-	11±3	37±6	-	48±6	-	64±9	-	-	-	-	-
Встречаемость, %		24	75	-	-	50	75	-	50	50	-	-	-	50	-	-
Ареал			Зкэ	Ср	Паз	Зкэ	Ср	К	Ср	Ср	К	К	АБК	Зкэ	Гл	Гл
Морфо-экологическая форма			СП	СП	ПП	СП	П	СП	ПП	ПП	ПП	СП	ПП	СП	П	П

Примечание. п — число выбранных проб; тип ареала: Зкэ — закавказский эндемичный, Ср — средиземноморский, Т — туранский, АБК — альпийско-балканско-кавказский, Гл — голарктический, К — космополитный; морфо-экологическая форма: СП — собственно-почвенный, ПП — почвенно-подстилочный, П — подстилочный. **Жирным шрифтом** выделены доминирующие виды. Название биогеоценозов — как в табл. 1.

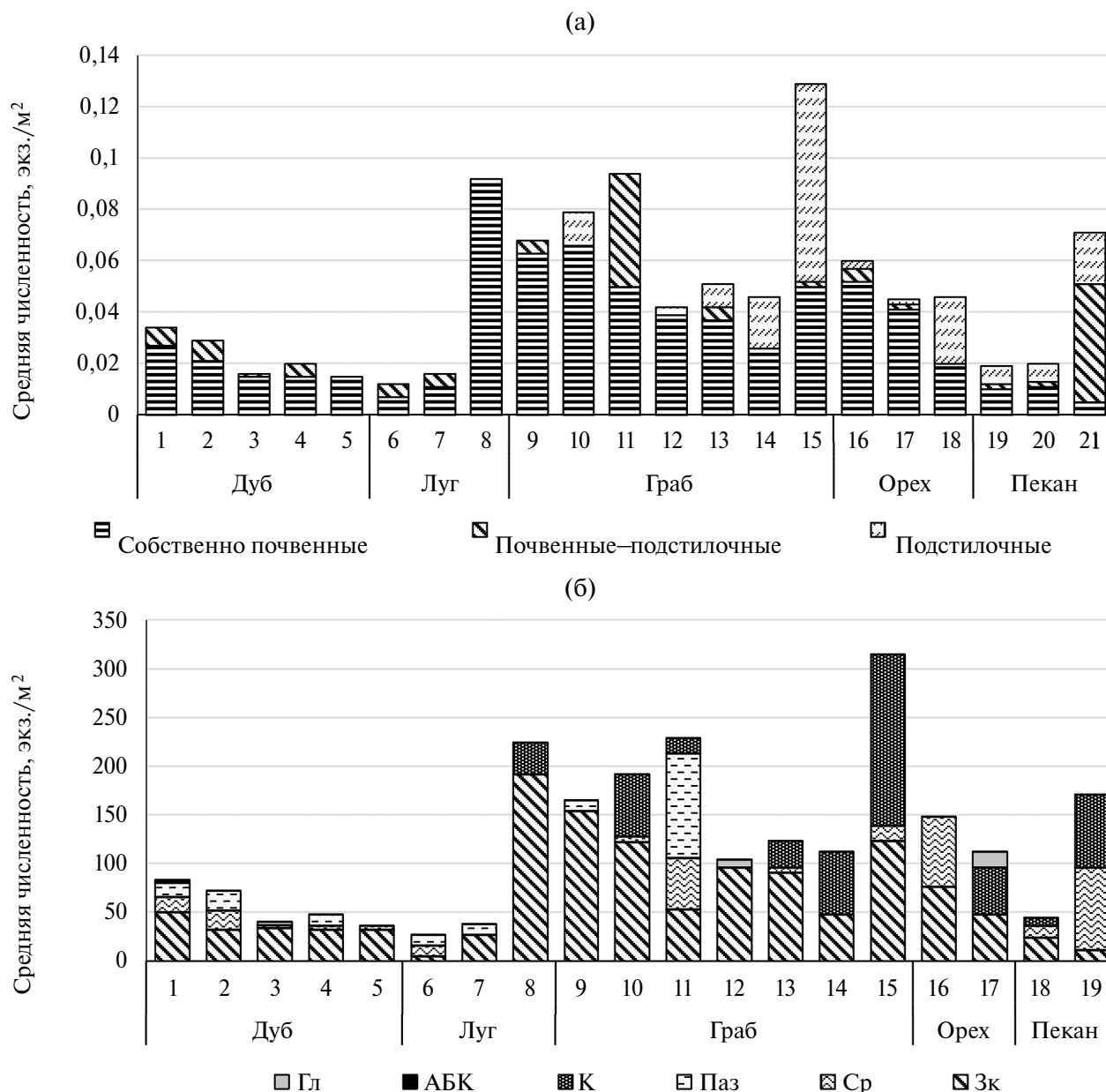


Рис. 1. Средняя численность морфо-экологических (а) и хорологических (б) групп дождевых червей. Названия биогеоценозов — как в табл. 1.

На лугах наиболее многочисленен *D. hyrcanica*, часто встречается *P. kaznakovi*. В одном из луговых биогеоценозов, окруженных участками леса, найден *A. jassyensis* (табл. 2), на краевом лугу, примыкающем к лесному массиву, — *A. trapezoides*. Видовое богатство — 2—3 вида. На первых двух участках преобладают закавказские эндемики, отмечены средиземноморские и туранские таксоны (рис. 1). Население луга, примыкающего к лесному массиву, отличается от двух других высокой общей численностью дождевых червей и наличием космополитов. Среди морфо-экологических групп наиболее многочисленны собственно-почвенные дождевые черви, не зарегистрированы подстилочные таксоны (рис. 1).

Не менее 12 видов дождевых червей обитает в грабовниках (табл. 2). Доминирует *D. hyrcanica*, редко — *E. t. tetraedra* и *P. kaznakovi* или *D. daghestanensis*, причем последний вид встречается часто. Значительное число видов — *A. trapezoides*, *A. rosea*, *D. succinta*, *E. fetida* и *E. eutupica* — отмечено в 1—2 биогеоценозах, преимущественно с близким выходом грунтовых вод. Общая численность люмбрицид достигает высоких значений (до 315 экз./м²). В хорологической структуре более чем в половине случаев доминируют закавказские эндемики (рис. 2), встречаемость и численность средиземноморских и туранских видов в грабовых таксоценозах невелики. Космополиты попадают более чем в двух третях

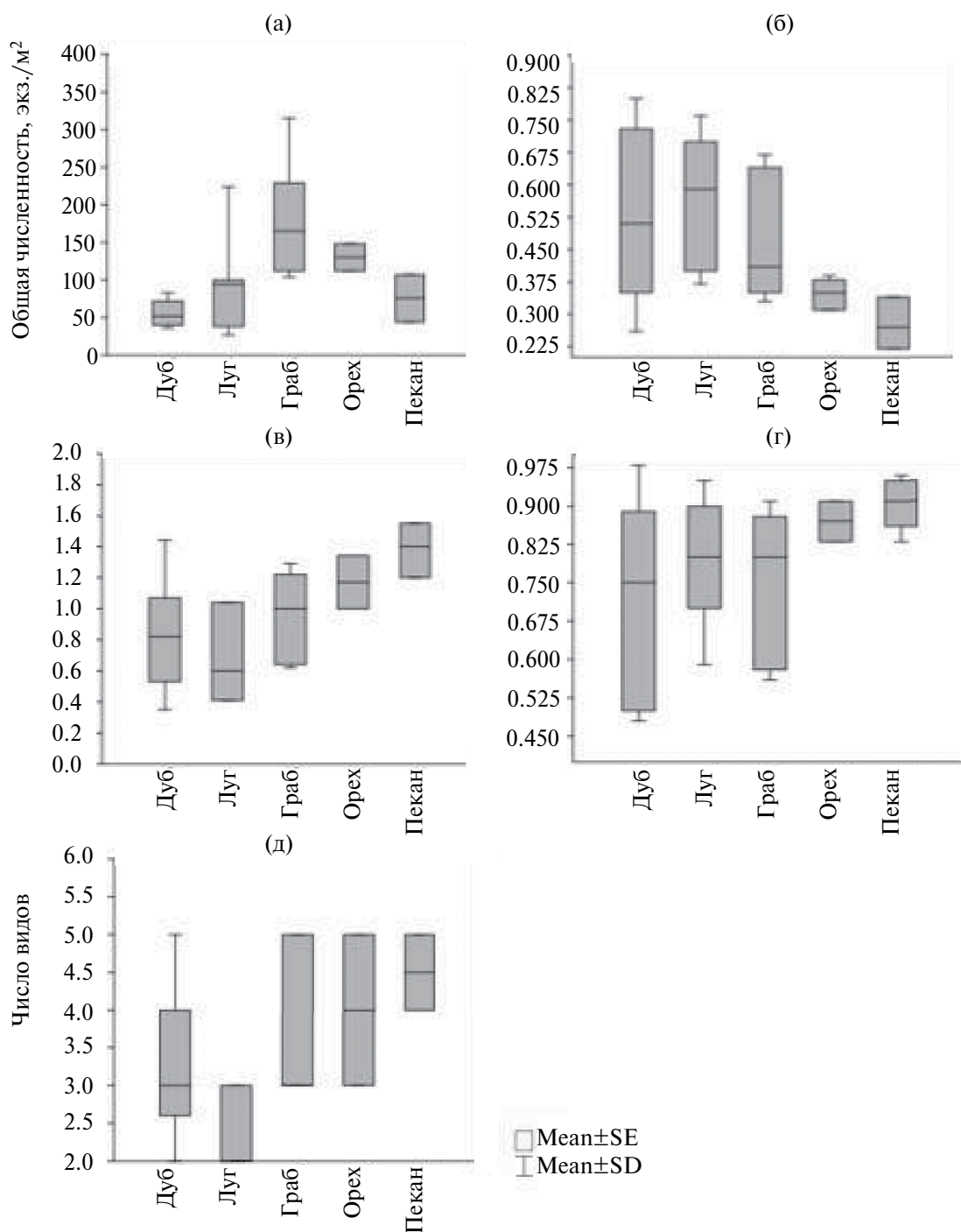


Рис. 2. Синэкологические характеристики таксоценов дождевых червей, обитающих в гирканских лесах: (а) — общая численность таксоценов, (б) — индекс Симпсона, (в) — индекс Шеннона, (г) — индекс Пielу, (д) — видовое богатство.

проб, составляя до половины от общей численности дождевых червей. Единично и с небольшим обилием отмечены голаркты. Среди морфо-экологических групп наиболее обычны собственно-почвенные виды (рис. 1). Численность и встречаемость подстилочных люмбрицид значительно превышают данные характеристики почвенно-подстилочных.

В почве черноореховых биогеоценозов выявлены 7 видов дождевых червей, доминирует *D. hyrcanica*, обычны *A. jassyensis* и *D. daghestanensis*. Видовое богатство — 3—5 видов. Таксономическая структура двух черноореховых таксоценов кардинально отличается от таковой третьего, хотя местообитания схожи. Все биогеоценозы расположены на гидроморфных почвах и достаточно близко примыкают к населенным

пунктам и офису национального парка. В первом и втором зарегистрированы *D. hortensis* и *D. veneta*, обычно обитающие по берегам водных источников, в третьем — амфибионт *E. t. tetraedra*, т. к. близко подступающие грунтовые воды выходят на поверхность. В этом же местообитании найден *A. parva*. Различия наблюдаются в хронологической и морфо-экологической структуре (рис. 1, 2). В третьем таксоценозе средиземноморские дождевые черви замещаются широко распространенными — космополитами и голарктами. Морфо-экологическая структура первого и второго таксоценозов сформирована преимущественно собственнo-почвенными видами, две другие группы составляют незначительное меньшинство; в третьем преобладают подстилочные виды.

В пекановых таксоценозах 8 видов, это единственный тип биогеоценозов, где встречаемость *D. hyrcanica* минимальна (50 %). К числу доминантов и субдоминантов также относятся *E. fetida*, *D. parabyblica* и *D. veneta*. В каждом биоценозе отмечены по 5 видов. В первых двух таксоценозах более половины общей численности дождевых червей составляют закавказские эндемики, далее следуют средиземноморские виды и космополиты; в третьем соотношение групп имеет обратный порядок (рис. 2). Первые два таксоценоза сформированы преимущественно собственнo-почвенными и подстилочными видами, в третьем больше всего питающихся на поверхности почвы видов и мало собственнo-почвенных (рис. 1).

Синэкологические характеристики таксоценозов. Максимальная общая численность дождевых червей отмечена в грабовых, наименьшая — в дубовых таксоценозах (рис. 3).

Лесные сообщества характеризуются увеличением биотопического видового богатства и расчетных средних значений индексов биоразнообразия (Шеннона) и выравненности (Пиелу) в ряду: дубовые → грабовые → черноореховые → пекановые, у индекса доминирования отмечена обратная тенденция (рис. 3). У дождевых червей луговых биогеоценозов отмечены высокое среднее значение индекса доминирования, минимальное — биоразнообразия. Среднее значение индекса Пиелу сравнимо с таковым в грабовых таксоценозах. Наибольшая изменчивость большинства синэкологических показателей выявлена у дождевых червей, обитающих в дубовых биогеоценозах, наименьшая — в черноореховых (индексы Симпсона и Пиелу) и пекановых (биотопическое видовое богатство, индекс Шеннона) (рис. 2). Общая численность сильнее всего изменялась в грабовых таксоценозах и минимально — в черноореховых.

Сравнение выборок с помощью непараметрического теста Манна—Уитни. Наиболее выраженные различия наблюдаются между таксоценозами дубрав и грабовников в относительной численности закавказских и собственнo-почвенных видов (рис. 3), близок к достоверному результат сравнения относительной численности космополитных и подстилочных видов.

У закавказских таксонов различия выявлены также между таксоценозами грабовников и черноореховых биогеоценозов, близка к достоверному разница между этими таксоценозами в относительной численности подстилочных люмбрицид (рис. 4). Сравнение луговых и дубовых таксоценозов Манна—Уитни показало, что по всем признакам хронологической и морфо-экологической структуры, кроме относительной численности космополитных видов, они принадлежат одной генеральной совокупности. Грабовые таксоценозы, помимо обозначенных различий с дубовыми, имеют достоверные различия в относительной численности средиземноморских видов с пекановыми. Черноореховые очень слабо и недостоверно отличаются от пекановых относительной численностью собственнo-почвенных видов, от дубовых — в представленности подстилочных (рис. 4). Таким образом, наиболее выраженные различия выявлены между таксоценозами дубрав и грабовников, все остальные различия представлены на уровне тенденции. Маркерными характеристиками таксоценозов, позволяющих разделить выборки в исследуемом районе с помощью теста Манна—Уитни, является относительная численность космополитов и собственнo-почвенных видов.

Кластерный анализ. Сравнение морфо-экологической и хронологической структуры населения дождевых червей с помощью метода Уарда показало: выборка достоверно делится на три кластера (рис. 5). К первому относятся таксоценозы дубрав, двух луговых участков, расположенных среди леса, и двух пекановых биогеоценозов. Они характеризуются наименее вариабельной хронологической и морфо-экологической структурой и небольшой общей численностью. Грабовые таксоценозы дистанцируются на второй и третий кластеры. Ко второму кластеру относятся маловидовые сообщества с выравненной средней численностью и более богатые таксономически, но вариабельные по численности. На разных уровнях они группируются с черноореховыми таксоценозами. Третий кластер — с выраженным доминированием одной морфо-экологической и хронологической группы, к которому помимо трех грабовых относится краевой луговой таксоценоз.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

На небольшой территории выявлено 15 видов дождевых червей, т. е. около 18 % видов, известных для Кавказа (Перель, 1979; Квавадзе, 1985; Всеволодова-Перель, 1997; Kvavadze, 1999; неопубликованные данные). Семь видов относятся к средиземноморскому роду *Dendrobaena*. К автохтонной фауне относятся виды с закавказским, средиземноморским и туранским распространением. Эндемизм фауны — 20 %, три вида — закавказские эндемики. Ареалы этих видов не вполне понятны: собранные до 2018 г. материалы требуют проверки. *Dendrobaena hyrcanica* и *D. daghestanensis* долгое время указывались как *D. byblica* (Szederjesi, 2018a, 2018b). Третий

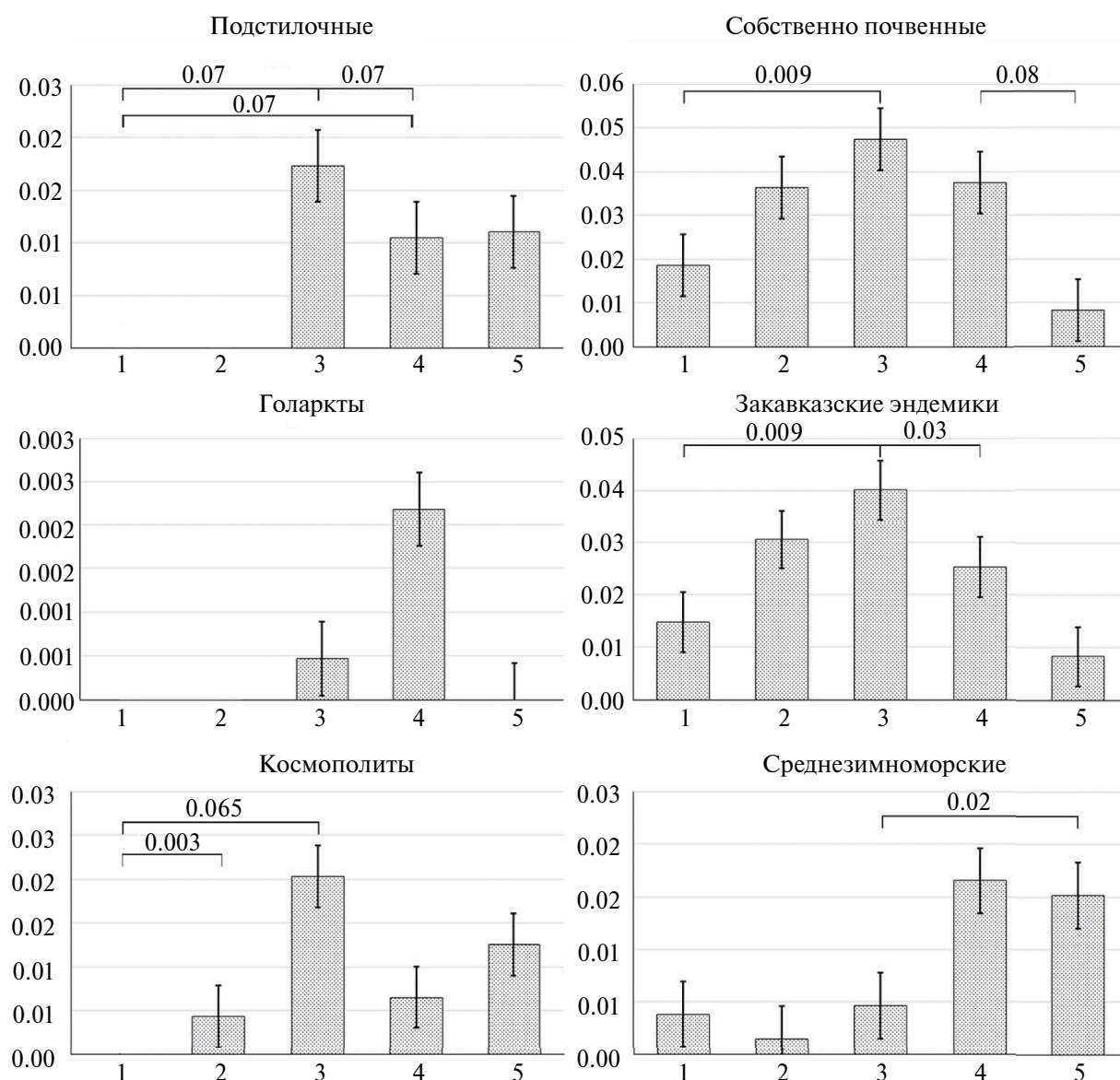


Рис. 3. Относительная численность дождевых червей гирканских биогеоценозов: ось *OX* — биогеоценозы с доминированием в древесном ярусе 1 — дуба каштанолистного, 2 — луговые биогеоценозы, 3 — граба кавказского, 4 — ореха черного, 5 — пекана; ось *OY* — относительная численность, экз./м².

вид — *D. parabyblica* — известен по спорадическим находкам в центральной и восточной частях Закавказья (Перель, 1979). Ареал *P. kaznakovi* — туранский, помимо Закавказья, включает территории Передней и Центральной Азии (Lumbricidae/List of species... 2024). Р. Omodeo (1952) относил средиземноморские виды к наиболее древней фауне Кавказа. В наших сборах таких четыре вида, из них два (*D. hortensis* и *D. veneta*) в настоящее время распространены более широко по причине использования в вермикюльтурах (Csuzdi, Zicsi, 2003). Естественный ареал этих видов ограничен Средиземноморской областью Голарктики. Вклад широко распространенных видов меньше, чем в большинстве районов Кавказа (Рапопорт, 2013;

Гераськина, Шевченко, 2021; и др.). Нетипичный для Кавказа голаркт *A. parva* отмечен вблизи офиса национального парка, скорее всего, завезен с посадочным материалом.

Барьерная роль Талышского хребта обуславливает конденсацию влаги, приносимой с Каспийского моря, и обильное выпадение осадков (Соколов, Темботов, 1989). Процессы заболачивания, характерные для нижних высотных поясов талышского варианта поясности, неблагоприятны для норной морфо-экологической группы, не зарегистрированной в наших пробах. Однако режим поступления осадков носит амплитудный характер, и период весна-лето

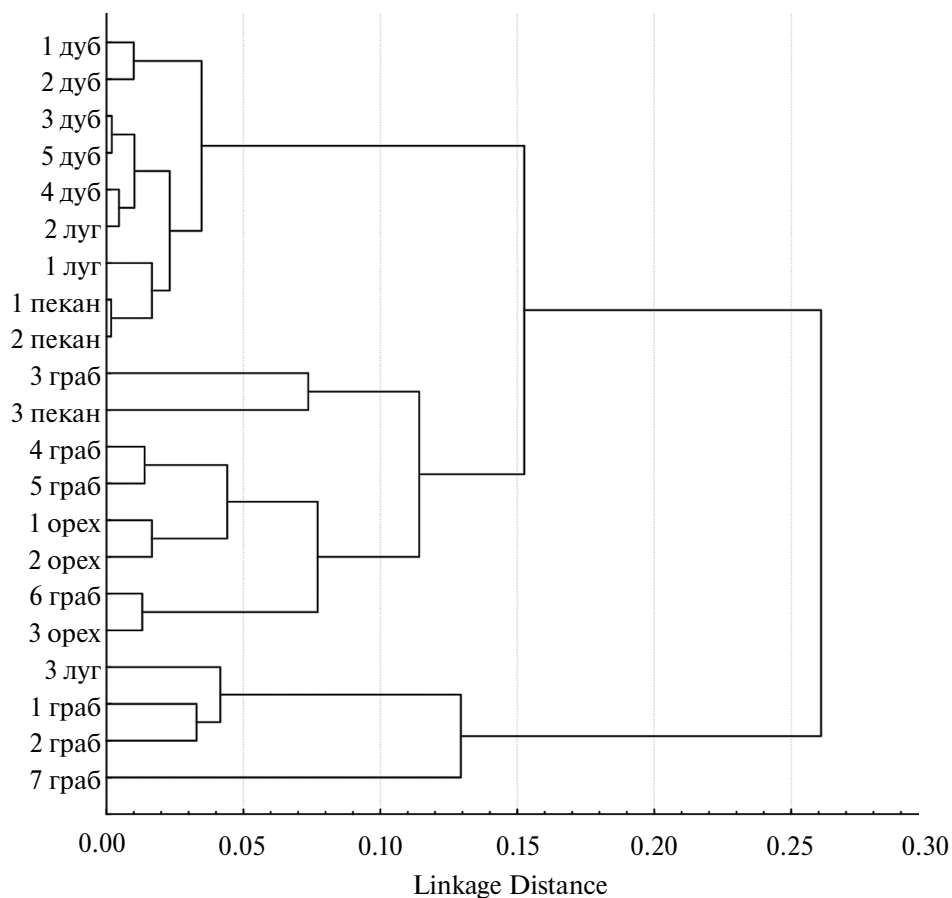


Рис. 4. Сравнение морфо-экологической и хорологической структуры таксоценозов дождевых червей, выполненное методом Уарда (достоверность 0.152).

является засушливым (Гулиева, 2018). Этот факт наряду с другими адаптациями и определяет, на наш взгляд, высокую представленность в фауне собственно-почвенных видов. Люмбрициды, относящиеся к этой морфо-экологической группе, по сравнению с подстилочными и почвенно-подстилочными видами, лучше защищены от неблагоприятных погодных условий, т. к. обитают в более глубоких слоях почвы и отличаются способностью к диапаузе (Перель, 1979). Кроме того, считается, что собственно-почвенные дождевые черви хорошо переносят недостаток кислорода в почве, часто возникающий при затоплении биогеноценозов (Kiss et al., 2021). По мере того, как почвенная влага и органическое вещество рассеиваются вдоль гипсометрического профиля, переходы между кислородными и бескислородными зонами становятся более плавными и образуются больше областей, существующих с частичной оксигенацией. Поэтому виды, живущие в глубоких почвенных слоях, лучше адаптированы к обитанию в диапазонах с гетерогенностью и низким уровнем кислорода в почве.

Доминирует в подавляющем большинстве биогеноценозов собственно-почвенный вид *D. hyrcanica*.

Ядро фауны дубовых и луговых таксоценозов, помимо него, формируют собственно-почвенный *A. jassyensis* и почвенно-подстилочный *P. kaznakovi*. Мы считаем, что *D. hyrcanica* и *D. daghestanensis* характеризуются разными экологическими требованиями. *D. hyrcanica* отмечен в почвах всех исследованных формаций, тогда как *D. daghestanensis* обычен для грабовников, пекановых и ореховых биогеноценозов. Как и ожидалось, наши исследования подтвердили, что *A. jassyensis* в большей степени лесной вид, нахождение которого на лугах свидетельствует либо об их вторичном характере, либо о миграции с близко расположенных участков леса. Большинство редких видов отмечено во вторичных биогеноценозах в околословных и заболоченных местообитаниях.

В низинных гирканских лесах дуб каштанolistный является основной образующей высотный пояс породой (Гулисашвили, 1964; Mammadov et al., 2021). Эдификаторная роль дуба проявляется в формировании специфичной фауны дождевых червей, состав которой мало меняется от биогеноценоза к биогеноценозу. В фауне реликтовых дубрав отсутствуют широко распространенные таксоны дождевых червей и наиболее выражена хорологическая связь с Передней

Азией. Известно, что привлекательность подстилки для дождевых червей снижается с увеличением содержания плохо разлагаемого лигнина и танинов — репеллентов, относящихся к фенольным соединениям, и возрастает с увеличением концентрации N, P, K, Ca и Mg (Перель, Соколов, 1964; Стриганова, 1980; Zhang et al., 2008; Schelfhout et al., 2017; и др.). Виды рода *Quercus* по предпочтительности дождевыми червями листового опада наиболее часто оказываются на одном из последних мест из-за избыточного содержания лигнина с танинами и недостаточного — макро- и микроэлементов (Стриганова, 1980; Hagen-Thorn, 2004; Reich et al., 2005; Fox et al., 2010; De Schrijver et al., 2012; Holdsworth et al., 2012; Schelfhout et al., 2017). Всего за несколько десятилетий древесные породы с медленно разлагающимся листовым опадом, в том числе виды рода дуб, закисляют почвы и создают гумусовые формы, отличные от таковых под видами с быстро разлагающимися богатыми питательными веществами подстилками (Hagen-Thorn et al., 2004; Reich et al., 2005; De Schrijver et al., 2012). В гирканских лесах древостой дуба разбавлен другими породами. Присутствие опада клена в подстилке приводит к более высокому разнообразию видов дождевых червей и росту их показателей обилия (Nejunc et al., 2000; Fox et al., 2010; и др.). Опад разного качества, различия в кислотности, гумусированности и гидроморфном режиме почв, варибельность содержания танина и лигнина формируют различный фракционный состав гумуса и разную скорость разложения растительных остатков. Мозаичность среды обуславливает варибельность синэкологических индексов, характеризующих таксоцены дождевых червей и их видового богатства (рис. 2). Качество опада формирует морфо-экологическую структуру таксоценов — в дубравах не отмечены первичные разрушители опада — подстилочные виды (рис. 1).

Фауна луговых таксоценов, образующихся при сведении леса, мало отличается от зарегистрированной в дубравах, но зависит от локализации биогеоценоза. Если луга расположены среди лесных массивов, таксономический состав близок к таковому расположенных рядом дубрав (табл. 2). Инсоляция почвы, особенно в условиях талышского варианта поясности, неблагоприятна для дождевых червей, поэтому основными тенденциями, отличающими луговые таксоцены от дубовых, являются снижение общей численности дождевых червей и возрастание обилия собственно-почвенных видов, а также большая варибельность численности закавказских эндемиков (рис. 4). В краевом луговом таксоценозе отмечен экотонный эффект — найден космополит, характерный для степной и полупустынной зоны Южного Кавказа (Квавадзе, 1985). В нем не зарегистрированы средиземноморские люмбрициды, но резко повышена общая численность, меньшее биоразнообразие и выравнивание, чем в первых двух таксоценозах, наиболее полно выражено доминирование.

Экологическая пластичность граба, позволяющая ему занимать разные по гидротермическому режиму местообитания и почвы, отличающиеся по мощности и гумусированности, определяет наиболее богатый таксономический спектр дождевых червей. Во всех исследованных грабовниках грунтовые воды близко подступают к поверхности почвы. По берегам и в руслах ручьев отмечена частая встречаемость амфибионта *E. t. tetraedra*. Там, где анаэробные условия ограничивают распространение крупных почвенно-подстилочных видов, их экологическую роль выполняют подстилочные, что вкпе с отсутствием в пробах норников косвенно объясняется процессами заболачивания почв, происходящих на Кавказе в условиях преобладания осадков над испаряемостью при переходе лесных биогеоценозов через луговую стадию (Шахапсоев, Волкович, 2002; Caucasus Environment Outlook, 2002). Преимущественно лесной характер фауны и удаленность грабовых участков от границы со степными биогеоценозами позволяют говорить о том, что, по крайней мере, часть грабовых формаций является результатом лесовозобновления после предшествующих рубок. О предшествующей луговой стадии биогеоценозов, возможно, свидетельствуют и находки *A. rosea* и *A. trapezoides* — видов, экологический оптимум которых в том числе включает и степную зону (Рапопорт, 2013). По сравнению с луговыми и дубовыми таксоценозами в грабовых возрастает численность космополитов, зарегистрированы голаркты (рис. 2). Ареалы широко распространенных видов не всегда связаны с физиологическими адаптациями. Наиболее часто за пределы своего оптимума они распространяются по околородным местообитаниям, избегая неблагоприятных условий среды. Сложный состав древесного и травяного ярусов и влажность местообитаний определяют высокую общую численность люмбрицид, часто достигающуюся за счет обилия отдельных таксонов. Именно разница в соотношении численности хорологических и морфо-экологических групп выражается в разделении грабовых таксоценов на два кластера (рис. 5).

Черноореховые и пекановые таксоцены дождевых червей — многовидовые, в них максимальных величин достигают индексы биоразнообразия и выравнивания, мало выражено доминирование. В большинстве из них отсутствуют *A. jassyensis* и *P. kaznakovi*, характерные для дубрав, но встречаются редкие виды. В пекановых таксоценозах незначительно представлены закавказские эндемики и собственно-почвенные люмбрициды и наиболее полно — влаголюбивые средиземноморские, что в большей степени свидетельствует о влажности местообитаний, чем о влиянии эдификатора. Будучи хозяйственными посадками, ни черноореховые, ни пекановые биогеоценозы не формируют однородной, присущей только им хорологической или экологической структуры населения дождевых червей. Вероятно, из-за близости к естественным биогеоценозам и общности гидротермических условий часть пекановых

таксоценов больше похожа на дубовые, а черноореховых — на грабовые.

Доминирование закавказских эндемиков, стабильность ядра фауны дождевых червей вторичных биогеоценозов позволяют говорить о том, что происходящие в процессе хозяйственной деятельности процессы обратимы. Подчеркивает сделанный вывод применение непараметрических методов, согласно которым по значительному числу параметров хорологической и морфо-экологической структуры исследованные биогеоценозы принадлежат одной генеральной совокупности. Мы считаем, что сведение леса в тылышском варианте поясности не так фатально, как, например, в эльбрусском, и при прекращении хозяйственной деятельности лесная сукцессия приведет к восстановлению естественных для этого высотного пояса формаций.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В Гирканском заповеднике и на прилегающих территориях отмечено высокое таксономическое и хорологическое разнообразие дождевых червей. Ядро фауны слагают редкие в других районах Кавказа закавказские эндемики и туранский *P. kaznakovi*, а также таксоны средиземноморского генезиса. Дуб каштанолистный является мощным эдификатором, формирующим специфичную фауну дождевых червей. Так как дождевые черви являются сапрофагами, в значительной степени специфичность фауны связана со свойствами дубового опада, в составе которого значительный процент составляют плохо разлагаемый лигнин и танины, обладающие репеллентными свойствами. Таксоцены дубрав малочисленны и представлены автохтонными, преимущественно обитающими в глубоких почвенных слоях видами. Инсоляция почвы в луговых биогеоценозах способствует увеличению представленности собственно-почвенных люмбрицид. Видовой состав луговых таксоценов, как и обитателей других вторичных формаций, складывается за счет обитателей близко расположенных биогеоценозов. Во вторичных лесных таксоценозах возрастает представленность широко распространенных видов, среди морфо-экологических групп — подстилочных люмбрицид. Их структура становится более сбалансированной и разнообразной, с высокой средней общей численностью дождевых червей. И если дуб каштанолистный формирует таксоцены с наиболее стабильным таксономическим составом люмбрицид, то грабовые и другие вторичные лесные биогеоценозы поддерживают общее их разнообразие, являясь рефугиумом широко распространенных, но редких в изученном районе видов. В посадках ореха черного и пекана происходят процессы восстановления коренных сообществ. Об этом свидетельствует как значительная примесь граба, дуба и клена, большое количество грабового и дубового подроста, так и таксономический состав дождевых червей, близкий к таковому в естественных биогеоценозах.

Отнесение гирканских лесов к наследию ЮНЕСКО, безусловно, оправдано. В охране, на наш взгляд, нуждаются три закавказских эндемика — *D. hyrcanica*, *D. daghestanensis* и *D. parabyblica* и туранский *P. kaznakovi*. Распространение на Кавказе этих реликтовых таксонов имеет локальный характер и связано с реликтовыми лесными биогеоценозами Закавказья.

Авторы чрезвычайно признательны Р.Х. Пшегусову за помощь в представлении графических данных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреева Е. Н., Баккал Ю. И., Горшков В. В., Лянгузова И. В., Мазная Е. А., Нешатаев В. Ю., Нешатаева В. Ю., Ставрова И. Н., Ярмишко В. Т., Ярмишко М. А. Методы изучения лесных сообществ. СПб.: НИИ Химии СПбГУ, 2002. 240 с.
- Бородин Н. А., Некрасов В. И., Некрасова Н. С., Петрова И. П., Плотнокова Л. С., Смирнова Н. Г. Деревья и кустарники СССР. М.: Мысль, 1966. 637 с.
- Всеволодова-Перель Т. С. Дождевые черви фауны России. М.: Наука, 1997. 102 с.
- Гераськина А. П., Шевченко Н. Е. Оценка приуроченности морфо-экологических групп дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) к основным типам леса бассейна реки Большая Лаба (Северо-Западный Кавказ) // Зоологический журнал. 2021. Т. 100. № 1. С. 3—16.
- Гиляров М. С. Учет крупных почвенных беспозвоночных (мезофауны) // Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975. С. 9—12.
- Городков К. Б. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон Европейской части СССР // Ареалы насекомых Европейской части СССР. Л.: Наука, 1984. С. 3—20.
- Гроссгейм А. А. Растительный покров Кавказа. М.: МОИП, 1948. 267 с.
- Гулиева И. Ф. Природные факторы формирования современных ландшафтов Талышских гор // Вестник Московского государственного областного университета. Серия: Естественные науки. 2018. № 1. С. 29—41. <https://doi.org/10.18384/2310-7189-2018-1-29-41>
- Гулисашвили В. З. Природные зоны и естественно-исторические области Кавказа. М.: Наука, 1964. 325 с.
- Гурбанов Э. М. Флора и растительность Атропатанской провинции (в пределах Азербайджанской Республики). Баку: Элм, 2007. 234 с.
- Зернов А. С. Флора Северо-Западного Кавказа. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 664 с.
- Квавадзе Э. Ш. Дождевые черви (Lumbricidae) Кавказа. Тбилиси: Мецниереба, 1985. 283 с.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1973. 343 с.

- Лебедева Н. В., Дроздов Н. Н., Кривоуцкий Д. А. Биологическое разнообразие. М.: Владос, 2004. 432 с.
- Нечаев Ю. А. Лесные богатства Кабардино-Балкарии. Нальчик, 1960. 143 с.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. С. 186.
- Перель Т. С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. М.: Наука, 1979. 275 с.
- Перель Т. С., Соколов Д. Ф. Количественная оценка участия дождевых червей *Lumbricus terrestris* L. (Lumbricidae, Oligochaeta) в переработке лесного опада // Зоологический журнал. 1964. Т. 43. № 11. С. 1618—1625.
- Рапопорт И. Б. Высотное распределение дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) в центральной части Северного Кавказа // Зоологический журнал. 2013. № 1. С. 3—10.
- Соколов В. Е., Темботов А. К. Млекопитающие. Насекомоядные. М.: Наука, 1989. 547 с.
- Стриганова Б. Р. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука, 1980. 244 с.
- Чернов Ю. И. Основные синэкологические характеристики почвенных беспозвоночных и методы их анализа // Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975. С. 198—213.
- Шхагапсоев С. Х., Волкович В. Б. Растительный покров Кабардино-Балкарии и его охрана. Нальчик: Эльбрус, 2002. 95 с.
- Caucasus Environment Outlook (CEO). Tbilisi: New Media, 2002. 100 p.
- Convention on climate change Republic of Azerbaijan. Baku, 2015. 89 p.
- Csuzdi Cs., Zicsi A. Earthworms of Hungary (Annelida: Oligochaeta; Lumbricidae). Hungarian Natural History Museum, Budapest, 2003. 271 p.
- De Schrijver A., De Frenne P., Staelens J., Verstraeten G., Muys B., Vesterdal L., Wuyts K., Van Nevel L., Schelfhout S., Neve S. et al. Tree species traits cause divergence in soil acidification during four decades of postagricultural forest development. *Global Change Biology*. 2012. V. 18. № 3. P. 1127—1140.
- Erichsen E. O., Budde K. B., Sagheb-Talebi K., Bagnoli F., Vendramin G. G., Hansen O. K. Hyrcanian forests — Stable rear-edge populations harbouring high genetic diversity of *Fraxinus excelsior*, a common European tree species // *Diversity and Distributions*. 2018. V. 24. № 11. P. 1521—1533.
- Fox V. L., Buehler Ch. P., Byers Ch. M., Drake S. E. Forest composition, leaf litter, and songbird communities in oak- vs. maple-dominated forests in the eastern United States // *Forest Ecology and Management*. 2010. V. 259. P. 2426—2432. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.03.019>
- Hagen-Thorn A., Callesen I., Armolaitis K., Nihlgard B. The impact of six European tree species on the chemistry of mineral topsoil in forest plantations on former agricultural land // *Forest Ecology and Management*. 2004. № 195. P. 373—384.
- Holdsworth A. R., Frelich L. E., Reich P. B. Leaf Litter Disappearance in Earthworm-Invaded Northern Hardwood Forests: Role of Tree Species and the Chemistry and Diversity of Litter // *Ecosystems*. 2012. V. 15. № 6. P. 913—926.
- Kiss T. B. W., Chen X., Hodson M. E. Interspecies variation in survival of soil fauna in flooded soil // *Applied Soil Ecology*. 2021. V. 158. P. 1—10.
- Kvavadze E. Sh. Caucasian earthworms (Lumbricidae) (Systematics, Faunistic, Zoogeography, Ecology, Phylogeny): Dr. Sci. Dissertation, Institute of Zoology, Georgian Academy of Sciences. Tbilisi. 1999. 313 p. (In Georgian).
- Latif R., Rejali R., Aminjan A. R., Esmaeilizad A. Earthworm biodiversity from Hyrcanian forests: natural vs. Agricultural // *Global Symposium on Soil Biodiversity*. Italy, 2021a. P. 2010—2015.
- Latif R., Rejali R., Aminjan A. R., Esmaeilizad A. New earthworm records from the Caspian Hyrcanian Forests of Iran (Oligochaeta: Megadrili) // *Zootaxa*. 2021b. V. 5052. № 3. P. 433—440. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5052.3.8>
- Lumbricidae/List of species — DriloBASE Taxo [Электронный ресурс]. URL: <http://taxo.drilobase.org/index.php?title=Lumbricidae> (дата обращения: 27.02.2024).
- Mammadov T. D., Rasulova A., Bagirova S. Comparative Analysis of Rare and Endangered Plants of Hirkan Dendroflora // *Bulletin of Science and Practice*. 2021. V. 7. № 4. P. 37—44. <https://doi.org/10.33619/2414-2948/65>
- Michaelsen W. Die Lumbriciden des Kaukasischen Museum in Tiflis // *Mitteilungen des Kaukasischen Museums*. 1907. V. 3. P. 81—93.
- Mittermeier R. A., van Dijk P. P., Rhodin A. G. J., Nash S. D. Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered ecoregions // *Conservation International*. Arlington, 2005. 390 p.
- Neirynek J., Mirtcheva S., Sioen G., Lust N. Impact of *Tilia platyphyllos* Scop., *Fraxinus excelsior* L., *Acer pseudoplatanus* L., *Quercus robur* L. and *Fagus sylvatica* L. on earthworm biomass and physico-chemical properties of a loamy topsoil // *Forest Ecology and Management*. 2000. V. 133. № 3. P. 275—286.
- Omodeo P. Particolarità della Zoogeografia dei Lumbrichi // *Bollettino di Zoologia*. 1952. V. 19. P. 349—359.
- Ramezani E., de Klerk P., Mrotzek A., Joosten H. From the coldest ice age to green carpets of beauty: A 20,000-year vegetation history from the Hyrcanian forest refugium of northern Iran // *Quaternary Science Reviews*. 2023. V. 320: 108352. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2023.108352>
- Reich P. B., Oleksyn J., Modrzynski J., Mrozinski P., Hobbie S. E., Eissenstat D. M., Chorover J., Chadwick O. A., Hale C. M., Tjoelker M. G. Linking litter calcium, earthworms and soil properties: A common garden test with

- 14 tree species // *Ecology Letters*. 2005. V. 8. № 8. P. 811–818.
- Römbke J., Jänsch S., Didden W. The use of earthworms in ecological soil classification and assessment concepts // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2005. V. 62. P. 249–265.
- Sagheb-Talebi K., Sajedi T., Pourhashemi M. Forests of Iran. A Treasure from the Past, a Hope for the Future. Dordrecht // *Plant and Vegetation*. The Netherlands: Springer, 2014. V. 10. 152 p.
- Schelfhout S., Mertens J., Verheyen K., Vesterdal L., Baeten L., Muys B., De Schrijver A. Tree Species Identity Shapes Earthworm Communities // *Forests*. 2017. V. 8. № 3. P. 85–105. <https://doi.org/10.3390/f8030085>
- Szedleresi T., Latif R., Márton O., Csuzdi Cs. Resurrection of the earthworm species *Dendrobaena fedtschenkoi* (Michaelsen, 1900), a former synonym of *Dendrobaena byblica* (Rosa, 1893) (Clitellata: Megadrili) // *Zootaxa*. 2018a. V. 4496. № 1. P. 190–196. [## Earthworms of the Hyrcanian Forests in Azerbaijan](http://www.mapress.com/j/zt/Szedleresi_T., Pop_V.V., Pavlíček_T., Márton_O., Krízsis_V., Csuzdi_C. Integrated taxonomy reveals multiple species in the Dendrobaena byblica (Rosa, 1893) complex (Oligochaeta: Lumbricidae) // Zoological Journal of the Linnean Society. 2018b. V. 182. P. 500–516.</p>
<p>Yakhyaev A. B., Gurbanov E. M., Farzaliyev V. S., Seyfullayev F. S. The regeneration of Oriental beech (<i>Fagus orientalis</i> Lipsky) share in the secondary hornbeam stands using the complex cutting // <i>Journal of Forest Science</i>. 2021. V. 67. № 1. P. 12–20.</p>
<p>Zhang D., Hui D., Luo Y., Zhou G. Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: Global patterns and controlling factors. <i>Journal of Plant Ecology</i>. 2008. V. 1. P. 85–93.</p>
</div>
<div data-bbox=)

I. B. Rapoport^{1, *}, S. V. Shekhovtsov², N. Yu. Snegovaya^{3, 4}, I. G. Kerimova^{3, 4}

¹ *Institute of Mountainous Territories Ecology,*

I. Armand st. 37a, Nalchik, Kabardino-Balkarian Republic, 360000 Russian Federation

² *Institute of Cytology and Genetics of the Siberian Branch of the RAS,*

Akademika Lavrentyeva ave. 10, Novosibirsk, 630090 Russian Federation

³ *Institute of Zoology of the Ministry of Science and Education of Azerbaijan,*
1128 dr., 50 quarter, Baku, AZ1004 Republic of Azerbaijan

⁴ *Istiglaliyyat st. 31, Baku, AZ1001 Republic of Azerbaijan*

**E-mail: iemi@mail.ru*

The Hyrcanian forests are a relict woodland remaining since the Tertiary period, located in Iran and southeastern Azerbaijan. No publications devoted to earthworms in the Azerbaijani part of the Hyrcanian forests have been found. The purpose of the work is to study the fauna, population structure and biotopic distribution of earthworms in natural and disturbed biogeocenoses of lowland Hyrcanian forests of Azerbaijan. The material was collected in the Hyrcanian National Park. When processing the data, occurrence, average and relative abundance were used. Indices of dominance, biodiversity, evenness and synecological characteristics' coefficients of variation were calculated. The core of the earthworm fauna of the Hyrcanian forests is formed by Lumbricidae with a Transcaucasian and Turanian distribution, as well as species of Mediterranean origin. In forest areas in which the tree layer edificator is chestnut oak, taxocenoses are characterized by a stable species composition, small values of total abundance and significant variability in synecological indices. The structure of the meadow taxocenoses depends on the localisation of the biogeocenosis: in the areas surrounded by oak forests, it is formed by forest species; in the fringe communities, an influx of the steppe zone inhabitants and a sharp increase in the total number of earthworms are noted; a larger percentage of the total number is made up of soil lumbricids. In the meadow taxocenoses, litter species are not recorded; Mediterranean species are rare and occur in small numbers, but cosmopolitan species are present. In the secondary forest biogeocenoses, compared to meadow biogeocenoses, in the chorological structure of earthworm taxocenoses, the representation of Mediterranean and confirmed cosmopolitan taxa tends to increase, while among morpho-ecological groups there is a trend for an increased representation of litter species. The structure of hornbeam, pecan and black walnut taxocenoses is balanced and diverse, includes rare species, and has a smaller representation of autochthonous faunal elements.

Keywords: earthworms, fauna, ecology, taxocene structure, Hyrcanian forests, Transcaucasia.

Acknowledgements: The work has been carried out with a financial support from the grant No. 20-54-56030 Iran t.

REFERENCES

- Andreeva E. N., Bakal I. Y., Gorshkov V. V., Lyanguzova I. V., Maznaya E. A., Neshataev V. Y., Neshataeva V. Y., Stavrova N. I., Yarmishko V. T., Yarmishko M. A., *Metody izucheniya lesnykh soobshchestv* (Methods of forest communities study), Saint Petersburg: Izd-vo NII Khimii SPbGU, 2002, 240 p.
- Borodina N. A., Nekrasov V. I., Nekrasova N. S., Petrova I. P., Plotnikova L. S., Smirnova N. G., *Derev'ya i kustarniki SSSR* (Trees and shrubs of the USSR), Moscow: Mysl', 1966, 637 p.
- Caucasus Environment Outlook* (CEO), Tbilisi: New Media, 2002, 100 p.
- Chernov Y. I., Osnovnye sinekologicheskie kharakteristiki pochvennykh bespozvonochnykh i metody ikh analiza (Main synecological traits of soil invertebrates: methods of analysis), In: *Metody pochveno-zoologicheskikh issledovaniy* (Methods of soil zoological studies), Moscow: Nauka, 1975, pp. 160—216.
- Convention on climate change Republic of Azerbaijan*, Baku, 2015, 89 p.
- Csuzdi Cs., Zicsi A., *Earthworms of Hungary (Annelida: Oligochaeta; Lumbricidae)*, Budapest: Hungarian Natural History Museum, 2003, 271 p.
- De Schrijver A., De Frenne P., Staelens J., Verstraeten G., Muys B., Vesterdal L., Wuyts K., Van Nevel L., Schelfhout S., Neve S. et al., Tree species traits cause divergence in soil acidification during four decades of postagricultural forest development, *Global Change Biology*, 2012, Vol. 18, No. 3, pp. 1127—1140.
- Erichsen E. O., Budde K. B., Sagheb-Talebi K., Bagnoli F., Vendramin G. G., Hansen O. K., Hyrcanian forests — Stable rear-edge populations harbouring high genetic diversity of *Fraxinus excelsior*, a common European tree species, *Diversity and Distributions*, 2018, Vol. 24, No. 11, pp. 1521—1533.
- Fox V. L., Buehler Ch. P., Byers Ch. M., Drake S. E., Forest composition, leaf litter, and songbird communities in oak- vs. maple-dominated forests in the eastern United States, *Forest Ecology and Management*, 2010, Vol. 259, pp. 2426—2432. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.03.019>
- Geras'kina A. P., Shevchenko N. E., Otsenka priurochenosti morfo-ekologicheskikh grupp dozhdevykh chervei (Oligochaeta, Lumbricidae) k osnovnym tipam lesa basseina reki Bol'shaya Laba (Severo-Zapadnyi Kavkaz) (Assessment of the restrictions of morpho-ecological groups of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) to the basic types of forest in the basin of Big Laba River, Northwestern Caucasus), *Zoologicheskii zhurnal*, 2021, Vol. 100, No. 1, pp. 3—16.
- Gilyarov M. S., Uchet krupnykh bespozvonochnykh (mezofauny) (Inventory of large invertebrates (mesofauna)), In: *Metody pochvenno-zoologicheskikh issledovaniy* (Methods of soil-zoological research), Moscow Nauka, 1975, pp. 12—29.
- Gorodkov K. B., Tipy arealov nasekomykh tundry i lesnykh zon Evropeiskoi chasti SSSR (Types of habitats of insects of the tundra and forest zones of the European part of the USSR), In: *Arealny nasekomykh Evropeiskoi chasti SSSR* (Habitats of insects of the European part of the USSR), Leningrad: Nauka, 1984, pp. 3—20.
- Grossgeim A. A., *Rastitel'nyi pokrov Kavkaza* (Vegetation cover of the Caucasus Mountains), Moscow: Izd-vo Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody, 1948, 256 p.
- Gulieva I. F., Prirodnye faktory formirovaniya sovremennykh landshtaftov Talyshskikh gor (Natural factors determining the formation of modern landscapes of the Talysh Mountains), *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo obshchestvennogo universiteta. Seriya: Estestvennye nauki*, 2018, No. 1, pp. 29—41.
- Gulisashvili V. Z., *Prirodnye zony i estestvenno-istoricheskie oblasti Kavkaza* (Natural areas and natural-historical areas of the Caucasus), Moscow: Nauka, 1964, 325 p.
- Gurbanov E. M., *Flora i rastitel'nost' Atropatanskoi provintsiy (v predelakh Azerbaidzhanskoi Respubliki)* (Flora and vegetation of the Atropatan province (within the Republic of Azerbaijan)), Baku: Elm, 2007, 234 p.
- Hagen-Thorn A., Callesen I., Armolaitis K., Nihlgard B., The impact of six European tree species on the chemistry of mineral topsoil in forest plantations on former agricultural land, *Forest Ecology and Management*, 2004, No. 195, pp. 373—384.
- Holdsworth A. R., Frelich L. E., Reich P. B., Leaf Litter Disappearance in Earthworm-Invaded Northern Hardwood Forests: Role of Tree Species and the Chemistry and Diversity of Litter, *Ecosystems*, 2012, Vol. 15, No. 6, pp. 913—926.
- Kiss T. B. W., Chen X., Hodson M. E., Interspecies variation in survival of soil fauna in flooded soil, *Applied Soil Ecology*, 2021, Vol. 158, P. 1—10.
- Kvavadze E. S., *Dozhdevye chervi (Lumbricidae) Kavkaza* (Earthworms (Lumbricidae) of the Caucasus), Tbilisi: Metsniereba, 1985, 283 p.
- Kvavadze E. Sh., Caucasian earthworms (Lumbricidae) (Systematics, Faunistic, Zoogeography, Ecology, Phylogeny), Dr. Sci. Dissertation, Institute of Zoology, Tbilisi: Georgian Academy of Sciences, 1999, 313 p. (In Georgian).
- Lakin G. F., *Biometriya* (Biometrics), Moscow: Vysshaya shkola, 1973, 343 p.
- Latif R., Rejali R., Aminjan A. R., Esmaeilizad A., Earthworm biodiversity from Hyrcanian forests: natural vs. Agricultural, *Global Symposium on Soil Biodiversity*, Italy, 2021a, pp. 2010—2015.
- Latif R., Rejali R., Aminjan A. R., Esmaeilizad A., New earthworm records from the Caspian Hyrcanian Forests of Iran (Oligochaeta: Megadrili), *Zootaxa*, 2021b, Vol. 5052, No. 3, pp. 433—440. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5052.3.8>
- Lebedeva N. V., Drozdov N. N., Krivolutskii D. A., *Biologicheskoe raznoobrazie* (Biodiversity), Moscow: Gumanitar. izd. tsentr Vldos, 2004, 432 p.

- Lumbricidae, List of species — DriloBASE Taxo, available at: <http://taxo.drilobase.org/index.php?title=Lumbricidae> (February 27, 2024).
- Mammadov T. D., Rasulova A., Bagirova S., Comparative Analysis of Rare and Endangered Plants of Hirkan Dendroflora, *Bulletin of Science and Practice*, 2021, Vol. 7, No. 4, pp. 37–44.
<https://doi.org/10.33619/2414-2948/65>
- Michaelsen W., Die Lumbriciden des Kaukasischen Museums in Tiflis, *Mitteilungen des Kaukasischen Museums*, 1907, Vol. 3, pp. 81–93.
- Mittermeier R. A., van Dijk P. P., Rhodin A. G. J., Nash S. D., *Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered ecoregions*, Arlington: Conservation International, 2005. 390 p.
- Nechaev Y. A., *Lesnye bogatstva Kabardino-Balkarii* (Forest resources of Kabardino-Balkaria), Nalchik: Kabardino-Balkarskoe kn. izd-vo, 1960, 144 p.
- Neiryneck J., Mirtcheva S., Sioen G., Lust N., Impact of *Tilia platyphyllos* Scop., *Fraxinus excelsior* L., *Acer pseudoplatanus* L., *Quercus robur* L. and *Fagus sylvatica* L. on earthworm biomass and physico-chemical properties of a loamy topsoil, *Forest Ecology and Management*, 2000, Vol. 133, No. 3, pp. 275–286.
- Odum E. P., *Fundamentals of Ecology*, Moscow: Mir, 1975, 740 p.
- Omodeo P., Particolarità della Zoogeografia dei Lombrichi, *Bollettino di Zoologia*, 1952, Vol. 19, pp. 349–359.
- Perel' T. S., *Rasprostraneniye i zakonomernosti raspredeleniya dozhdevykh chervei fauny SSSR* (Range and regularities in the distribution of earthworms of the USSR fauna), Moscow: Nauka, 1979, 272 p.
- Perel' T. S., Sokolov D. F., Kolichestvennaya otsenka uchastiya dozhdevykh chervei Lumbricus terrestris Linne (Lumbricidae, Oligochaeta) v pererabotke lesnogo opada (Quantitative assessment of the participation of earthworms Lumbricus terrestris Linne (Lumbricidae, Oligochaeta) in the processing of forest litter), *Zoologicheskii zhurnal*, 1964, Vol. 43, No. 11, pp. 1618–1625.
- Ramezani E., de Klerk P., Mrotzek A., Joosten H., From the coldest ice age to green carpets of beauty: A 20,000-year vegetation history from the Hyrcanian forest refugium of northern Iran, *Quaternary Science Reviews*, 2023, Vol. 320, 108352.
<https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2023.108352>
- Rapoport I. B., Vysotnoye raspredeleniye dozhdevykh chervei (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) v tsentral'noi chasti Severnogo Kavkaza (Vertical distribution of earthworms (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) in the central part of the North Caucasus), *Zoologicheskii zhurnal*, 2013, Vol. 92, No. 1, pp. 3–10.
- Reich P. B., Oleksyn J., Modrzynski J., Mrozinski P., Hobbie S. E., Eissenstat D. M., Chorover J., Chadwick O. A., Hale C. M., Tjoelker M. G., Linking litter calcium, earthworms and soil properties: A common garden test with 14 tree species, *Ecology Letters*, 2005, Vol. 8, No. 8, pp. 811–818.
- Römbke J., Jänsch S., Didden W., The use of earthworms in ecological soil classification and assessment concepts, *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2005, Vol. 62, pp. 249–265.
- Sagheb-Talebi K., Sajedi T., Pourhashemi M., Forests of Iran. A Treasure from the Past, a Hope for the Future. Dordrecht, In: *Plant and Vegetation*, The Netherlands: Springer, 2014, Vol. 10, 152 p.
- Schelfhout S., Mertens J., Verheyen K., Vesterdal L., Baeten L., Muys B., De Schrijver A., Tree Species Identity Shapes Earthworm Communities, *Forests*, 2017, Vol. 8, No. 3, pp. 85–105. <https://doi.org/10.3390/f8030085>
- Shkhagapsoev S. K., Volkovich V. B., *Rastitel'nyi pokrov Kabardino-Balkarii i ego okhrana* (Vegetation cover of Kabardino-Balkaria and its protection), Nalchik: El'brus, 2002, 95 p.
- Sokolov V. E., Tembotov A. K., *Pozvonochnye Kavkaza. Mlekopitayushchie. Nasekomoyadnye* (Vertebrates of the Caucasus. Mammals. Insectivores), Moscow: Nauka, 1989, 547 p.
- Striganova B. R., *Pitanie pochvennykh saprofagov* (Nutrition of soil saprophages), Moscow: Nauka, 1980, 244 p.
- Szederjesi T., Latif R., Márton O., Csuzdi Cs., Resurrection of the earthworm species *Dendrobaena fedtschenkoi* (Michaelsen, 1900), a former synonym of *Dendrobaena byblica* (Rosa, 1893) (Clitellata: Megadrili), *Zootaxa*, 2018a, Vol. 4496, No. 1, pp. 190–196. <http://www.mapress.com/j/zt/>
- Szederjesi T., Pop V. V., Pavlíček T., Márton O., Krízsis V., Csuzdi C., Integrated taxonomy reveals multiple species in the *Dendrobaena byblica* (Rosa, 1893) complex (Oligochaeta: Lumbricidae), *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2018b, Vol. 182, pp. 500–516.
- Vsevolodova-Perel' T. S., *Dozhdevye chervi fauny Rossii* (Earthworms of Russian fauna), Moscow: Nauka, 1997, 102 p.
- Yakhyaev A. B., Gurbanov E. M., Farzaliyev V. S., Seyfullayev F. S., The regeneration of Oriental beech (*Fagus orientalis* Lipsky) share in the secondary hornbeam stands using the complex cutting, *Journal of Forest Science*, 2021, Vol. 67, No. 1, pp. 12–20.
- Zernov A. S., *Flora Severo-Zapadnogo Kavkaza* (Flora of the North-West Caucasus), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2006, 664 p.
- Zhang D., Hui D., Luo Y., Zhou G., Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: Global patterns and controlling factors, *Journal of Plant Ecology*, 2008, Vol. 1, pp. 85–93.

УДК 595.142.39

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЧИСЛЕННОСТЬ ЕВРОПЕЙСКИХ ВИДОВ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ В ЛЕСАХ ПРИИРТЫШЬЯ¹

© 2024 г. Е. В. Голованова^{а, б, *}, Р. Р. Романчук^{а, б}, В. Е. Щербаков^{а, б}, С. Ю. Князев^а, К. А. Бабий^а

^а Омский государственный педагогический университет, ул. Набережная Тухачевского, д. 14, Омск, 644099, Россия

^б Омский государственный университет, пр-т Мира, д. 55а, Омск, 644089, Россия

* E-mail: nilseb@omgpu.ru

Поступила в редакцию 30.01.2024

После доработки 28.05.2024

Принята к публикации 08.07.2024

В лесах Западной Сибири с 80-х гг. прошлого века отмечено распространение чужеродных видов дождевых червей, преимущественно европейского происхождения. Внедрение новых видов люмбрицид, которые являются «инженерами экосистем», может привести к изменению лесных сообществ и выполняемых ими экосистемных функций (климаторегулирующие, водоохранные, защитные, санитарно-гигиенические, рекреационные). Цель настоящего исследования — изучение распространения, численности и диапазона толерантности чужеродных видов дождевых червей европейского происхождения в лесах Прииртышья. Основная гипотеза: встречаемость видов-вселенцев определяется диапазоном толерантности к эдафическим факторам (содержание органического вещества, величина pH, электропроводность, влажность и температура почв). Исследования проведены в вегетационные сезоны 2018, 2022, 2023 гг. в Рудном Алтае и на юге Западно-Сибирской равнины. Общая протяженность района исследований — более 1500 км, число пробных площадок — 65. Пробы отбирали методом почвенных раскопок. Проанализировано 306 проб, выявлено 1133 экземпляра дождевых червей — вселенцев европейского происхождения. На каждой площадке в каждой пробе послойно измеряли почвенные факторы. Для анализа зависимости встречаемости дождевых червей от диапазона их толерантности к почвенным факторам определяли размах данных по каждому фактору и процент площадок, на которых был обнаружен каждый вид. В Прииртышье выявлено 6 чужеродных видов дождевых червей европейского происхождения (пашенный червь, розовая апорректода, малый красный выползок, молочный октолазий, дендробена восьмигранная, эйзениелла четырехгранная) при наибольшей протяженности распространения (1450 км) и частоте встречаемости (43 % проб) пашенного червя — вида с широким диапазоном толерантности (85—100 % от размаха исследованных факторов по площадкам) к влажности, плотности, величине pH и содержанию органического вещества. Факторов, ограничивающих распространение вида на юге Западной Сибири, не обнаружено. Наименее распространенной (75 км) и редкой (найдена в 2 % проб) была эйзениелла четырехгранная — вид с узким диапазоном толерантности (5—22 %) ко всем эдафическим факторам. Встречаемость инвазивных видов значимо коррелирует с диапазонами их толерантности к содержанию органического вещества в почве ($r = 0.89$) и плотности почв ($r = 0.77$). Диапазоны толерантности всех инвазивных видов по исследованным эдафическим факторам пересекаются с таковыми у аборигенного вида — эйзении Норденшельда.

Ключевые слова: инвазии, Lumbricidae, леса умеренного пояса, Западная Сибирь, pH, влажность, температура, электропроводность, плотность почв, гумус.

DOI: 10.31857/S0024114824040044, EDN: PDLYPK

Дождевые черви относятся к видам — «инженерам экосистем» (Lavelle et al., 2016). Инвазии дождевых червей влияют на абиотический компонент (Ferlian et al., 2020), биоту лесных экосистем (Ferlian et al., 2017; Demetrio et al., 2023) и могут привести к изменению лесных сообществ и выполняемых ими климаторегулирующих, водоохранных,

защитных, санитарно-гигиенических, рекреационных и других «экосистемных функций» (Briones, 2018; Das et al., 2018; Mathieu et al., 2024). Такие изменения характерны не только для регионов, лишенных аборигенной фауны дождевых червей в результате оледенений (Migge-Kleian et al., 2006; Hendrix et al., 2008), но и для лесов

¹ Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда, грант № 22-14-20034.

с местными видами (Winsome et al., 2006; Ransom, 2017; Malyutina et al., 2023).

Для равнинной части Западной Сибири характерен один аборигенный вид — эйзения Норденшельда (*Eisenia nordenskioldi*) (Eisen, 1879) (Перель, 1979; Всеволодова-Перель, 1997), представленный двумя подвидами, включающими комплекс генетических линий (Шеховцов, 2023). Чужеродные виды дождевых червей в Западной Сибири отмечались в естественных местообитаниях с 1980-х гг. (Стриганова, Порядина, 2005) и в настоящее время распространились в большинстве типов ландшафтов (Князев и др., 2022), что, вероятно, связано с уменьшением глубины проникновения отрицательных температур в почвах в зимний период (Golovanova et al., 2021). В Западной Сибири возможно несколько путей распространения чужеродных видов: южный — из гор Рудного Алтая, европейский — из европейских центров разнообразия, американский — из Северной Америки; один из подвидов попал в Сибирь из гор Кавказа (Голованова, 2019). Источник распространения определяется по генетическим линиям и резкому уменьшению их числа в зонах внедрения (Шеховцов, 2023). Европейский поток — самый насыщенный и разнообразный. Для прогнозирования процессов инвазий необходимы данные о требованиях чужеродных видов к факторам окружающей среды, степени их распространения в естественных экосистемах и состоянии популяций.

Цель настоящего исследования — изучение распространения, численности и диапазонов толерантности чужеродных видов дождевых червей европейского происхождения в лесах Прииртышья.

Для этого был поставлен ряд задач:

- 1) установить распространение чужеродных видов люмбрицид в лесах Прииртышья в Казахстане и России, их приуроченность к пойменным или плакорным местообитаниям, определенным природным зонам по лесорастительному районированию, берегам Иртыша, типу лесов, глубине обитания; оценить влияние этих факторов на численность;
- 2) проанализировать зависимость численности европейских видов-вселенцев от эдафических факторов: плотности, температуры, влажности, электропроводности, величины рН, содержания органического вещества;
- 3) проанализировать зависимость встречаемости видов от диапазонов почвенных факторов.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования были проведены в вегетационные сезоны 2018, 2022, 2023 гг. Район исследований располагался в Рудном Алтае и на юге Западно-Сибирской равнины. Самая южная точка находилась в окрестностях с. Жана-Ульга в Катон-Карагайском

районе Казахстана (49°11.953'N, 85°46.616'E, 864 м над ур. м.), самая северная — в окрестностях г. Тобольска Тюменской области России (58°15'24"N, 68°17'25"E, 90 м над ур. м.).

По лесорастительному районированию на участке от истока из озера Зайсан до Семипалатинска Иртыш течет в пределах низкогорного пояса разнотравно-ковыльных степей, зарослей степных кустарников предгорий Рудного Алтая и Калбы (Капходжиев и др., 1968). От Семипалатинска Иртыш течет по Западно-Сибирской равнине, пересекая степную зону округа разнотравно-злаковых степей, лесостепную зону округа лесостепи Восточно-Казахстанской провинции Евразийской степной области, зону мелколиственных лесов подтайги и зоны смешанных и хвойных лесов южной тайги (Атлас Омской области, 1999; Прокопьев, 2012). Общая протяженность района исследований — 1546 км. Пробные площадки закладывали в основных типах лесных сообществ (Лавренко, 1972; Прокопьев, 2012) плакорных и пойменных местообитаний, охватывая как интразональные, так и зональные леса, подходящие для обитания дождевых червей. Характеристика ключевых площадок приведена в работе Е. В. Головановой с соавторами (2021). Всего было заложено 65 пробных площадок.

Пробы отбирали методом почвенных раскопок (Гиляров, 1975) — по 5—8 проб 25×25 см или 50×50 см (в местах обитания норников по литературным данным и собственным исследованиям в 2006—2018 гг.) на каждой пробной площадке с разбивкой по глубине почвенного профиля: подстилка, 0—10, 10—20, 20—30 (50) см до глубины встречаемости. Дождевых червей фиксировали в 96-процентном спирте. Виды определены Е. В. Головановой по кадастру Т. С. Всеволодовой-Перель (1997). Всего проанализировано 306 проб на 65 площадках (табл. 1), из которых 123 (за 2018 г.) представляют собой усредненные по каждой пробной площадке по 5—8 пробам, и 1133 особи, принадлежащих к видам-вселенцам европейского происхождения. Объем выборки половозрелых особей всех видов дождевых червей, включая вселенцев из других регионов и аборигенных, составил 5057.

Во всех почвенных пробах послойно выполняли измерения плотности почв (Hand penetrometer, Eijkelkamp, Netherlands), рН, (HI 99121, Hanna Instruments Inc., USA), электропроводности, температуры (HI 98331, Hanna Instruments Inc., USA), влажности (термостатно-весовой метод) и органического вещества (спектрофотометрический и гравиметрический методы). Проводили координатную привязку площадок исследований в системе WGS84 (Garmin 64st, Garmin, USA) и описание растительности.

Результаты исследований обрабатывали в программе Statistica 13. Соответствие данных нормальному распределению определяли с помощью теста Шапиро-Уилка при уровне значимости $p = 0.05$. Использовали методы однофакторного и двухфакторного (ANOVA) дисперсионных анализов с последующим

попарным сравнением по критерию Тьюки для проверки предположений о влиянии типа ландшафта, природной зоны, типа леса, берегов Иртыша, глубины обитания на численность инвазивных видов дождевых червей. Для анализа связи между численностью видов и эдафическими факторами использовали корреляционный анализ. Для построения графиков данные ранжировали по грациям факторов и усредняли с учетом дисперсии. Для визуализации диапазонов толерантности видов к характеристикам почв предварительно «мин-макс» нормализованные данные обрабатывали методом главных компонент (PCA) в программе PAST 4.0.

Диапазон (пределы) толерантности рассчитывали в соответствии с определением Шелфорда (Shelford, 1913) как диапазон между минимумом и максимумом значений экологических параметров существования организма. Полученные диапазоны классифицировали как широкие (приближались к общему размаху значений факторов по всей выборке — $\geq 75\%$), узкие (составляли менее 25 % выборки и имели крутые кривые распределения численности в зависимости от интенсивности действия фактора), средние (26—74 %). Встречаемость видов определяли как процент площадок, на которых был обнаружен каждый вид.

Принадлежность видов к европейским вселенцам устанавливали по числу генетических линий, которое резко уменьшалось (до одной — нескольких) у видов Западной Сибири по сравнению с исходной территорией в Западной Европе, а также по уменьшению нуклеотидного разнообразия (Шеховцов, 2023).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В Прииртышье выявлено 6 чужеродных видов дождевых червей европейского происхождения: пашенный червь (*Aporrectodea caliginosa*) (Savigny, 1826), розовая апорректода (*Aporrectodea rosea*) (Savigny, 1826), дендробена восьмигранная (*Dendrobaena octaedra*) (Savigny, 1826), малый красный выползок (*Lumbricus rubellus*) (Hoffmeister, 1843), молочный октолазий (*Octolasion lacteum*) (Örley, 1885), эйзениелла четырехгранная (*Eiseniella tetraedra*) (Savigny, 1826). Распространение каждого вида отражено на рис. 1.

Пашенный червь отмечен в 43 % обследованных площадок и является самым многочисленным инвазивным видом дождевых червей на юге Западной Сибири (табл. 1). Численность червей зависела от фактора «тип ландшафта» ($p = 0.002$): в пойме она составила $21 \pm 4/0 - 336$, на равнине — $13 \pm 2/0 - 160$ особей/м². В горных ландшафтах вид не обнаружен.

Также численность пашенного червя зависела от фактора «природная зона» по лесорастительному районированию ($p = 0$). Вид отсутствовал в горной подтайге, черневой тайге, в зоне смешанных лесов. По критерию Тьюки значимо отличалась численность вида в северной лесостепи ($46 \pm 9/0 - 160$ особей/м²)

от численности вида всех исследуемых зон ($p \leq 0.02$), кроме интразональных местообитаний.

Фактор «тип леса» значимо влиял на численность вида ($p = 0$), так же, как и сочетание типа леса и природной зоны ($p = 0.0004$). Распределение численности видов в различных типах леса представлено в табл. 1. Вид отсутствовал в лесах подтайги и южной тайги, во всех типах лесов горных ландшафтов. Минимальная численность вида была в интразональных березово-сосновых разнотравно-вейниковых лесах Тарского района — $0.5 \pm 0.3/0 - 4$ особей/м². Максимальная численность отмечалась в сосняках высокотравных северной лесостепи Муромцевского района Омской области РФ — $89 \pm 12/16 - 160$ особей/м².

Значимым было влияние фактора «берег Иртыша» на численность пашенного червя ($p = 0.005$). На правом берегу численность вида была в 4 раза выше, чем на левом ($p = 0.02$). Также значимым является совместное влияние берега и природной зоны на показатель ($p = 0.005$). Максимально заселены видом на правом берегу леса северной лесостепи ($59 \pm 10/0 - 160$ особей/м²) и интразональные леса ($27 \pm 5/0 - 336$ особей/м²), на левом берегу — леса подтайги ($24 \pm 8/0 - 128$ особей/м²) и интразональные леса ($6 \pm 2/0 - 50$ особей/м²).

Численность вида менялась в зависимости и от **вегетационного сезона**. В весенний период и в начале лета численность вида составила $11 \pm 3/0 - 144$ особей/м², в июле—августе — $18 \pm 3/0 - 336$ особей/м², осенью — $8 \pm 2/0 - 144$ особей/м².

Численность вида зависела от фактора «глубина обитания» ($p = 0$). Черви сосредотачивались преимущественно на глубине 0—10 см ($29 \pm 5/0 - 336$ особей/м²) и 10—20 см ($10 \pm 2/0 - 64$ особей/м²). Численность в слое 0—10 превышала показатель в слое 20—50 см в 14 раз ($p < 0.0001$).

Дисперсионный анализ показал значимую зависимость численности вида от **широты и высоты над уровнем моря** ($p < 0.001$). Максимальная численность отмечалась на высоте 120 м — $88 \pm 12/16 - 160$ особей/м² и в диапазоне от 70 до 120 м над ур. м. Этот диапазон характерен для высокого правого берега р. Иртыш в пределах Западно-Сибирской равнины.

Пашенный червь занимал первое место по ширине диапазона толерантности среди рассматриваемых видов дождевых червей по отношению к pH, плотности почв, температуре, влажности и количеству органического вещества (табл. 2) и оказался на третьем месте по размаху значений электропроводности почв в местах обитания, уступая только розовой апорректоде и аборигенному виду *E. n. nordenskioldi* (Eisen, 1879). По отношению к влажности, плотности, pH, органическому веществу почв вид обладает широким диапазоном толерантности (85—100 % от общего размаха значений факторов по всем исследуемым площадкам), по отношению к температуре и электропроводности — средним (табл. 2). Для пашенного червя отмечалось максимальное географическое



Рис. 1. Распространение видов дождевых червей — европейских вселенцев в Прииртышье.

Зональность: I — Степная зона, северная подзона, II — Южная подзона мелких березовых колков (южная лесостепь), III — Центральная подзона средних березовых колков (центральная лесостепь), IV — Северная подзона крупных березовых колков (северная лесостепь), V — Зона мелколиственных лесов (подтайга), VI — Зона смешанных лесов, VII — Зона хвойных лесов (южная тайга).

распространение (рис. 1), что подтверждает закон толерантности Шелфорда: организмы с широким диапазоном толерантности к большинству факторов широко распространены в природе (Shelford, 1913).

Ж. Е. Satchell относит пашенных червей к «нетолерантным по отношению к кислотности почв» (1955). В долгосрочных исследованиях С. А. Edwards et al. установлено, что оптимальным диапазоном pH для пашенного червя был 5.0—6.0 (Edwards, Lofty, 1975 по Edwards, Arancon, 2022b). В нашем исследовании наибольшая численность вида отмечена в кислой и щелочной среде.

Оптимальный уровень влажности для вида составил 22—55 % (рис. 2д). По данным экспериментов, вид предпочитал почвы с влажностью 18—22 %

(Daughbjerg, 1988), 20—30 % (Grant, 1955). Известно, что вид способен жить в чистой аэрированной воде 72—131 день без пищи и меньше 7 дней в неаэрированной воде (меньше всех по сравнению с другими исследуемыми видами) (Roots, 1956). Возможно, для пашенного червя лимитирующим фактором является не высокая влажность почв, а недостаток кислорода при избыточном увлажнении. Пашенный червь может выдерживать потери влаги тела до 63.5 % (Grant, 1955), неспособен переносить экстремальный дефицит влаги.

Минимальная точка диапазона толерантности вида зависит от региона исследований (Edwards, Arancon, 2022b). В Европе пашенный червь впадает в диапаузу при влажности 25—30 %, при более

Таблица 1. Численность европейских видов-вселенцев дождевых червей в различных типах леса Прииртышья

Берег	Ландшафт	Природ- ная зона	Тип леса	Число проб	% проб	Число винов	Численность, особей/м ² (среднее по числу проб ± ошибка среднего / минимум — максимум)					
							<i>A. caliginosa</i>	<i>A. rosea</i>	<i>O. lacteum</i>	<i>L. rubellus</i>	<i>D. octaedra</i>	<i>E. tetraedra</i>
Правый	Горы	Черневая тайга	Осинник	21	7	1	0	0	0	0	0.2±0.1/0—2.0	
			Березняк	8	3	1	0	0	0	6/0—50	0	0
	Пойма	Горная подтайга	Сосново-березовый	15	5	0	0	0	0	0	0	0
			Осинник	3	1	0	0	0	0	0	0	0
			Березняк	12	4	2	62±17/0—144	0	0	0	1.7±1.3/0—16.0	0
			Кленовник	22	7	5	21±8/0—144	35±14/0—256	4±2/0—32	11±5/0—96	1.0±0.7/0—16.0	0
	Пойма	Интразональная	Ивняк	13	4	4	2/0—25	0	17/0—175	8±6/0—75	0.3±0.2/0—3.2	0
			Топольник	22	7	2	2±1/0—14	0	0	0	0.7±0.4/0—9.6	0
			Смешанный	4	1	2	2±1/0—4	0	0	0	0.5/0—2.0	0
			Осинник	4	1	1	2/0—8	0	0	0	0	0
			Березняк	30	10	2	6±2/0—50	0	0	0	0.9/0—25.0	0
			Топольник	8	3	1	32±15/0—128	0	0	0	0	0
	Равнина	Южная лесостепь	Осинник	4	1	1	0	0	0	0	2.5±1.0/0—6.0	0
			Березняк	20	7	1	0.7±0.5/0—10.0	0	0	0	0	0
Липняк			19	6	1	3±2/0—38	0	0	0	0	0	
Березняк			11	4	1	39±15/0—144	0	0	0	0	0	
Северная лесостепь		Сосняк	15	5	1	89±15/16—160	0	0	0	0	0	
		Осинник	4	1	0	0	0	0	0	0	0	
		Смешанный	4	1	0	0	0	0.2/0—0.8	0	0	0	
		Пойма	Зона смешанных лесов	Смешанный	4	1	0	0	0	0	0	0
Осинник	4			1	1	0	0	0	0	4.0±2.0/0—9.6	0	
Березняк	4			1	2	24±10/0—50	0	0	0	1.0/0—4.0	0	
Кленовник	3			1	1	0	0	0	0	0.2/0—0.8	0	
Топольник	4			1	1	7±4/0—18	0	0	0	0	0	
Березово-ивовый лес	4			1	3	9±5/0—22	0	2±1/0—6	0	11.0/0—42.0	0	
Левый	Пойма	Интразональная	Осиново-березовый	4	1	2	10±5/0—24	0	0	0	3.0/0—12.0	0

Таблица 1. Окончание

Берг	Ландшафт	Природ- ная зона	Тип леса	Число проб	% проб	Число вилов	Численность, особей/м ² (среднее по числу проб ± ошибка среднего / минимум — максимум)					
							<i>A. caliginosa</i>	<i>A. rosea</i>	<i>O. lacteum</i>	<i>L. rubellus</i>	<i>D. octaedra</i>	<i>E. tetraedra</i>
Левый	Равнина	Центральная лесостепь	Березняк	16	5	1	0.7±0.3/0—4.0	0	0	0	0	0
		Южная лесостепь	Березняк	8	3	1	0	0	0	0	0.25/0—2	0
		Северная лесостепь	Березово- осиновый	4	1	1	0	0	0	0	3.2/0—12.8	0
		Подтайга	Осинник	4	1	2	38±30/0—128	0	0	0	2.4/0—9.6	0
		Зона смешан- ных лесов	Осинник	4	1	1	0	0	0	0	3.0/0—12	0
			Липняк	4	1	0	0	0	0	0	0	0
		Всего...		306	100	6	13±2/0—160	3±1/0—256	1.0±0.6/0—175	1.2±0.5/0—96	0.7±0.2/0—42	0.013±0.009 /0—2.00

Таблица 2. Условия обитания видов дождевых червей в Прииртышье

Вид	pH		Плотность о, кг/м ³		Электропроводность G, См		Температура t, °C		Влажность W, %		Органическое вещество C, %	
	Ср. ± ош. «мин.— макс.»	Размах	Ср. ± ош. «мин.— макс.»	Размах	Ср. ± ош. «мин.— макс.»	Размах	Ср. ± ош. «мин.— макс.»	Размах	Ср. ± ош. «мин.— макс.»	Размах	Ср. ± ош. «мин.— макс.»	Размах
<i>E. n. nordskioldi</i>	6.3±0.1	3.9	263±27	645	0.17±0.03	0.81	15.3±0.5	17.9	22.0±2.6	62	8.7±2.4	9.6
	4.8—8.7	88	45—690	83	0.01—0.82	0.71	4.8—22.7	79	3.0—65.0	100	4.2—13.8	57
<i>E. n. pallida</i>	6.2±0.2	3.6	230±34	542	0.29±0.05	0.71	14.1±1.1	16.0	25.2±4.1	49	6.4±2.2	26
	5.1—8.7	82	46—588	70	0.02—0.73	0.73	3.9—19.9	70	3.0—52.0	79	4.2—8.6	26
<i>A. caliginosa</i>	6.3±0.1	4.3	185±13	776	0.18±0.02	0.73	14.0±0.3	16.1	24.2±0.9	62	8.9±0.5	85
	4.5—8.8	97	24—800	100	0.01—0.73	0.73	3.9—19.9	71	3.0—65.0	100	4.5—18.8	85
<i>A. rosea</i>	6.7±0.2	2.7	183±28	527	0.25±0.03	0.75	13.5±0.7	8.9	26.0±1.8	41	9.0±0.6	52
	5.2—7.8	61	33—560	68	0.04—0.79	0.75	8.9—17.8	39	17.0—58.0	66	4.9—13.8	52
<i>L. rubellus</i>	7.5±0.3	3.3	164±22	195	0.22±0.03	0.34	17.0±0.4	4.5	25.3±3.7	41	10.6±0.9	43
	5.6—8.9	75	60—255	25	0.02—0.36	0.34	14.3—18.8	20	17.5—58.2	66	6.6—13.8	43
<i>O. lacteum</i>	7.5±0.3	3.4	133±17	156	0.32±0.05	0.63	16.5±0.6	6.5	24.7±4.1	49	11.1±1.3	43
	5.5—8.9	77	50—206	20	0.11—0.73	0.63	12.3—18.8	29	9.0—58.0	79	6.6—13.8	43
<i>D. octaedra</i>	6.5±0.1	3.7	150±14	316	0.21±0.03	0.67	14.2±0.7	22.7	25.9±1.6	46	7.9±0.8	50
	4.8—8.5	84	40—356	41	0.01—0.67	0.67	2.9—25.6	100	10.0—56.0	74	4.5—13.0	50
<i>E. tetraedra</i>	6.4±0.1	0.5	91±14	50	0.14±0.04	0.11	13.3±1.4	4.9	41.3±1.5	3	—	—
	6.1—6.6	11	67—117	6	0.07—0.18	0.11	10.9—15.8	22	40.0—43.0	5	—	—
По всем пробным площадкам	6.4±0.0	—	209±7	776	0.20±0.01	1.89	14.6±0.1	22.7	22.8±0.5	62	9.4±0.3	16.9
	4.5—8.9	4.4	24—800	—	0.01—1.89	1.89	2.9—25.6	—	3.0—65.3	—	3.0—20.0	—

Примечание. В процентах указано отношение размаха данных для вида к размаху данных по всем площадкам.

низкой влажности почв погибает, а в районах инвазий минимальное значение влажности, переносимой пашенным червем, снижается до 15 % в Аргентине (Ljungström et al., 1973), до 10 % на юге Австралии (Buckerfield, 1992). На юге Западной Сибири минимум толерантности по влажности почв у пашенного червя также опускается по сравнению с исходными популяциями до 7 % (рис. 2д).

Диапазон толерантности пашенного червя к температуре почв представлен на рис. 2, в. Оптимум температур для вида составлял +10...+17 °С. Эти данные согласуются с лабораторными исследованиями, в которых оптимальными температурами для роста вида были +10...+15 °С (Daughbjerg, 1988) и +12 °С (Graff, 1953). Максимальное значение температуры почв для жизнедеятельности пашенного червя в нашем исследовании (+25 °С) подтверждает данные о смертности вида после 48 часов при температуре почв +26 °С (Edwards, Arancon, 2022b).

При корреляционном анализе численности пашенного червя и **характеристик почв** наибольшая положительная корреляция была отмечена с **количеством органического вещества в почве** ($r = 0.41$, $n = 118$, $p < 0.01$) (рис. 2а). Влияние количества органического вещества на численность пашенного червя подтверждается исследованием полей с внесением навоза

и без добавления органических удобрений (Edwards, Arancon, 2022b). Также значимы были корреляции с **плотностью почв** ($r = -0.26$, $n = 118$, $p < 0.01$), **электропроводностью** (косвенный показатель уровня засоления почв) ($r = -0.23$, $n = 118$, $p < 0.05$) и **влажностью почв** ($r = -0.26$, $n = 118$, $p < 0.01$). У неполовозрелых пашенных червей увеличение **плотности почв** значительно снижало численность ($p < 0.05$). Половозрелые особи, благодаря активной роющей деятельности, вероятнее всего, сами уменьшали плотность почв, что подтверждается данными многочисленных исследований, рассматриваемых в обзоре С.А. Edwards и N.Q. Arancon (2022a). С ростом электропроводности (засоленности) почв численность пашенного червя снижалась.

Розовая апорректода встречается в четырех точках естественных лесных сообществ: около Бухтарминского водохранилища, около г. Павлодара и в Тарском районе, в пойме малых рек Крапивки и Абросимовки (рис. 1). Вид занимает второе место по средней численности (табл. 2).

Численность розовой апорректоды зависела от фактора «тип ландшафта» ($p = 0.01$). Вид отсутствовал в горных ландшафтах и на равнине. В пойме численность вида была $8 \pm 3/0$ —256 особей/м². Вид не обнаружен в лесах всех природных зон, кроме

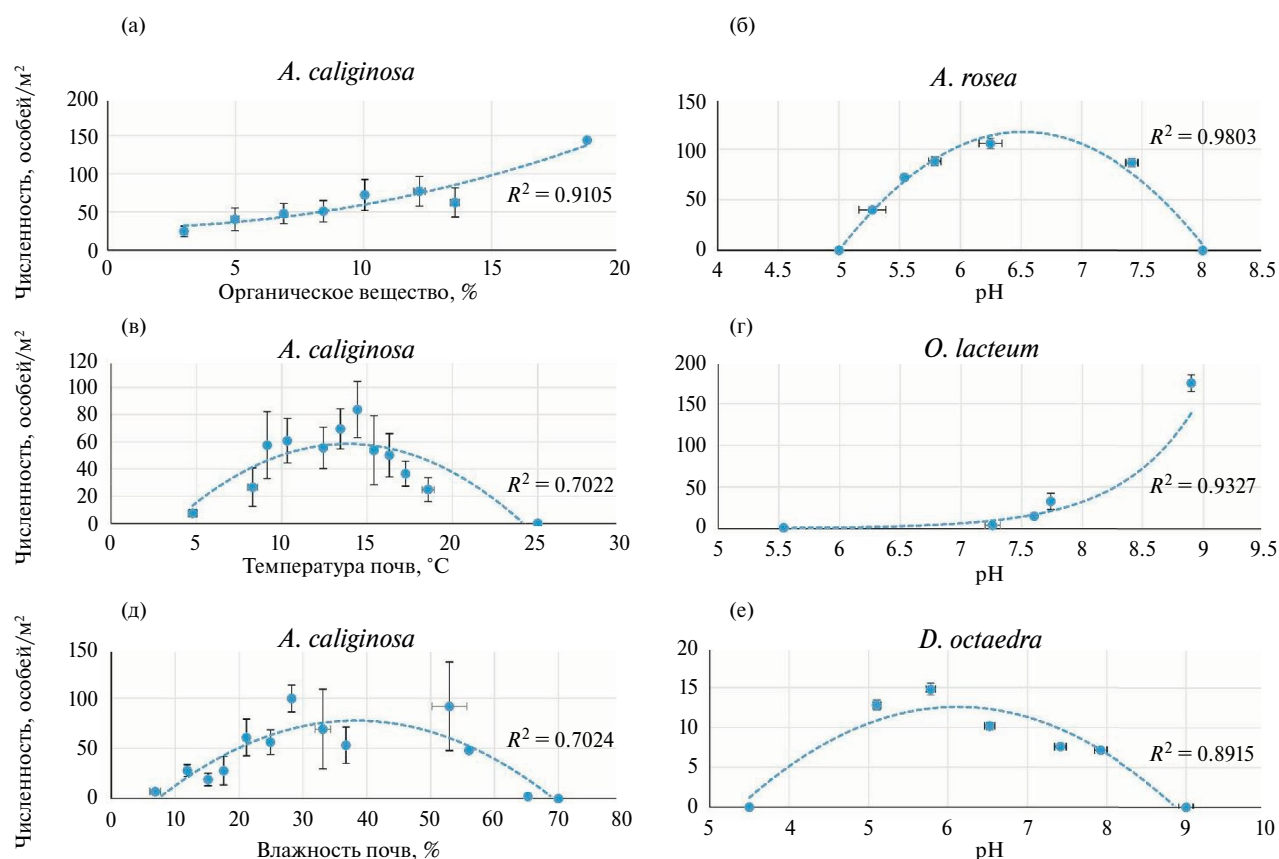


Рис. 2. Численность дождевых червей в зависимости от почвенных факторов (регрессионный анализ, R^2 — коэффициент аппроксимации).

интразональных лесов. Влияние фактора «тип леса» (биотопа) на численность розовой апорректоды было значимым ($p = 0.000001$), критерий Тьюки показал отличие кленовников от всех других биотопов ($p = 0.0002$). Из табл. 1 видно, что вид приурочен только к правому берегу р. Иртыш и только к кленовым лесам, если не учитывать сообщества лугов. Клен ясенелистный (*Acer negundo* L.) — инвазивный вид, внесенный в Черную книгу флоры Средней России (Виноградова и др., 2009) и Черную книгу флоры Сибири (2016). Вероятно, есть связь в распространении двух инвазивных видов.

Максимальная численность вида была отмечена в осенний период ($14 \pm 4/0$ —256 особей/м²), что превышало показатель в летний период в 3.8 раза ($p = 0.01$), а в весенний период — в 108 раз ($p = 0.01$).

На распределение численности значимое влияние оказывал фактор «глубина обитания» ($p = 0.004$), но критерий Тьюки не выявил значимых попарных различий ($p > 0.05$). В слое почв на глубине 0—10 см численность вида составила $11 \pm 3/0$ —256 особей/м², в 10—20 см — $7 \pm 3/0$ —448 особей/м², в 20—50 см — $0.8 \pm 0.5/0$ —48 особей/м².

Розовая апорректода обладает средними диапазонами толерантности по отношению ко всем эдафическим факторам (табл. 2) — 40—60 % от общего размаха данных по всем площадкам. Наибольший диапазон характерен для плотности почв местообитаний, затем для влажности почв и рН.

Вид обитал в почвах с влажностью от 18 до 55 %, достигая максимальной численности при 24—27 %. Этот диапазон находится в пределах оптимума для вида, по данным Ch. Lavelle (1998), равного 14—26 %, но значительно уже его.

Зависимость численности вида от величины рН почв представлена на рис. 26. Зона оптимума рН для розовой апорректоды в естественных лесных сообществах располагалась в пределах 5.4—7.5. В литературных источниках данные по этому вопросу противоречивы. L. Falco et al. (2015) отмечали связь вида с низким рН при изучении агроценозов, залежей и пастбищ. J. E. Satchell относит розовую апорректоду к «нетолерантным по отношению к кислотности почв» (1955) на основании экспериментальных исследований в Park Grass при внесении удобрений и навоза. С.А. Edwards et al. при исследованиях на той же экспериментальной площадке выявили, что оптимальным диапазоном рН для вида был 5.0—6.0 (Edwards, Lofty, 1975 по Edwards, Aranson, 2022b). Поскольку L. Falco et al. (2015) отмечали обитание вида на пастбищах, вероятно, низкий рН обеспечивался большим содержанием навоза. Возможно, вид достаточно толерантен к кислотности и предпочтение рН связано с влиянием дополнительных факторов.

Оптимум вида по отношению к содержанию органического вещества составил 5.5—12.5 %. Вид предпочитает местообитания, богатые органикой.

По размаху значений электропроводности почв розовая апорректода уступает только аборигенному виду — *E. n. nordeskioldi* (табл. 2). Вид обладает устойчивостью к небольшому засолению почв, что косвенно подтверждают данные Т. С. Всеволодовой-Перель о том, что это единственный обитатель плакорной степи (Всеволодова-Перель, 1997). K. Vaziri et al. (2013) отметили, что вид связан с почвой, обогащенной CaCO₃.

Корреляционный анализ не показал значимого влияния эдафических факторов на численность вида.

Малый красный выползок встречается в трех точках: около Бухтарминского водохранилища в кленовниках, ивняках и в березняках в окрестностях пос. Риддер Казахстана (рис. 1).

Численность малого красного выползка зависела от фактора «тип ландшафта» ($p = 0.02$). Вид отсутствовал в лесах низкогорья Алтая и на равнине, в среднегорье численность вида составила $1/0$ —50 особей/м², а в пойме — $2.1 \pm 0.89/0$ —96 особей/м². Численность вида не зависела от природной зоны, но определялась типом леса ($p = 0$). Критерий Тьюки показал значимые различия между ивняками и всеми типами лесов ($p < 0.00009$), кроме кленовников, и между кленовниками и всеми типами лесов, кроме ивняков (табл. 1). Вид был отмечен только на правом берегу Иртыша ($1.1 \pm 0.4/0$ —96 особей/м²). Значимого влияния фактора «глубина обитания» на численность вида не отмечено. Вид встречается по всей глубине. Численность на глубине 0—10 см составила $1.7 \pm 0.9/0$ —96 особей/м², на глубине 10—20 см — $0.6 \pm 0.3/0$ —32 особей/м², на глубине 20—50 см — $0.1/0$ —16 особей/м².

Малый красный выползок характеризовался самыми узкими диапазонами толерантности к содержанию органического вещества в почве (табл. 2) и температуре почв по сравнению с другими видами. Вид обладает широким диапазоном толерантности по отношению к рН (75 %), средним по отношению к влажности (66 %) и органическому веществу (43 %) и узким диапазоном толерантности к плотности, температуре и электропроводности почв (18—25 %).

В исследовании вид обнаружен только в богатых по содержанию органического вещества, теплых, незасоленных почвах. Малый красный выползок избегал кислых почв (рН < 5.6), встречаясь в слабокислых, нейтральных и щелочных. Известно, что вид предпочитает подстилку, корни растений и может концентрироваться в навозе (Edwards, Aranson, 2022b). Температурный оптимум для вида, по данным экспериментов, составляет от +15 до +20 °С (Daughbjerg 1988), от +15 до +18 °С (Graff, 1953), что близко к полученным данным — от +14 до +19 °С и ближе к видам, обитающим в компосте и навозе (Edwards, Aranson, 2022b). С. Klok et al. (2007), используя матричную модель при исследовании 12 типов почв в Голландии, установили, что увеличение кислотности почв оказывало негативное

влияние на выживаемость малого красного выползка. J. E. Satchell относил вид к убиквистам (1955).

Значимых корреляций численности вида с эдафическими факторами не отмечено.

Молочный октолазий встречается на 5 % исследованных площадок (табл. 2). По результатам дисперсионного анализа установлено значимое влияние фактора «тип леса» ($p = 0$). Критерий Тьюки выявил значимую разницу между ивняками и всеми другими типами лесов ($p = 0.00003$). Максимальная численность отмечалась в ивняках (табл. 1). Вид был обнаружен также в кленовниках, березово-ивовых и смешанных лесах.

Численность в весенний период составила 0.14/0—13 особей/м², в летний — 0.04/0—6 особей/м², осенний — 2/0—175 особей/м².

Октолазий обладал узким диапазоном толерантности к **плотности почв**, предпочитая рыхлые почвы, средним диапазоном к **температуре**, **электропроводности** и **содержанию органического вещества** (табл. 2). Широкий диапазон толерантности отмечен по отношению к **pH** и **влажности почв**.

Выявлена положительная корреляция численности вида с pH ($r = 0.70$, $n = 10$, $p < 0.05$) и отрицательная с содержанием органического вещества ($r = -0.81$, $n = 10$, $p < 0.05$). Вид более многочислен в щелочных почвах (рис. 2г).

Эйзениелла четырехгранная отмечена на 2 % площадок, менее всего вид распространен в Прииртышье и имеет самую низкую численность (табл. 1). Значимое влияние на численность вида оказывали факторы: «тип ландшафта» ($p = 0.00001$) и «природная зона» ($p = 0.000009$). Вид был встречен только на правом берегу Иртыша, в Среднегорье Рудного Алтая, в зоне черневой тайги, в осинниках в весенний период (табл. 1).

Эйзениелла четырехгранная обнаружена в условиях с самым маленьким размахом значений по всем почвенным факторам, кроме температуры (табл. 2).

Дендробена восьмигранная отмечена на 19 % площадок, имеет широкое географическое распространение (рис. 1), но низкую численность (табл. 1). По результатам дисперсионного анализа значимо влияет на численность дендробены только фактор «тип ландшафта» ($p = 0.001$). Вид не обнаружен в горных ландшафтах. Численность в пойме составила $4 \pm 1/0—112$ особи/м², что в 5.9 раза выше, чем на равнине ($p = 0.007$). Вид встречен на обоих берегах реки Иртыш во все вегетационные сезоны во всех зонах, кроме черневой тайги и горной подтайги, а также зоны хвойных лесов, в большинстве типов леса, кроме мертвопокровных липняков и высокотравных сосняков.

Вид обладал самым широким диапазоном толерантности относительно **температуры почв** и средними диапазонами толерантности (35—84 %) (табл. 2). Численность вида максимальна в слабокислых почвах лесных сообществ и минимальна в щелочных

(рис. 2е). Отмечена значимая отрицательная корреляция численности вида и **плотности почв** ($r = -0.42$, $n = 40$, $p < 0.01$).

Визуализация диапазонов толерантности видов к почвенным факторам методом главных компонент (РСА) представлена на рис. 3. Главная компонента 1 описывает 41.63 % данных. С ней максимально коррелирует pH (0.92), электропроводность почв (0.59), влажность почв (0.42). Главная компонента 2 охватывает 25.02 % данных. С ней в наибольшей степени коррелирует плотность почв (0.67), влажность (−0.62) и температура почв (0.59), гумус (−0.40). Из рис. 3 видно, что диапазоны толерантности аборигенного вида — *E. n. nordenskioldi* и *E. n. pallida* и европейских видов-вселенцев пересекаются, но есть отличия по ширине диапазона.

Выявлены значимые корреляции между распространением видов дождевых червей и шириной диапазонов толерантности к содержанию органического вещества в почве (рис. 4а) и к плотности почв (рис. 4б).

Таким образом, европейские виды-вселенцы широко распространились в Прииртышье на юге Западной Сибири — от Бухтарминского водохранилища (Казахстан) до г. Тобольска (РФ, Тюменская область) на 1450 км. Наибольшая встречаемость и широта распространения характерны для двух видов: пашенного червя и дендробены восьмигранной.

Первичный ареал европейских видов-вселенцев до начала голоцена находился на юге Западной Европы и был ограничен территорией, не подвергавшейся оледенению (Hendrix et al., 2008). За пределы этой зоны смогли выйти всего около 20 из 400 видов, часть из них оказалась на территории Европейской России и Сибири. В Западной Сибири и в Прииртышье распространены 2 генетические линии пашенного червя — линия 2 и 3 (Шеховцов и др., 2017). Линия 2 распространена по всей Европе, включая европейскую часть России; линия 3 в европейской части России отсутствует, но есть в Западной Европе (Shekhovtsov et al., 2016). Обе линии характеризуются снижением уровня генетической изменчивости по сравнению с европейскими популяциями. Например, линия 3 в азиатской части России представлена всего 3 гаплотипами, а в Белоруссии их 8 (Шеховцов и др., 2017). Видимо, вид попал в Западную Сибирь 2 путями: постепенным расширением ареала на восток и путем внедрения (3 линия) из Западной Европы. Судя по накопленной изменчивости, внедрение произошло около 200 лет назад (Shekhovtsov et al., 2016). С тех пор вид широко распространился. В кадастре и определителе дождевых червей фауны России указано, что вид «в азиатской части РФ встречается преимущественно на окультуренных почвах вблизи населенных пунктов» (Всеволодова-Перель, 1997, с. 21). Для Западной Сибири в кадастре указано всего три точки находок: окрестности Тюмени на лугах (сборы Голосовой), черта г. Тобольска (Малевич, 1956

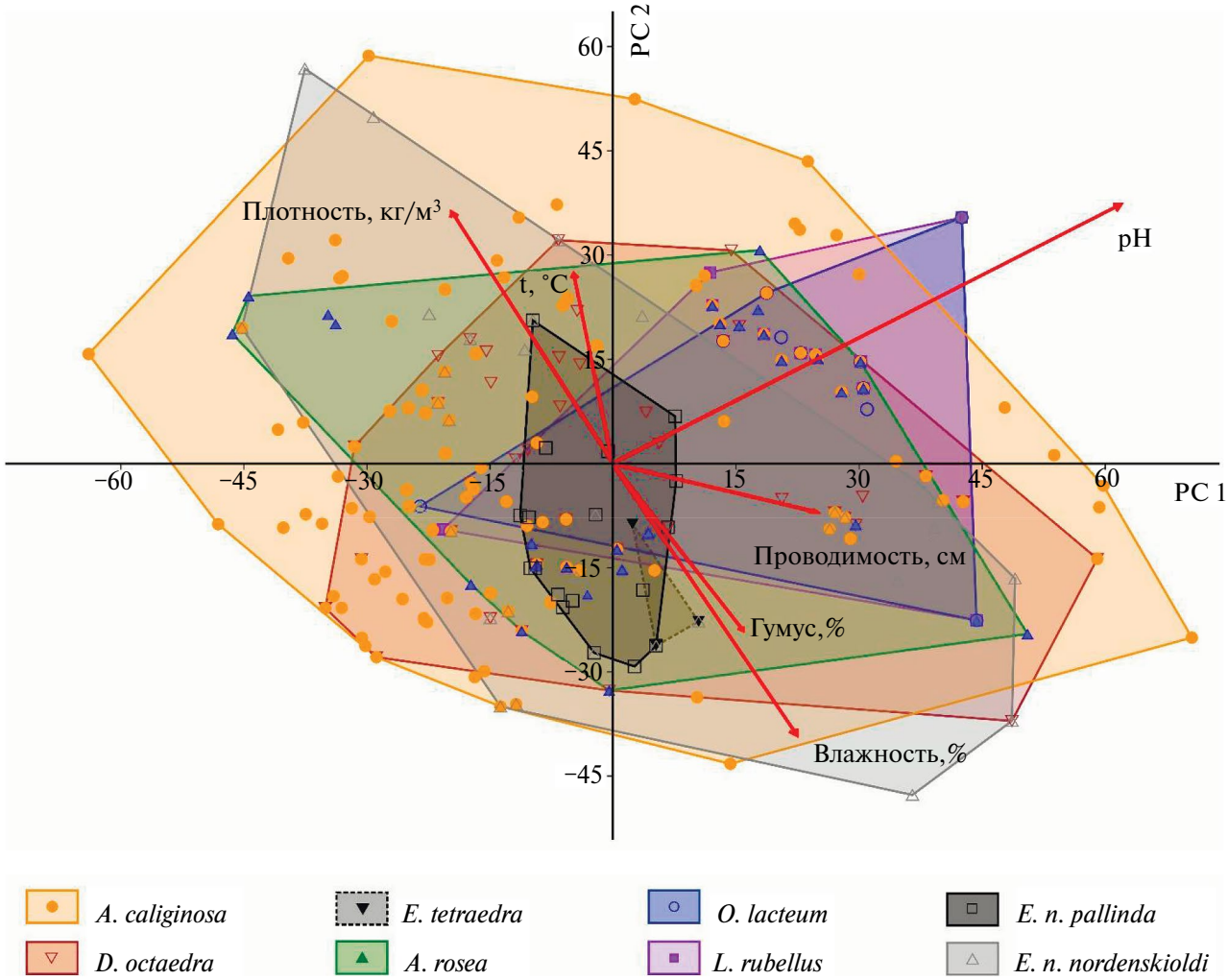


Рис. 3. Диапазоны толерантности видов дождевых червей к почвенным факторам (РСА-анализ). PC1 — главная компонента 1, PC2 — главная компонента 2. Длина вектора соответствует величине корреляции эдафического фактора с главными компонентами. Плоскости отражают диапазоны толерантности видов дождевых червей по совокупности эдафических факторов.

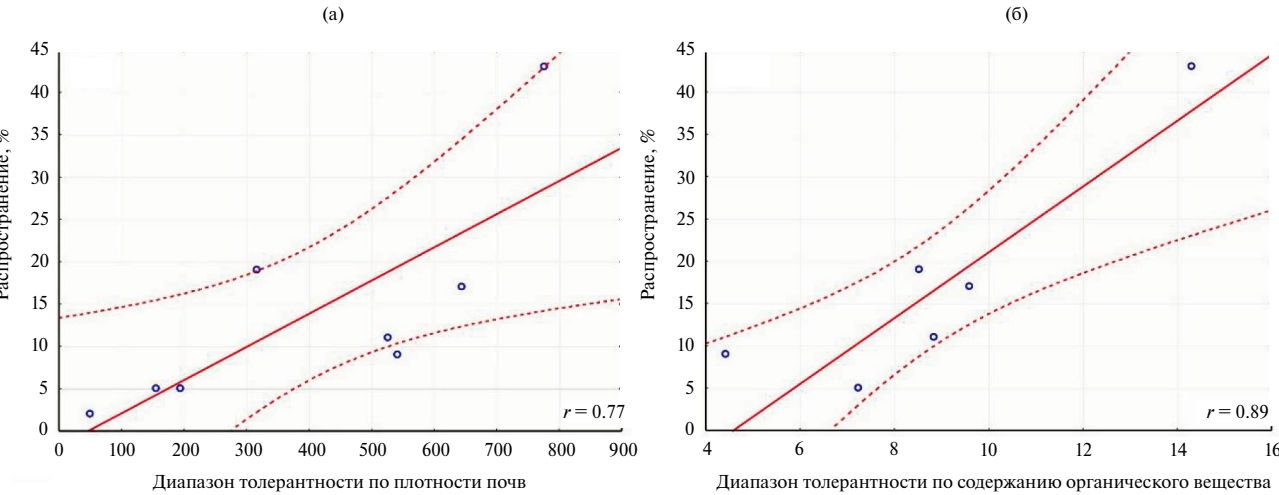


Рис. 4. Корреляция встречаемости видов дождевых червей и ширины диапазонов толерантности видов: а) — к плотности почв, кг/м³; б) — к содержанию органического вещества, %.

по Всеволодова-Перель, 1997) и Академгородок Новосибирска (Всеволодова-Перель, 1997). Б. Р. Стриганова и Н. М. Порядина (2005) в монографии по животному населению почв бореальных лесов Западной Сибири (сборы проводились в Тюменской области в 1980—1990 гг.) указывают присутствие вида на лугах южной тундры плотностью 0.8 особей/м², полях картофеля в южной тайге — 0.3 особей/м². В подтайге, по данным авторов, вид отсутствовал (Стриганова, Порядина, 2005), в лесостепи встречался только в березняках (1.6 особей/м²), а также обнаружен на полях картофеля (2.4 особей/м²). В публикациях 2010 г. вид отмечен в березово-разнотравных лесах и вырубках г. Тобольска по сборам в период с 2007 по 2009 гг. (Голованова, Наконечный, 2010) и в Ишимской равнине северной лесостепи, центральной и южной лесостепи в березняках и на плакорных и пойменных лугах в сборах 2005—2009 гг. (Голованова, 2010). Дальнейшие исследования с 2009 по 2018 гг. в Омской области (Голованова и др., 2020; Князев и др., 2022) выявили лидерство вида по численности (15—74 %) в южно-таежных и лесостепных ландшафтах. Таким образом, исследования 2018, 2022, 2023 гг. показали современное распространения вида из синантропных местообитаний и агроценозов в естественные ландшафты. Видимо, распространение могло начаться с синантропных местообитаний, а затем захватить распаханное луга, близлежащие колки и пойменные луга и леса. В настоящее время пашенный червь отмечен в большинстве типов лесов Прииртышья как в интразональных ландшафтах, так и на плакоре. Большее распространение и численность в пойме может свидетельствовать о гидрохории вида. Подобный путь описан для вселенцев из Рудного Алтая в равнинной части Западной Сибири (Golovanova et al., 2021). Вид имеет широкий диапазон толерантности относительно большинства факторов, что может способствовать дальнейшему распространению его в лесах Западной Сибири. Диапазон толерантности к влажности шире, чем указано в литературных данных по минимальной точке, а по температуре немного шире зона оптимума, что установлено в экспериментальных данных, как описано выше. Это доказывает, что исследовано достаточное количество пробных площадок с максимальным охватом условий обитания, чтобы выявить диапазон толерантности вида (рис. 2в, д). Для фактора «количество органического вещества почв» не выявлено уменьшения численности вида в зоне максимального пессимума. Также не определена зона минимального пессимума для фактора «электрическая проводимость почв». Вид более многочислен в незасоленных и богатых органикой местообитаниях, но может переносить и небольшое содержание солей, и низкое количество органики. Ограничивающих факторов для вида не установлено. Возможно, в местообитаниях со средней степенью засоления он будет уступать по численности более солеустойчивым видам, например розовой апорректоде

и вселенцам из Рудного Алтая — *E. ventripapillata* Perel, 1985 (Golovanova et al., 2021).

Второй по степени распространения вид в Прииртышье, по данным нашего исследования, — дендробена восьмигранная. Вид представлен на территории России одной генетической линией (Шеховцов, 2023), но несколькими хромосомными расами (Межжерин и др., 2018). Видимо, распространение вида шло давно и постепенно с последующими закреплениями изменений хромосомного набора.

По данным И. В. Стебаева и В. В. Волковинцера (1964), вид отмечен в районе р. Омь. По кадастру-определителю в Западной Сибири дендробена восьмигранная найдена в районе Салехарда, на юге полуострова Ямал, а также на юге Западно-Сибирской низменности, по среднему течению р. Омь и вблизи крупных городов: Тюмени, Новосибирска, Томска (Всеволодова-Перель, 1997). В Тюменской области дендробена восьмигранная отмечена в лесотундре, южной тайге (ельники зеленомошные и сосняки кладониевые) и лесостепи (березняки и березово-осиновые колки). По данным С. Ю. Князева с соавторами (2022), вид, наряду с пашенным червем, является лидером в естественных ландшафтах Западной Сибири по численности. По нашим данным, вид отсутствует в горных ландшафтах. Здесь нишу подстилочных видов занимают представители азиатского по происхождению (Перель, 1985) рода *Eisenia*. Возможно два предположения: либо на равнинной части Западной Сибири дендробена восьмигранная оказалась более успешной, чем местные подстилочные виды, либо вид занял пустующую экологическую нишу. Изучение диапазонов толерантности вида показало, что для него характерен большой размах условий обитания по температуре почв и обитание на рыхлых почвах. Похоже, вид, обладая средним диапазоном толерантности к большинству факторов, широко распространился в местообитаниях с выраженной подстилкой и слабокислой средой. Проведение имитационного эксперимента с совместным обитанием дендробены восьмигранной и подстилочных видов *E. sibirica*, *E. nana* с использованием изотопного анализа поможет понять, занимают ли эти виды одну экологическую нишу.

Розовая апорректода в Западной Сибири представлена 2 линиями (Е4 и Е6) из 11, известных в Западной Европе, отличается самым низким нуклеотидным и гаплотипическим разнообразием в России (Shekhovtsov et al., 2020; Шеховцов, 2023). Предковый ареал вида находится между Корсикой и Балеарскими островами. В нем обитали 2 генетических линии, одна из которых (евросибирская) распространилась на север и восток. Внедрение в Западную Сибирь недавнее (Shekhovtsov et al., 2020). Т. С. Всеволодова-Перель считала находки вида в азиатской части России, в окрестностях Томска, ошибочными (1997). Б. Р. Стриганова и Н. М. Порядина отмечали вид в березняках лесостепи Тюменской области (2005).

До 2018 г. нами розовая апорректода была обнаружена только в синантропных местообитаниях г. Омска, а теперь отмечена в пойменных лесах у Бухтарминского водохранилища, Павлодара и Тарского района. Это новые данные об ареале и местообитаниях вида для Западной Сибири. Вид имел достаточно широкий диапазон толерантности относительно электропроводности почв, уступая только аборигенному виду — *E. n. nordeskioldi*, встречен во влажных почвах с высоким содержанием органического вещества. В настоящее время вид приурочен к пойменным кленовникам правого берега р. Иртыш. Возможно, распространение вида в Прииртышье ограничится поймами.

Малый красный выползок представлен в России одной генетической линией из восьми, известных для Западной Европы, с низким нуклеотидным разнообразием (Шеховцов, 2023). Т. С. Всеволодова-Перель (1997) рассматривала нахождение вида в Сибири в устье Лены ошибочным. Б. Р. Стриганова и Н. М. Порядина (2005) отмечали вид в ольшаниках тундры, ельниках и березняках лесотундры, вырубках, липняках и агроценозах южной тайги, вырубке березняка, на лугах и заливных лугах лесостепи Тюменской области. В нашем исследовании в лесных сообществах Прииртышья вид отмечен только в трех точках в Казахстане, имеет узкий диапазон толерантности к содержанию органического вещества в почве и температуре почв. Данные имитационного эксперимента подтверждают (Golovanova et al., 2023) ограничение выживаемости вида пищевым ресурсом. Возможно, вид не распространится за пределы богатых органикой местообитаний.

Молочный октолазий в Западной Сибири представлен 2 линиями — L и S и отличается низким нуклеотидным разнообразием (Shekhovtsov et al., 2014; Шеховцов, 2023). Вид обладал довольно узким диапазоном толерантности по отношению к содержанию органического вещества и плотности почв и предпочитал щелочные почвы, что, возможно, помешало ему широко распространиться. До этого вид был отмечен для Тюменской области, для южной тайги и лесостепи (Всеволодова-Перель, 1997; Стриганова, Порядина, 2005). В естественных сообществах Прииртышья вид выявлен впервые.

Эйзениелла четырехгранная также обладает максимальным генетическим разнообразием на юге Западной Европы (De Sosa et al., 2017) и минимальным в местах внедрения (Bagheri et al., 2023). Вид сложно назвать вселенцем в Прииртышье, так как он отмечен только в горах Рудного Алтая.

Таким образом, наибольшую опасность для Западной Сибири представляет пашенный червь, для которого не выявлены ограничивающие факторы. Распространение вида от обитания в агроценозах до захвата всех типов лесов заняло не более 40 лет. Это может представлять угрозу для аборигенного *E. n. pallida*, принадлежащего к тому же морфо-экологическому

типу и экологической группе (Перель, 1979). Этот подвид в настоящее время отмечен только на Алтае и севернее подтайги Омской области. Он обладает узким диапазоном толерантности и не встречается в пробах вместе с пашенным червем. По данным Т. С. Всеволодовой-Перель (1997), этот подвид был единственным собственно-почвенным видом на юге Западной Сибири.

Дендробена восьмигранная может стать угрозой для горных ландшафтов юга Западной Сибири, где нишу подстилочных видов занимают алтайские эндемики (Перель, 1985).

Распространение розовой апорректоды в Прииртышье, вероятнее всего, ограничится поймами. Вид также может представлять опасность для собственно-почвенных алтайских эндемиков.

Малый красный выползок ограничен местообитаниями, богатыми органикой. В настоящее время отмечено обитание вида в горных ландшафтах, причем в 2023 г. он зафиксирован в березняках в окрестностях Риддера — среднегорья Рудного Алтая, где в 2018 г. вид не был обнаружен. Малый красный выползок представляет угрозу для почвенно-подстилочных алтайских эндемиков. Также необходимо изучение последствий распространения вида для лесных экосистем Алтая.

Молочный октолазий предпочитает слабощелочные и щелочные почвы. Вероятно его дальнейшее распространение в лугово-черноземных почвах юга Западной Сибири.

Распространение эйзениеллы четырехгранной пока не представляет угрозы.

Диапазон толерантности аборигенного вида юга Западной Сибири — эйзении Норденшельда — полностью перекрывается инвазивными видами по всем эдафическим факторам (рис. 3). Среди европейских вселенцев к такой же экологической группе относится малый красный выползок. Не отмечена встречаемость обоих видов в одних и тех же пробах. В богатых органикой местообитаниях может обитать малый красный выползок. Совместное обитание эйзении Норденшельда с остальными инвазивными видами европейского происхождения, вероятно, объясняется разными экологическими нишами по питанию.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В лесах Прииртышья, как в пойме, так и на плакорах, в настоящее время в люмбрикофауне представлены виды — вселенцы европейского происхождения. Самое широкое распространение — от Бухтарминского водохранилища до Тобольска (1450 км) — отмечено для пашенного червя. Вид имеет широкий диапазон толерантности относительно большинства факторов, что может способствовать дальнейшему распространению его в лесах Западной Сибири. Также широко распространена, но не достигает

значительной численности дендробена восьмигранная. Ограничивающие факторы для распространения не выявлены. Встречаемость этих двух видов выше, чем у аборигенного вида эйзении Норденшельда. Инвазивные виды: малый красный выползок и молочный октолазий — могут быть ограничены в своем распространении, по крайней мере, на плакорах содержанием органического вещества в почве. Эти виды, как и розовая апорректода, обнаружены лишь в нескольких точках, но на некоторых площадках с очень высокой численностью. Эйзениелла четырехгранная отличается самым узким диапазоном толерантности к большинству почвенных факторов и самой низкой встречаемостью.

В целом гипотеза о зависимости встречаемости видов от широты диапазона толерантности к эдафическим факторам подтвердилась в отношении органического вещества и плотности почв.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас Омской области. М.: Федеральная служба геодезии и картографии, 1999. 58 с.
- Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Хорун Л. В. Черная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 496 с.
- Всеволодова-Перель Т. С. Дождевые черви фауны России: Кадастр и определитель. М.: Наука, 1997. 102 с.
- Гиляров М. С. Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975. 304 с.
- Голованова Е. В. Дождевые черви Омской области // Фундаментальные и прикладные аспекты современной биологии: Мат-лы Первой Всерос. молодеж. науч. конф., посвящ. 125-летию биол. исслед. в Том. гос. ун-те. Т. 275. Томск: ТГУ, 2010. С. 257—259.
- Голованова Е. В. Дождевые черви-вселенцы в Западной Сибири // Экология и эволюция: новые горизонты: Мат-лы Междунар. симпозиума, посвящ. 100-летию академика С. С. Шварца. Екатеринбург: Гуманитарный университет, 2019. С. 494—495.
- Голованова Е. В., Князев С. Ю., Бабий К. А., Цвирко Е. И. Распространение чужеродного вида дождевых червей *Aporrectodea caliginosa* в естественных местообитаниях Омской области // Познание и деятельность: от прошлого к настоящему: Мат-лы II Всерос. междисциплинарной науч. конф. Омск, 2020. С. 299—302.
- Голованова Е. В., Наконечный Н. В. Дождевые черви кротовых ходов окрестностей города Тобольска // Тобольск научный — 2010: Мат-лы Всерос. науч.-практ. конф. 2010, Тобольск: Полиграфист. С. 11—12.
- Капходжаев М. К., Котин М. И., Соколов А. А. Почвы Семипалатинской области // Почвы Казахской ССР. Вып. 10. Алма-Ата, 1968. 252 с.
- Князев С. Ю., Кислый А. А., Богомолова И. Н., Голованова Е. В. Территориальная неоднородность населения дождевых червей (Opisthopora, Lumbricidae) Омской области и факторы среды: количественная оценка связи // Сибирский экологический журнал. 2022. Т. 29. № 5. С. 550—561.
- Лавренко Н. Н. География растительного покрова Среднего Прииртышья (в пределах Омской области): дис ... канд. геогр. наук: 11.694. Иркутск, 1972. 25 с.
- Межжерин С. В., Гарбар А. В., Власенко Р. П., Онищук И. П., Коцюба И. Ю., Жалай Е. И. Эволюционный парадокс партеногенетических дождевых червей. Киев: Наукова думка, 2018. 232 с.
- Перель Т. С. Особенности фауны дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) в Атлантических рефугиумах неморальной растительности // Доклады Академии наук СССР. 1985. Т. 283. № 3. С. 752—755.
- Перель Т. С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. М.: Наука, 1979. 275 с.
- Прокопьев Е. П. Растительный покров поймы Иртыша. Томск: ТГУ, 2012. 562 с.
- Стебаев И. В., Волковинцев В. В. Животное население почв северной части Барабинской лесостепи и водный режим почв // Зоологический журнал. 1964. Т. 43. № 10. С. 1425—1439.
- Стриганова Б. Р., Порядина Н. М. Животное население почв бореальных лесов Западно-Сибирской равнины. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. 232 с.
- Черная Книга флоры Сибири / Под ред. Ю. К. Виноградовой, А. Н. Куприянова. Новосибирск: Гео, 2016. 439 с.
- Шеховцов С. В. Генетическая изменчивость дождевых червей России и ее отражение в морфологии, филогении и филогеографии: дис. ... на соискание степени докт. биол. наук. М., 2023. 46 с.
- Шеховцов С. В., Голованова Е. В., Базарова Н. Э., Белова Ю. Н., Берман Д. И., Держинский Е. А., Шашков М. П., Пельтек С. Е. Генетическое разнообразие видов комплекса *Aporrectodea caliginosa* на территории России // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017. Т. 21. № 3. С. 374—379.
- Bagheri M., Azimi M., Khoshnamvand H., Abdoli A., Ahmadzadeh F. The threat of a non-native oligochaete species in Iran's freshwater: Assessment of the diversity and origin of *Eiseniella tetraedra* (Savigny, 1826) and its response to climate change // Biology Open. 2023. V. 12: bio060180.
- Bazri K., Ouahrani G., Gheribi-Oulmi Z., Prigo D., Diaz Cosin D. J. Soil factors and earthworms in Eastern Algeria // Sciences and Technologie. Biotechnologies. 2013. V. 37. P. 22—31.
- Briones M. J. I. The Serendipitous Value of Soil Fauna in Ecosystem Functioning: The Unexplained Explained // Frontiers in Environmental Science. 2018. № 6. P. 149.
- Buckerfield J. C. Earthworm populations in dryland cropping soils under conservation-tillage in south Australia // Soil Biology and Biochemistry. 1992. V. 24. № 12. P. 1667—1672.

- Das M. R., Nimbalkar A. C., Pisa S. S. Ecosystem Services of the Eco-Engineers: The Earthworms // International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences. 2018. № 7. P. 1065–1086.
- Daughjerg P. Temperature and moisture preference of three earthworm species (Oligochaeta, Lumbricidae) // Pedobiologia. 1988. V. 32. P. 57–64.
- De Sosa I., Marchán D. F., Novo M., Almodóvar A., Díaz Cosín D. J. Bless this phylogeographic mess — Comparative study of Eiseniella tetraedra (Annelida, Oligochaeta) between an Atlantic area and a continental Mediterranean area in Spain // European Journal of Soil Biology. 2017. V. 78. P. 50–56.
- Demetrio W., Brown G., Pupin B., Novo R., Dudas R., Barretta D., Römbke J., Bartz M., Borma L. Are exotic earthworms threatening soil biodiversity in the Brazilian Atlantic Forest? // Applied Soil Ecology. 2023. V. 182. P. 104693.
- Edwards C. A., Arancon N. Q. Earthworms, Soil Structure, Fertility, and Productivity // Biology and Ecology of Earthworms. Springer, New York, NY, 2022a. P. 303–334.
- Edwards C. A., Arancon N. Q. The Influence of Environmental Factors on Earthworms // Biology and Ecology of Earthworms. Springer US, 2022b. P. 191–232.
- Falco L., Sandler R., Momo F., Di Ciocco C., Saravia L., Coviella C. Earthworm assemblages in different intensity of agricultural uses and their relation to edaphic variables // PeerJ. 2015. V. 3. P. e979.
- Ferlian O., Eisenhauer N., Aguirrebengoa M., Camara M., Ramirez-Rojas I., Santos F., Tanalgo K., Thakur M. P. Invasive earthworms erode soil biodiversity: A meta-analysis // Journal of Animal Ecology. 2017. V. 87. № 1. P. 162–172.
- Ferlian O., Thakur M. P., Castañeda González A., San Emeterio L. M., Marr S., Da Silva Rocha B., Eisenhauer N. Soil chemistry turned upside down: a meta-analysis of invasive earthworm effects on soil chemical properties // Ecology. 2020. V. 101. № 3. P. e02936.
- Golovanova E. V., Kniazev S. Y., Karaban K., Babiy K. A., Shekhovtsov S. V. First short-term study of the relationship between native and invasive earthworms in the zone of soil freezing in Western Siberia — Experiments in Mesocosms // Diversity. 2023. V. 15. № 2. P. 248.
- Golovanova E. V., Kniazev S. Y., Babiy K. A., Tsvirko E. I., Karaban K., Solomatina D. V. Dispersal of earthworms from the Rudny Altai (Kazakhstan) into Western Siberia // Ecologica Montenegrina. 2021. V. 45. P. 48–61.
- Graff O. Investigations in soil zoology with special reference to the terricole Oligochaeta // Zeitschrift für Pflanzenernährung, Düngung, 1953. V. 61. P. 72–77.
- Grant W. C. Studies on Moisture Relationships in Earthworms // Ecology. 1955. V. 36. № 3. 400 p.
- Hendrix P. F., Callahan M. A., Drake J. M., Huang C.-Y., James S. W., Snyder B. A., Zhang W. Pandora's Box Contained Bait: The Global Problem of Introduced Earthworms // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2008. V. 39. № 1. P. 593–613.
- Klok C., Faber J., Heijmans G., Bodt J., Van Der Hout A. Influence of clay content and acidity of soil on development of the earthworm *Lumbricus rubellus* and its population level consequences // Biology and Fertility of Soils. 2007. V. 43. № 5. P. 549–556.
- Lavelle Ch. Burrowing activity of *Aporrectodea rosea* // Pedobiologia. 1998. V. 42. № 2. P. 97–101.
- Lavelle P., Spain A., Blouin M., Brown G., Decaëns T., Grimaldi M., Jiménez J. J., McKey D., Mathieu J., Velasquez E., Zangerlé A. Ecosystem Engineers in a Self-organized Soil: A Review of Concepts and Future Research Questions // Soil Science. 2016. V. 181. № 3/4. P. 91–109.
- Ljungström P., de Orellana J. A., Priano L. J. J. Influence of some edaphic factors on earthworm distribution in Santa Fe Province, Argentina // Pedobiologia. 1973. V. 13. P. 236–247.
- Malyutina Y., Wilson G. W. T., Duell E. B., Loss S. R. Effects of native and non-native earthworms on grassland plant communities and abundance of associated arbuscular mycorrhizal fungi // Biological Invasions. 2023 V. 25. № 2. P. 455–470.
- Mathieu J., Reynolds J. W., Fragoso C., Hadly E. Multiple invasion routes have led to the pervasive introduction of earthworms in North America // Nature Ecology and Evolution. 2024. V. 8. № 3. P. 489–499.
- Migge-Kleian S., McLean M. A., Maerz J. C., Heneghan L. The influence of invasive earthworms on indigenous fauna in ecosystems previously uninhabited by earthworms // Biological Invasions. 2006. V. 8. № 6. P. 1275–1285.
- Ransom T. S. Local distribution of native and invasive earthworms and effects on a native salamander // Population Ecology. 2017. V. 59. № 2. P. 189–204.
- Roots B. I. The Water Relations of Earthworms. II. Resistance to desiccation and immersion, and behaviour when submerged and when allowed a choice of environment // Journal of Experimental Biology. 1956. V. 33. № 1. P. 29–44.
- Satchell J. E. Some aspects of earthworm ecology // Soil Zoology. 1955. P. 180–201.
- Shekhovtsov S. V., Derzhinsky Ye. A., Poluboyarova T. V., Golovanova E. V., Ershov N. I., Berman D. I., Bulakhova N. A., Szederjesi T., Peltek S. E. Phylogeography and genetic lineages of *Aporrectodea rosea* (Lumbricidae, Annelida) // European Journal of Soil Biology. 2020. V. 99. P. 103191.
- Shekhovtsov S. V., Golovanova E. V., Peltek S. E. Different dispersal histories of lineages of the earthworm *Aporrectodea caliginosa* (Lumbricidae, Annelida) in the Palearctic // Biological Invasions. 2016. V. 18. P. 751–761.
- Shekhovtsov S. V., Golovanova E. V., Peltek S. E. Genetic diversity of the earthworm *Octolasion tyrtaeum* (Lumbricidae, Annelida) // Pedobiologia. 2014. V. 57. P. 245–250.
- Shelford V. E. Animal Communities in Temperate America as Illustrated in the Chicago region // Geographic Society of Chicago. Bull. № 5. 1913. 362 p.
- Winsome T., Epstein L., Hendrix P. F., Horwath W. R. Competitive interactions between native and exotic earthworm species as influenced by habitat quality in a California grassland // Applied Soil Ecology. 2006. V. 32. № 1. P. 38–53.

Distribution and Numbers of European Earthworm Species in Irtysh Region Forests

E. V. Golovanova^{1, 2, *}, R. R. Romanchuk^{1, 2}, V. E. Shcherbakov^{1, 2}, S. Yu. Knyazev¹, K. A. Babiy¹

¹Omsk State Pedagogical University,
Naberezhnaya Tukhachevskogo st. 14, Omsk, 644099 Russian Federation

²Omsk State University,
Mira ave. 55a, Omsk, 644089 Russian Federation

*E-mail: nilseb@omgpu.ru

In the forests of Siberia since the 80s of the last century, the spread of invasive species of earthworms of predominantly European origin was noted. The introduction of new species of lumbricids, which are “ecosystem engineers,” can lead to changes in forest communities and their ecosystem functions (climate regulating, water and soil protective, sanitary and hygienic, recreational). The purpose of this research is studying the distribution, association and tolerance of allochthonous species of earthworms of European origin in the forests of the Irtysh region. Main hypothesis: the occurrence of invasive species is determined by the range of tolerance to edaphic factors (content of organic substances, pH values, electrical conductivity, soil moisture and temperature). The studies were carried out during the growing seasons of 2018, 2022 and 2023 in Rudny Altai and in the south of the West Siberian plain. The total length of the study area is more than 1500 km, the number of sample sites is 65. Samples were taken via direct soil excavation. Overall, 306 samples were analysed, 1133 specimens of earthworms of invasive European species were identified. At each installation, soil conditions were measured layer by layer in each sample. To analyse the correlation between the occurrence of earthworms and their tolerance to edaphic factors, the range of data for each factor and the percentage areas in which each species was found were taken into account. In the Irtysh region, 6 invasive species were identified (*Eisenia fetida*, *Aporrectodea handlirschi*, *Lumbricus rubellus*, *Octolasion lacteum*, *Dendrobaena octaedra*, *Eiseniella tetraedra*) with the greatest extent (1450 km) and frequency of occurrence (43% of samples) belonging to *Eisenia fetida* – a species with a wide range of tolerance (85–100% of the range of the studied factors at the sites) to humidity, density, pH value and organic matter content. Factors limiting the distribution of the species in southern Siberia were not discovered. The least common (75 km) and rare (found in 2% of the sample) was *Eiseniella tetraedra*, a species with a narrow range of tolerance (5–22%) to all edaphic factors. The occurrence of invasive species correlates significantly with the range of their tolerance to soil organic matter content ($r = 0.89$) and soil density ($r = 0.77$). The ranges of tolerance to all invasive species according to experimental edaphic factors intersect with those of the native species, *Eisenia nordenskioldi*.

Keywords: invasions, Lumbricidae, temperate forests, Western Siberia, pH, humidity, temperature, electric conductivity, soil density, humus.

Acknowledgement: The work has been carried out with the support from the RSF № 22-14-20034.

REFERENCES

- Atlas Omskoi oblasti* (Atlas of the Omsk region), Moscow: Federal'naya sluzhba geodezii i kartografii Rossii, 1999, 58 p.
- Bagheri M., Azimi M., Khoshnamvand H., Abdoli A., Ahmadvadeh F., The threat of a non-native oligochaete species in Iran's freshwater: Assessment of the diversity and origin of *Eiseniella tetraedra* (Savigny, 1826) and its response to climate change, *Biology Open*, 2023, Vol. 12, bio060180.
- Bazri K., Ouahrani G., Gheribi-Oulmi Z., Prigo D., Diaz Cosin D. J., Soil factors and earthworms in Eastern Algeria, *Sciences and Technologie. C, Biotechnologies*, 2013, Vol. 37, pp. 22–31.
- Briones M. J. I., The Serendipitous Value of Soil Fauna in Ecosystem Functioning: The Unexplained Explained, *Frontiers in Environmental Science*, 2018, No. 6, pp. 149.
- Buckerfield J. C., Earthworm populations in dryland cropping soils under conservation-tillage in south Australia, *Soil Biology and Biochemistry*, 1992, Vol. 24, No. 12, pp. 1667–1672.
- Chernaya kniga flory Sibiri* (Black list of flora of Siberia), Novosibirsk: Geo, 2016, 439 p.
- Das M. R., Nimbalkar A. C., Pisa S. S., Ecosystem Services of the Eco-Engineers: The Earthworms, *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 2018, No. 7, pp. 1065–1086.
- Daugbjerg P., Temperature and moisture preference of three earthworm species (Oligochaeta, Lumbricidae), *Pedobiologia*, 1988, Vol. 32, pp. 57–64.
- De Sosa I., Marchán D. F., Novo M., Almodóvar A., Díaz Cosin D. J., Bless this phylogeographic mess – Comparative study of *Eiseniella tetraedra* (Annelida, Oligochaeta)

- between an Atlantic area and a continental Mediterranean area in Spain, *European Journal of Soil Biology*, 2017, Vol. 78, pp. 50–56.
- Demetrio W., Brown G., Pupin B., Novo R., Dudas R., Baretta D., Römbke J., Bartz M., Borma L., Are exotic earthworms threatening soil biodiversity in the Brazilian Atlantic Forest?, *Applied Soil Ecology*, 2023, Vol. 182, p. 104693.
- Edwards C. A., Arancon N. Q. The Influence of Environmental Factors on Earthworms, In: *Biology and Ecology of Earthworms*, Springer US, 2022b, pp. 191–232.
- Edwards C. A., Arancon N. Q., Earthworms, Soil Structure, Fertility, and Productivity, In: *Biology and Ecology of Earthworms*, New York, NY: Springer, 2022a, pp. 303–334.
- Falco L., Sandler R., Momo F., Di Ciocco C., Saravia L., Coviella C., Earthworm assemblages in different intensity of agricultural uses and their relation to edaphic variables, *PeerJ*, 2015, Vol. 3, p. e979.
- Ferlian O., Eisenhauer N., Aguirrebengoa M., Camara M., Ramirez-Rojas I., Santos F., Tanalgo K., Thakur M. P., Invasive earthworms erode soil biodiversity: A meta-analysis, *Journal of Animal Ecology*, 2017, Vol. 87, No. 1, pp. 162–172.
- Ferlian O., Thakur M. P., Castañeda González A., San Emeterio L. M., Marr S., Da Silva Rocha B., Eisenhauer N., Soil chemistry turned upside down: a meta-analysis of invasive earthworm effects on soil chemical properties, *Ecology*, 2020, Vol. 101, No. 3, p. e02936.
- Gilyarov M. S., *Metody pochvenno-zoologicheskikh issledovaniy* (Methods of soil-zoological research), Moscow: Nauka, 1975, 304 p.
- Golovanova E. V., Dozhdevye chervi Omskoi oblasti (Earthworms of the Omsk region), *Fundamental'nye i prikladnye aspekty sovremennoi biologii* (Fundamental and applied aspects of modern biology), Tomsk, Proc. of First All-Russian Young Scientists Conf., dedicated 125th anniversary of biol. research in Tomsk State university, Tomsk: TGU, Vol. 275, pp. 257–259.
- Golovanova E. V., Dozhdevye chervi-vselentsy v Zapadnoi Sibiri (Invading earthworms in Western Siberia), *Ekologiya i evolyutsiya: novye gorizonty* (Ecology and evolution: new horizons), Ekaterinburg, Proc. of the International symposium dedicated to 100th anniversary of academician S. S. Schwartz, Ekaterinburg: Gumanitarnyi universitet, pp. 494–495.
- Golovanova E. V., Kniazev S. Y., Babiy K. A., Tsvirko E. I., Karaban K., Solomatin D. V., Dispersal of earthworms from the Rudny Altai (Kazakhstan) into Western Siberia, *Ecologica Montenegrina*, 2021, Vol. 45, pp. 48–61.
- Golovanova E. V., Kniazev S. Y., Karaban K., Babiy K. A., Shekhovtsov S. V., First short-term study of the relationship between native and invasive earthworms in the zone of soil freezing in Western Siberia — Experiments in Mesocosms, *Diversity*, 2023, Vol. 15, No. 2, p. 248.
- Golovanova E. V., Knyazev S. Y., Babii K. A., Tsvirko E. I., Rasprostranenie chuzherodnogo vida dozhdevykh chervei *Aporrectodea caliginosa* v estestvennykh mestoobitaniyakh Omskoi oblasti (Distribution of the alien species of earthworms *Aporrectodea caliginosa* in natural habitats of the Omsk region), *Poznanie i deyatelnost': ot proshlogo k nastoyashchemu* (Cognition and activity: from the past to the present), Omsk, Proc. of Second All-Russian interdisciplinary scientific Conf., Omsk, pp. 299–302.
- Golovanova E. V., Nakonechnyi N. V., Dozhdevye chervi krotovykh khodov okrestnostei goroda Tobol'ska (Earthworms of mole tunnels in the outskirts of the city of Tobolsk), *Tobol'sk nauchnyi-2010* (Scientific Tobolsk-2010), Tobolsk, Proc. of All-Russian sci. and pract. Conf., Tobolsk: Poligrafist, pp. 11–12.
- Graff O., Investigations in soil zoology with special reference to the terricole Oligochaeta, *Zeitschrift für Pflanzenernährung, Düngung*, 1953, Vol. 61, pp. 72–77.
- Grant W. C., Studies on Moisture Relationships in Earthworms, *Ecology*, 1955, Vol. 36, No. 3, 400 p.
- Hendrix P. F., Callaham M. A., Drake J. M., Huang C.-Y., James S. W., Snyder B. A., Zhang W., Pandora's Box Contained Bait: The Global Problem of Introduced Earthworms, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2008, Vol. 39, No. 1, pp. 593–613.
- Kapkhodzhaev M. K., Kotin M. I., Sokolov A. A., Pochvy Semipalatinskoi oblasti (Soils of the Semipalatinsk region), In: *Pochvy Kazakhskoi SSR* (Soils of Caucasian SSR), Alma-Ata, 1968, Vol. 10, 252 p.
- Klok C., Faber J., Heijmans G., Bodt J., Van Der Hout A., Influence of clay content and acidity of soil on development of the earthworm *Lumbricus rubellus* and its population level consequences, *Biology and Fertility of Soils*, 2007, Vol. 43, No. 5, pp. 549–556.
- Kniazev S. Y., Kislyi A. A., Bogomolova I. N., Golovanova E. V., Territorial heterogeneity of the earthworm population (Opisthopora, Lumbricidae) of Omsk oblast and environmental factors: a quantitative assessment of the relationship, *Contemporary Problems of Ecology*, 2022, Vol. 15, No. 5, pp. 484–493.
- Lavelle Ch., Burrowing activity of *Aporrectodea rosea*, *Pedobiologia*, 1998, Vol. 42, No. 2, pp. 97–101.
- Lavelle P., Spain A., Blouin M., Brown G., Decaëns T., Grimaldi M., Jiménez J. J., McKey D., Mathieu J., Velasquez E., Zangerlé A., Ecosystem Engineers in a Self-organized Soil: A Review of Concepts and Future Research Questions, *Soil Science*, 2016, Vol. 181, No. ¾, pp. 91–109.
- Lavrenko N. N., *Geografiya rastitel'nogo pokrova Srednego Priirtysh'ya (v predelakh Omskoi oblasti). Diss. kand. geogr. nauk* (Geography of vegetation cover of the Middle Irtysh region (within the Omsk region). Cand. geogr. sci. thesis), 1972, 25 p.
- Ljungström P., de Orellana J. A., Priano L. J. J., Influence of some edaphic factors on earthworm distribution in Santa Fe Province, Argentina, *Pedobiologia*, 1973, Vol. 13, pp. 236–247.
- Malyutina Y., Wilson G. W. T., Duell E. B., Loss S. R., Effects of native and non-native earthworms on grassland plant communities and abundance of associated

- arbuscular mycorrhizal fungi, *Biological Invasions*, 2023, Vol. 25, No. 2, pp. 455–470.
- Mathieu J., Reynolds J. W., Fragoso C., Hadly E., Multiple invasion routes have led to the pervasive introduction of earthworms in North America, *Nature Ecology and Evolution*, 2024, Vol. 8, No. 3, pp. 489–499.
- Mezhzherin S. V., Garbar A. V., Vlasenko R. P., Onishchuk I. P., Kotsyuba I. Y., Zhalai E. I., *Evolutsionnyi paradoks partenogeneticheskikh dozhdevykh chervei* (The evolutionary paradox of parthenogenetic earthworms), Kiev: Naukova dumka, 2018, 232 p.
- Migge-Kleian S., McLean M. A., Maerz J. C., Heneghan L., The influence of invasive earthworms on indigenous fauna in ecosystems previously uninhabited by earthworms, *Biological Invasions*, 2006, Vol. 8, No. 6, pp. 1275–1285.
- Perel' T. S., Osobennosti fauny dozhdevykh chervei (Oligochaeta, Lumbricidae) v Atlanticheskikh refugiumakh nemoral'noi rastitel'nosti (Features of the fauna of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in the Atlantic refugia of nemoral vegetation), *Doklady Akademii nauk SSSR*, 1985, Vol. 283, No. 3, pp. 752–755.
- Perel' T. S., *Rasprostranenie i zakonomernosti raspredeleniya dozhdevykh chervei fauny SSSR* (Range and regularities in the distribution of earthworms of the USSR fauna), Moscow: Nauka, 1979, 275 p.
- Prokop'ev E. P., *Rastitel'nyi pokrov poimyy Irtysa* (Vegetation cover of the Irtys floodplain), Tomsk: TGU, 2012, 562 p.
- Ransom T. S., Local distribution of native and invasive earthworms and effects on a native salamander, *Population Ecology*, 2017, Vol. 59, No. 2, pp. 189–204.
- Roots B. I., The Water Relations of Earthworms. II. Resistance to desiccation and immersion, and behaviour when submerged and when allowed a choice of environment, *Journal of Experimental Biology*, 1956, Vol. 33, No. 1, pp. 29–44.
- Satchell J. E., Some aspects of earthworm ecology, *Soil Zoology*, 1955, pp. 180–201.
- Shekhovtsov S. V., Derzhinsky Ye. A., Poluboyarova T. V., Golovanova E. V., Ershov N. I., Berman D. I., Bulakhova N. A., Szederjesi T., Peltek S. E., Phylogeography and genetic lineages of *Aporrectodea rosea* (Lumbricidae, Annelida), *European Journal of Soil Biology*, 2020, Vol. 99, p. 103191.
- Shekhovtsov S. V., *Geneticheskaya izmenchivost' dozhdevykh chervei Rossii i ee otrazhenie v morfologii, filogenii i filogeografii*. Diss. dokt. biol. nauk (Genetic variability of earthworms in Russia and its reflection in morphology, phylogeny and phylogeography. Doctor's biol. sci. thesis), Moscow, 2023, 46 p.
- Shekhovtsov S. V., Golovanova E. V., Bazarova N. E., Belova Y. N., Berman D. I., Derzhinskii E. A., Shashkov M. P., Pel'tek S. E., Geneticheskoe raznoobrazie vidov kompleksa *Aporrectodea caliginosa* na territorii Rossii (Genetic diversity of the *Aporrectodea caliginosa* complex in Russia), *Vavilovskii zhurnal genetiki i seleksii*, 2017, Vol. 21, No. 3, pp. 374–379.
- Shekhovtsov S. V., Golovanova E. V., Peltek S. E., Different dispersal histories of lineages of the earthworm *Aporrectodea caliginosa* (Lumbricidae, Annelida) in the Palearctic, *Biological Invasions*, 2016, Vol. 18, pp. 751–761.
- Shekhovtsov S. V., Golovanova E. V., Peltek S. E., Genetic diversity of the earthworm *Octolasion tyrtaeum* (Lumbricidae, Annelida), *Pedobiologia*, 2014, Vol. 57, pp. 245–250.
- Shelford V. E., *Animal Communities in Temperate America as Illustrated in the Chicago region*, Geographic Society of Chicago, 1913, Bull. No. 5, 362 p.
- Stebaev I. V., Volkovintser V. V., Zhivotnoe naselenie pochv severnoi chasti Barabinskoi lesostepi i vodnyi rezhim pochv (Animal population of soils in the northern part of the Barabinsk forest-steppe and soil water regime), *Zoologicheskii zhurnal*, 1964, Vol. 43, No. 10, pp. 1425–1439.
- Striganova B. R., Poryadina N. M., *Zhivotnoe naselenie pochv boreal'nykh lesov Zapadno-Sibirskoi ravniny* (Soil animal population in boreal forests of West-Siberian Plain), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2005, 234 p.
- Vinogradova Y. K., Maiorov S. R., Khorun L. V., *Chernaya kniga flory Srednei Rossii (Chuzherodnye vidy rastenii v ekosistemakh Srednei Rossii)* (Black Book of the Flora of Central Russia (Non-native plant species in the ecosystems of Central Russia)), Moscow: GEOS, 2009, 496 p.
- Vsevolodova-Perel' T. S., *Dozhdevye chervi fauny Rossii: Kadastr i opredelitel'* (Earthworms of Russian fauna: inventory and key), Moscow: Nauka, 1997, 102 p.
- Winsome T., Epstein L., Hendrix P. F., Horwath W. R., Competitive interactions between native and exotic earthworm species as influenced by habitat quality in a California grassland, *Applied Soil Ecology*, 2006, Vol. 32, No. 1, pp. 38–53.

УДК 57.045:574.2

ВЛИЯНИЕ ЛАНДШАФТА И КЛИМАТА НА ЧИСЛЕННОСТЬ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ЮГО-ВОСТОКА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2024 г. М. Н. Ким-Кашменская^{а, *}^а Новосибирский национальный исследовательский государственный университет,
ул. Пирогова, д. 1, Новосибирск, 630090, Россия

* E-mail: m. kim-kashmenskaia@g.nsu.ru

Поступила в редакцию 26.01.2024

После доработки 02.04.2024

Принята к публикации 08.07.2024

Таежные и лесостепные экосистемы Западной Сибири подвергаются значительным климатическим и антропогенным трансформациям. Понимание связи численности дождевых червей, играющих важную роль в лесных сообществах, с условиями среды может быть использовано в мониторинге состояния экосистем. Целью работы являлось выявление связи численности дождевых червей в сообществах лесостепной и таежной зон на юго-востоке Западной Сибири с особенностями ландшафта, климатическими параметрами среды и со сроками сбора материала в течение теплого сезона. В анализ вошли данные о численности дождевых червей из 62 местообитаний. Моделирование проводилось факторным анализом смешанных данных (FAMD). Для выявления связи с численностью дождевых червей рассматривались количественные данные о типах почв и растительности, физико-химических почвенных характеристиках, климатических параметрах и категориальные данные орографического и гидротермического зонирования, геоботанического районирования о типах почв и растительности, сроках сбора материала. Во всех случаях наблюдаемую дисперсию лучше объясняют гидротермическое зонирование территории, климатические и почвенные условия, а полученные закономерности показательнее для численности морфо-экологических групп, а не отдельных видов дождевых червей. Подтверждается предположение, что зависимость от параметров, влияющих на влажность почвы, наблюдается у норной группы червей, в остальных случаях сильная связь отсутствует. Из этого следует, что на юге таежной зоны и в лесостепи на юго-востоке Западной Сибири наблюдаемая численность в сообществах будет в меньшей мере зависеть от месяца сбора материала, чем принято считать для экосистем умеренного пояса.

Ключевые слова: инвазии, ординация сообществ, районирование, факторный анализ смешанных данных, дождевые черви, FAMD, морфо-экологические группы.

DOI: 10.31857/S0024114824040053, EDN: PDKVAG

Дождевые черви играют важную роль в процессе почвообразования и функционирования большинства наземных экосистем в целом, оказывают влияние на структуру почвы, регуляцию ее биологических и физико-химических свойств (Lavelle, Spain, 2001). Связь почвенных животных со средой обитания позволяет использовать их как индикатор определенных почвенных процессов (Гиляров, 1965; Мордкович, 1991), которые могут быть результатом климатических изменений и антропогенных трансформаций ландшафтов. Дождевые черви обладают широкой встречаемостью в большинстве наземных экосистем, где представляют собой самую значительную по биомассе группу животных (Lavelle, Spain, 2001). А в силу своих размерных характеристик и роли в экосистемах являются удобным объектом для биоиндикации

и мониторинга их состояния (Gongalsky et al., 2009; Гераськина, 2016).

Зональное распределение сообществ почвенных животных зависит в первую очередь от гидротермических условий (Lavelle, Spain, 2001; Алфимов и др., 2012; Мещерякова, Берман, 2014; Phillips et al., 2019). К основным факторам, напрямую и опосредованно влияющим на состав сообществ дождевых червей, могут быть отнесены кислотность почвы, характеристики растительного опада, тип растительного сообщества, тип почвы, высота снежного покрова, рельефные особенности (Гиляров, 1965; Edwards, Bohlen, 1996; Joschko et al., 2006; Алфимов и др., 2012; Бессолицына, 2012; Li et al., 2020), а также история развития территории — антропогенный занос видов, история землепользования (Räty, Huhta, 2004;

Crumsey et al., 2014), пирогенная динамика (Гонгальский, 2014). Однако степень влияния разных факторов среды на распределение почвенных животных различается на разных уровнях пространственного разрешения (Покаржевский и др., 2007).

Фауна дождевых червей юго-востока Западной Сибири образована преимущественно широкоареальными видами (Всеволодова-Перель, 1997), что делает ее достаточно удобным модельным объектом для выявления основных принципов формирования сообществ дождевых червей. Так как в разных типах местообитаний на территории Западной Сибири наблюдаются незначительные различия видового состава дождевых червей (Голованова, 2010; Ермолов, 2019; Ермолов, 2020), реакция сообщества на условия среды может проявляться не через изменение видового состава, а через изменение численности видов и морфо-экологических групп, обладающих функциональными особенностями (Перель, 1975; Ганин, 1997; Keudel, Schrader, 1999). Известно, что в степных экосистемах выживание дождевых червей во многом зависит от влажности почвы, тогда как в лесной зоне это условие не столь критично (Бессолицына, 2012). Можно предположить, что на юге таежной зоны и в лесостепи на юго-востоке Западной Сибири показатель влажности, с которым связывают увеличение численности дождевых червей весной и осенью (Edwards, Bohlen, 1996), будет не столь значим, а ведущими параметрами выступают другие условия среды.

К настоящему времени существуют модели распределения как климатических факторов (WorldClim, CHELSA), так и почвенных характеристик (SoilGrid) и растительного покрова (EarthEnv, Copernicus Global Land Cover), их количественное выражение активно используется в моделировании присутствия видов, в том числе и дождевых червей на той или иной территории (Marchán et al., 2016; Geraskina, Shevchenko, 2021), а значит, может быть использовано для оценки связи сообщества в целом с условиями среды.

Это определяет цель настоящей работы — выявление связи численности дождевых червей в сообществах лесостепной и таежной зон на юго-востоке Западной Сибири с особенностями ландшафта, климатическими параметрами среды с учетом возможной изменчивости в течение теплого сезона. Такая постановка цели требует описания ландшафтов с учетом зональных особенностей на основании как количественных (ландшафтные особенности и климатические параметры), так и категориальных данных (картографические данные о зонировании территории, принятые на основании разных характеристик среды), оценки связи численности с характеристиками среды и со сроками сбора материала в течение теплого сезона.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Сбор данных о численности дождевых червей. Материал собирался на юго-востоке Западной Сибири,

в границах Новосибирской, Кемеровской областей, Алтайского края и Республики Алтай с 2016 по 2021 гг.

Для определения численности дождевых червей использовался метод раскопки почвенных проб (Гилларов, 1965) площадью 30×30 см до глубины встречаемости дождевых червей (~40—60 см) с их последующим ручным разбором. Всего было рассмотрено 62 сообщества дождевых червей (в данном случае под сообществом понимается население одного местообитания), отловлено 5310 животных. В каждом местообитании закладывалось 3—10 проб по случайной схеме (Песенко, 1982; Southwood, Henderson, 2000). Между отдельными местообитаниями расстояние составляло не менее 100 м для обеспечения независимости выборок, что соотносится с представлениями о пространственной агрегированности дождевых червей (Valckx et al., 2011). Умерщвление и фиксация проводились с использованием растворов формальдегида по стандартной методике или 96 %-го этилового спирта. Определение видов проводилось по сводке Т. С. Всеволодовой-Перель (1997). В Горной Шории после разбора верхних почвенных слоев также был применен метод выгонки норных дождевых червей с использованием 0.55 %-го раствора формальдегида согласно рекомендации ISO 23611-1 (Römbke et al., 2005). В других местах данный метод не применялся. Принадлежность к морфо-экологической группе приведена согласно работе Т. С. Перель (1975).

Категориальные переменные среды. Категориальные данные были получены с помощью привязки и оцифровки картографического материала (Лапшина, 1960; Рихтер, 1963; Сляднев, 1965; Аветов и др., 2011) в программе QGIS (версия 3. 18). В первую очередь использовались данные природного зонирования, типологизации растительных сообществ, а не конкретные условия среды, которые могли значительно измениться с момента подготовки карты. Переход между природными зонами, граничащими с лесостепной зоной, не в полной мере очевиден (Макунина, 2016), поэтому в настоящей работе принято деление на основании гидротермического зонирования, предложенного в работе А. П. Сляднева (1965). Всего в анализ было вовлечено шесть категориальных переменных, характеризующих каждое местообитание: гидротермическая зона, геоботанический район, типы почвы и растительности, орографическая приуроченность, месяц (май—сентябрь) и год сбора материала (2016—2021 гг.) (рис. 1).

Согласно картографическим данным район исследования располагается в трех зонах: южной лесостепи (пять местообитаний отнесены к Барабинской низменности, семь — к Приобскому плато), северной лесостепи и подтайге (семь — к Приобскому плато, пятнадцать — к предгорьям Салаирского кряжа), таежной зоне (десять — к Северо-Восточному Алтаю, пятнадцать — к Горной Шории, три — к предгорьям Кузнецкого Алатау).

Для южной лесостепи в точках сбора материала были отмечены типы почв: засоленные и солонцеватые, пойменные и маршевые, степные и лесостепные (Аветов и др., 2011). Согласно геоботаническому районированию растительные сообщества можно отнести к районам и типам: Томь-Чулымских суходольных сосново-березовых лесов (мелколиственные леса и кустарники); Барабинской лесостепи (болотные и луговые растительные сообщества); правобережной и левобережной Приобской лесостепи (луга, темнохвойные и сосновые южнотаежные и лесостепные леса) (Лапшина, 1960).

Для северной лесостепи и подтайги были характерны типы почв: тайги и хвойно-широколиственных лесов, широколиственных лесов и лесостепей, степных почв (Аветов и др., 2011). По геоботаническому районированию растительные сообщества относятся к районам и типам: Обь-Иртышскому болотно-лесному (темнохвойные и сосновые южнотаежные и лесостепные леса); лесостепи Кузнецкой котловины (мелколиственные леса и кустарники); черневой тайге Салаира (мелколиственные леса и кустарники, луга); Томь-Чулымским суходольным сосново-березовым лесам (мелколиственные леса и кустарники) (Лапшина, 1960).

В таежной зоне отмечены типы почв: тайги, хвойно-широколиственных лесов, широколиственных лесов и лесостепей (Аветов и др., 2011). Согласно геоботаническому районированию растительные сообщества зоны можно отнести к районам и типам: темнохвойных лесов Кузнецкого Алатау (горные темнохвойные леса, темнохвойные и сосновые

южнотаежные и лесостепные леса); горной лесостепи и таежных лесов низкогорий Северного Алтая (горные темнохвойные леса) (Лапшина, 1960).

Количественные переменные среды. Всего в анализ было вовлечено 36 количественных переменных, характеризующих каждое местообитание. Использовали климатические данные, информацию о растительном покрове поверхности, типах почв и почвенных характеристиках в разрешении 30 угловых секунд из открытых ресурсов (Tuanmu, Jetz, 2014; Fick, Hijmans, 2017; Karger, Zimmermann, 2019; Poggio et al., 2021). Количественное отражение типа почв и растительного покрова (тип покрова поверхности в общем случае) в привлекаемых к анализу моделях распределения условий по поверхности в первом случае отражает вероятность нахождения типа почвы в ячейке (Hengl et al., 2017), во втором — долю покрова поверхности (Buchhorn et al., 2020). Глубина, принятая в анализе для почвенных характеристик (табл. 1), составляет 5—15 см, что соответствует глубине нахождения большей части животных, а также коррелирует со значениями параметров на другой глубине отбора. Привлеченные климатические параметры среды в первую очередь отражали гидротермические условия в точках сбора материала (табл. 1). При этом порог 5 °C, принятый для некоторых из параметров, соответствует нижнему пределу температур для активности дождевых червей (Nordström, Rundgren, 1974). Варьирование рассмотренных количественных климатических и почвенных показателей в районе исследования отражено в табл. 1.

Таблица 1. Общее варьирование показателей почвенных и климатических характеристик в точках сбора материала (по данным моделирования SoilGrid, CHELSA)

Количественный показатель	$\bar{x} \pm s.e$	Min	Max
Свойства почвы:			
Насыпная плотность почвы, г/см ³	1.15 ± 0.00	1.10	1.20
Емкость катионного обмена, ммоль (+) /кг	350.91 ± 5.81	273.85	449.95
Содержание глины, г/кг	253.78 ± 7.30	38.41	341.16
Общий азот, г/кг	4.90 ± 0.18	0.36	6.62
Плотность органического углерода, кг/м ³	34.25 ± 0.8	3.34	40.6
Кислотность	6.0 ± 0.05	5.4	6.8
Содержание песка, г/кг	361.31 ± 8.70	44.46	440.08
Содержание иловых частиц, г/кг	346.45 ± 7.61	38.75	410.19
Содержание органического углерода почвы, г/кг	50.35 ± 1.3	7.49	72.68
Климатические характеристики:			
Количество дней с температурой ниже 0 °C	195.25 ± 0.60	188.57	204.74
Снеговой запас воды, мм	108.50 ± 5.76	57.70	208.80
Гидротермический коэффициент Селянинова для периода с температурами выше 5 °C	2.47 ± 0.13	1.25	4.06
Сумма осадков для периода с температурами выше 5 °C, мм	354.27 ± 16.11	204.29	537.93
Частота перехода температуры через 0 °C	63.68 ± 1.57	50.00	81.78
Сумма накопленных температур для периода с температурами выше 5 °C, °C	1466.45 ± 14.45	1251.51	1639.29



Рис. 1. Блок-схема моделирования на основании категориальных и количественных переменных среды и данных о численности дождевых червей.

Моделирование. Для ординации сообществ использован факторный анализ смешанных данных (FAMD), который позволяет работать с коррелирующими параметрами и категориальными переменными (Kassambara, 2017). Существует два подхода к оценке экосистем в целях их сохранения: рассмотрение сообществ через видовое и популяционное разнообразие и через разнообразие функциональных групп (Walker, 1992, Díaz, 2013). Поэтому для описания средней численности сообществ дождевых червей нами проанализированы отдельно данные для видов и морфо-экологических групп дождевых червей, в каждом случае в совокупности с данными об общей средней численности дождевых червей в сообществе. Для подтверждения предположения применимости картографических данных был рассмотрен вариант с численностью дождевых червей в качестве единственной группы количественных показателей. Подход при формировании отдельных наборов данных, список тематических блоков параметров среды, включенных в наборы данных, показаны в блок-схеме (рис. 1). В работе представлены данные моделирования как в случае с максимальным ее значением, так и с ограниченным набором наиболее значимых категориальных данных.

Расчеты проводились в программной среде R с привлечением пакетов: psych (описательные статистики), corrplot (для оценки корреляции между параметрами среды), raster (для выделения количественных данных среды из открытых источников

по координатам точек сбора материала), FactoMineR и factoextra (для FAMD).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Видовой состав и численность дождевых червей. Рассмотренные сообщества дождевых червей на юго-востоке Западной Сибири составляют восемь видов. В связи с тем, что таксономия дождевых червей семейства Lumbricidae в настоящее время, по мнению ряда авторов, требует ревизии, что в первую очередь касается *Eisenia nordenskioldi* (Eisen, 1879) (Blakemore, 2013; Shekhovtsov et al., 2020), в настоящей работе четыре таксона, предположительно относящиеся к этому видовому комплексу, рассматриваются как самостоятельные — два валидных подвида *E. nordenskioldi nordenskioldi* (Eisen, 1879) и *E. nordenskioldi pallida* Malevič, 1956, *E. sibirica* Perel et Graphodatsky 1984, рассматриваемый некоторыми авторами как форма *E. nordenskioldi nordenskioldi* (Eisen, 1879) (Shekhovtsov et al., 2020), и таксон неопределенного статуса, обозначенный в работе как Lumbricidae sp., требующий в дальнейшем описания. Все эти таксоны по принятым в таксономии морфологическим признакам соответствуют указанному виду, однако статистически значимо отличаются по размерным характеристикам и экологическим особенностям от номинативного подвида, часто встречаясь с ним симпатрически. Кроме указанных таксонов, обнаружены *Aporrectodea rosea* (Savigny, 1826), *A. caliginosa*

(Savigny, 1826), *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826), *Dendrodrilus rubidus* (Eisen, 1874), *Lumbricus rubellus* Hoffmeister, 1843, *Octolasion lacteum* (Örley, 1885). Указанные виды на юго-востоке Западной Сибири образуют четыре морфо-экологические группы: подстилочные (*D. octaedra* и *D. rubidus*), почвенно-подстилочные (*E. sibirica* и *L. rubellus*), собственно-почвенные (*A. rosea*, *A. caliginosa*, *E. nordenskioldi pallida* и *O. lacteum*) и норные черви (*E. nordenskioldi nordenskioldi* и *Lumbricidae* sp.), отнесение которых к данной группе согласуется с наблюдаемым характером нор и местом нахождения по почвенному профилю. Отнесение к морфо-экологической группе может быть не столь однозначно в различных по условиям местообитаниях (Крылова и др., 2011), однако соотносится с выводами других авторов для рассматриваемой территории или сопряженных с ней участков (Бызова, Чадаева, 1965; Берман и др., 2016; Ермолов, 2019; Ермолов, 2020).

В таблицах приведены средние и максимальные показатели численности по сообществам в зависимости от орографической приуроченности и принадлежности к гидротермической зоне (табл. 2) как наиболее вероятно действующих для дождевых червей принципах зонирования. Прослеживается общая тенденция увеличения численности от горных территорий с таежными лесными системами к равнинным лесостепным. Некоторое снижение общей численности в зоне северной лесостепи и подтайги, вероятнее всего, является артефактом сроков сбора материала (так как большая часть сборов в этой зоне была приурочена к середине теплого периода). Это в целом согласуется с представлением, что обилие дождевых червей увеличивается от хвойных к смешанным лесам с преобладанием лиственных пород деревьев с последующим снижением при переходе к остепненным и степным биогеоценозам (Бессолицына, 2012).

Общие результаты моделирования. В результате проведенного моделирования сообществ лишь четыре модели, включавшие климатические параметры, почвенные характеристики и только категориальные параметры, объясняли наблюдаемую дисперсию значений более чем на 80 % (табл. 3). Во все эти модели гидротермическое зонирование вошло как единственная категориальная переменная. Ординация точек сбора материала для этих моделей (рис. 2–3) будет достаточно показательна, так как первыми двумя компонентами (Dim 1 и Dim 2) достаточно хорошо описываются отдельные категории гидротермического зонирования (табл. 4). Во всех рассматриваемых случаях корреляционная связь общей численности дождевых червей с численностью отдельных морфо-экологических групп отражает их соотношение в сообществах, проявляя большую связь с собственно-почвенной группой и меньшую с норной (рис. 2в; 3а; 3в).

Изменения в численности и биомассе дождевых червей для таежной и лесостепной зон может наблюдаться в результате влияния древесной растительности, в частности через формирование горизонта подстилки с разным качеством и количеством листового опада (Enríquez et al., 1993), а также из-за изменения свойств почвы, что неразрывно связано с ее типом и структурой (Edwards, Bohlen, 1996; Бессолицына, 2012). Привлечение количественных данных о почвенных свойствах дало довольно большую долю объясняемой дисперсии, в отличие от типов почв и типов растительного сообщества (табл. 3), что может быть связано с методом количественного выражения этих параметров (см. раздел «Объекты и методика»). Таким образом, в силу мозаичности распределения группировок дождевых червей эти показатели могут не иметь значительной связи с численностью дождевых червей на зональном и региональном уровнях.

Связь численности дождевых червей с гидротермическими условиями. Для модели ординации связи численности отдельных видов с климатическими условиями среды (рис. 2а) первыми двумя компонентами хуже всего описывается численность *A. rosea*, поэтому корреляционные связи вида в дальнейшем обсуждаться не будут. Большая часть климатических параметров и численность видов, которые можно отнести к видовому комплексу *E. nordenskioldi* по морфологическим признакам, лучше всего описываются первой компонентой (Dim 1), тогда как численность остальных видов — второй компонентой (Dim 2) в координатной плоскости Dim1–Dim2 (рис. 2а).

Принимается, что рост и развитие дождевых червей зависит от температуры и влажности почвы (Holmstrup et al., 1991; Eggleton et al., 2009), при этом сроки развития зависят от набранной суммы активных температур (Берман и др., 2002). Учитывая, что на разных стадиях развития устойчивость к воздействию низких температур у дождевых червей различается (Мещерякова, Берман, 2014; Берман, Лейрих, 2017), в условиях промерзания почвы от -12°C до -16°C в зависимости от географического положения (Алфимов, 2005) для некоторых видов важным является достижение наиболее выносливой стадии. Известно, что обитание *O. lacteum* ограничено биотопами с либо не промерзающей зимой почвой, либо достаточно теплым летом. Это обеспечивает прохождение полного жизненного цикла (Берман, Лейрих, 2017) и может объяснять наблюдаемую положительную корреляцию с показателем суммы активных температур, а также отрицательную с продолжительностью зимнего периода и частотой заморозков (рис. 2а), хотя для этого вида нельзя также исключать реализацию выживания и через уход на зиму в более глубокие почвенные слои. Для *D. rubidus* известен быстрый темп созревания и сезонная синхронизация с эндогенной факультативной диапаузой на стадии кокона (Берман и др., 2010). Это позволяет виду выживать, несмотря на невозможность ухода от повреждающего воздействия температур в более глубокие

Таблица 2. Наблюдаемая средняя (экз./м² ± s. e) и максимальная (max экз./м²) численность в сообществах дождевых червей в зависимости от орографической приуроченности и гидротермической зоны

Группирующая категориальная переменная	Число сообществ	Численность	Виды										Общая численность
			A_c	A_r	D_o	D_r	E_n_n	E_n_p	E_s	L_r	O_l	L_sp	
Орографическая единица													
Предгорья Салаирского края	15	Экз./м²±s.e	0.76 ± 0.47	0.63 ± 0.45	8.58 ± 1.74	—	2.27 ± 0.54	0.38 ± 0.38	3.53 ± 0.83	0.13 ± 0.13	40.65 ± 6.36	—	61.23 ± 7.21
		Max экз./м²	33.33	33.33	77.77	—	22.22	33.33	33.33	11.11	244.42	—	277.75
Горная Шория	15	Экз./м²±s.e	—	8.43 ± 2.93	15.52 ± 3.65	0.57 ± 0.33	17.43 ± 2.05	67.04 ± 5.87	16.09 ± 2.75	11.49 ± 3.55	4.21 ± 1.19	—	141.75 ± 8.12
		Max экз./м²	—	88.88	111.1	11.11	66.66	188.87	88.88	122.21	44.44	—	277.75
Предгорья Кузнецкого Алатау	3	Экз./м²±s.e	—	—	1.23 ± 1.23	—	39.5 ± 9.82	38.27 ± 8.09	25.92 ± 9.97	—	18.52 ± 12.56	—	123.44 ± 19.64
		Max экз./м²	—	—	11.11	—	77.77	88.88	88.88	—	99.99	—	222.2
Барабинская низменность	5	Экз./м²±s.e	21.93 ± 9.16	—	1.42 ± 1	2.01 ± 1.13	8.89 ± 4.13	0.41 ± 0.41	146.88 ± 40.03	10.67 ± 5.85	16.87 ± 10.29	—	209.07 ± 36.48
		Max экз./м²	176	—	22.22	22.22	80	11.11	711.04	128	199.98	—	733.26
Приобское плато	14	Экз./м²±s.e	28.17 ± 10.98	14.95 ± 7.55	28.3 ± 7.59	0.53 ± 0.26	10.98 ± 2.37	9.79 ± 2.49	11.64 ± 2.86	13.49 ± 4.05	96.15 ± 20.01	—	233.84 ± 39.3
		Max экз./м²	688.82	577.72	544.39	11.11	133.32	111.1	155.54	211.09	788.81	—	1477.63
Северо-Восточный Алтай	10	Экз./м²±s.e	—	—	—	—	13.58 ± 5.26	245.33 ± 31.16	46.55 ± 10.27	—	—	—	305.45 ± 39.04
		Max экз./м²	—	—	—	—	144	704	288	—	—	—	832
Гидротермическая зона													
Южная лесостепь	12	Экз./м²±s.e	—	2.33 ± 1.33	33.95 ± 10.14	1.05 ± 0.53	7.45 ± 1.98	12.54 ± 3.27	69.7 ± 19.38	19.7 ± 5.62	116.66 ± 26.86	—	304.11 ± 42.18
		Max экз./м²	688.82	66.66	544.39	22.22	80	111.1	711.04	211.09	788.81	—	1477.63
Северная лесостепь и подтайга	22	Экз./м²±s.e	0.7 ± 0.37	9.19 ± 5	8.31 ± 1.38	0.09 ± 0.09	5.77 ± 1.52	0.7 ± 0.39	4.37 ± 1	0.09 ± 0.09	38.4 ± 4.65	—	67.62 ± 7.58
		Max экз./м²	33.33	577.72	77.77	11.11	133.32	33.33	77.77	11.11	244.42	—	622.16
Тайга	28	Экз./м²±s.e	—	4.89 ± 1.75	9.11 ± 2.24	0.33 ± 0.19	18.15 ± 2.35	123.29 ± 13.79	27.03 ± 4.06	6.67 ± 2.13	1.67 ± 1.2	2.44 ± 0.72	194.12 ± 15.79
		Max экз./м²	—	88.88	111.1	11.11	144	704	288	122.21	99.99	44.44	832

Условные обозначения: A_r — *Aporrectodea rosea*, A_c — *A. caliginosa*, D_o — *D. octaedra*, D_r — *D. rubidus*, E_s — *E. sibirica*, E_n_n — *E. nordenskioldi nordenskioldi*, E_n_p — *E. nordenskioldi pallida*, L_r — *L. rubellus*, O_l — *O. lacteum*, L_sp — *Lumbricidae* sp.

Таблица 3. Параметры, для которых была получена ординация сообществ дождевых червей, а также объясняемая доля дисперсии по рассмотренным наборам данных

		Климатические компоненты среды		Типы растительного сообщества		Почвенные характеристики		Тип почв		Отсутствие количественных переменных среды	
		В + О	Ф + О	В + О	Ф + О	В + О	Ф + О	В + О	Ф + О	В + О	Ф + О
I	1	ГТЗ	ГТЗ	ГТЗ	ГТЗ	ГТЗ	ГТЗ	ГТЗ	ГТЗ	ГТЗ	ГТЗ
	2	82. 74	93. 35	66. 29	73. 68	73. 84	83. 57	65. 56	70. 23	79. 19	94. 70
	3	55. 64	68. 04	38. 44	44. 28	42. 93	51. 90	38. 41	42. 26	46. 47	62. 47
II	1	ГТЗ ОР М	ГТЗ ОР М Р	ГТЗ ОР Р П	ГТЗ ОР Р П	ГТЗ ОР М	ГТЗ ОР М	ГТЗ ОР М	ГТЗ ОР М	ГТЗ ОР М	ГТЗ ОР М
	2	74. 74	77. 81	60. 81	65. 06	68. 17	74. 88	65. 04	67. 53	68. 92	75. 72
	3	45. 95	48. 57	34. 12	37. 03	36. 89	42. 25	36. 95	39. 05	9. 37	41. 30
III	1	ГБ ГТЗ М ОР П Р	ГБ ГТЗ М ОР П Р	ГБ ГТЗ М ОР П Р	ГБ ГТЗ М ОР П Р	ГБ ГТЗ М ОР П Р	ГБ ГТЗ М ОР П Р	ГБ ГТЗ М ОР П Р	ГБ ГТЗ М ОР П Р	ГБ ГТЗ М ОР П Р	ГБ ГТЗ М ОР П Р
	2	66. 89	69. 83	59. 13	62. 08	63. 00	66. 89	59. 85	62. 01	61. 95	65. 07

Условные обозначения: I — модель с максимально объясняемой долей дисперсии, II — модель с ограниченным набором параметров, III — модель со всеми категориальными переменными (объясняемая доля дисперсии приведена только для пяти главных компонент); 1 — категориальные переменные среды, вошедшие в модель, 2 — общая объясняемая доля дисперсии по пяти главным компонентам, 3 — доля дисперсии, объясняемая первыми двумя компонентами; ГБ — геоботаническое районирование, ГТЗ — гидротермическое зонирование, М — месяц сбора материала, ОР — орографическое районирование, П — почвенное районирование, Р — тип растительного сообщества; В + О — вариант комбинации численности дождевых червей отдельных видов и общей численности, Ф + О — вариант комбинации численности дождевых червей отдельных морфо-экологических групп и общей численности.

Таблица 4. Вклад отдельных категорий гидротермического зонирования в главные компоненты в ординации, полученной методом FAMD для моделей с объясняемой долей дисперсии выше 80 %

Главная компонента	Категория ГТЗ	Тип модели							
		Климатические компоненты среды				Почвенные характеристики		Отсутствие количественных переменных среды	
		В + О		Ф + О		Ф + О		Ф + О	
		1	2	1	2	1	2	1	2
I	SLP	2.53	0.67	3.1	0.73	0.32	0.05	4.37	0.44
	UL	2.39	0.55	2.14	0.50	4.23	0.49	8.70	0.62
	Tg	6.08	0.98	6.57	0.98	3.54	0.45	0.01	0.00
II	SLP	2.83	0.18	4.13	0.17	12.08	0.81	12.52	0.27
	UL	5.27	0.29	8.67	0.35	0.76	0.04	8.67	0.13
	Tg	0.00	0.00	0.02	0.00	6.53	0.35	26.60	0.80
III	SLP	1.67	0.04	0.33	0.01	0.06	0.00	15.25	0.18
	UL	0.08	0.00	1.71	0.03	8.43	0.33	11.45	0.10
	Tg	0.96	0.02	1.94	0.02	4.64	0.20	1.61	0.03
IV	SLP	2.72	0.04	8.1	0.04	9.21	0.08	1.94	0.01
	UL	7.62	0.09	11.83	0.06	16.9	0.11	24.55	0.09
	Tg	0.12	0.00	0.08	0.00	0.00	0.00	20.79	0.15
V	SLP	0.01	0.00	4.39	0.02	2.15	0.01	29.67	0.10
	UL	0.02	0.00	3.91	0.01	1.01	0.00	21.96	0.05
	Tg	0.00	0.00	0.33	0.00	0.43	0.00	3.21	0.02

Условные обозначения: тип модели и группирующая категориальная переменная обозначены как в табл. 3, SLP — северная лесостепь, подтайга, UL — южная лесостепь, Tg — тайга; 1 — вклад переменной в главную компоненту, 2 — качество описания переменной главной компонентой (cos2).

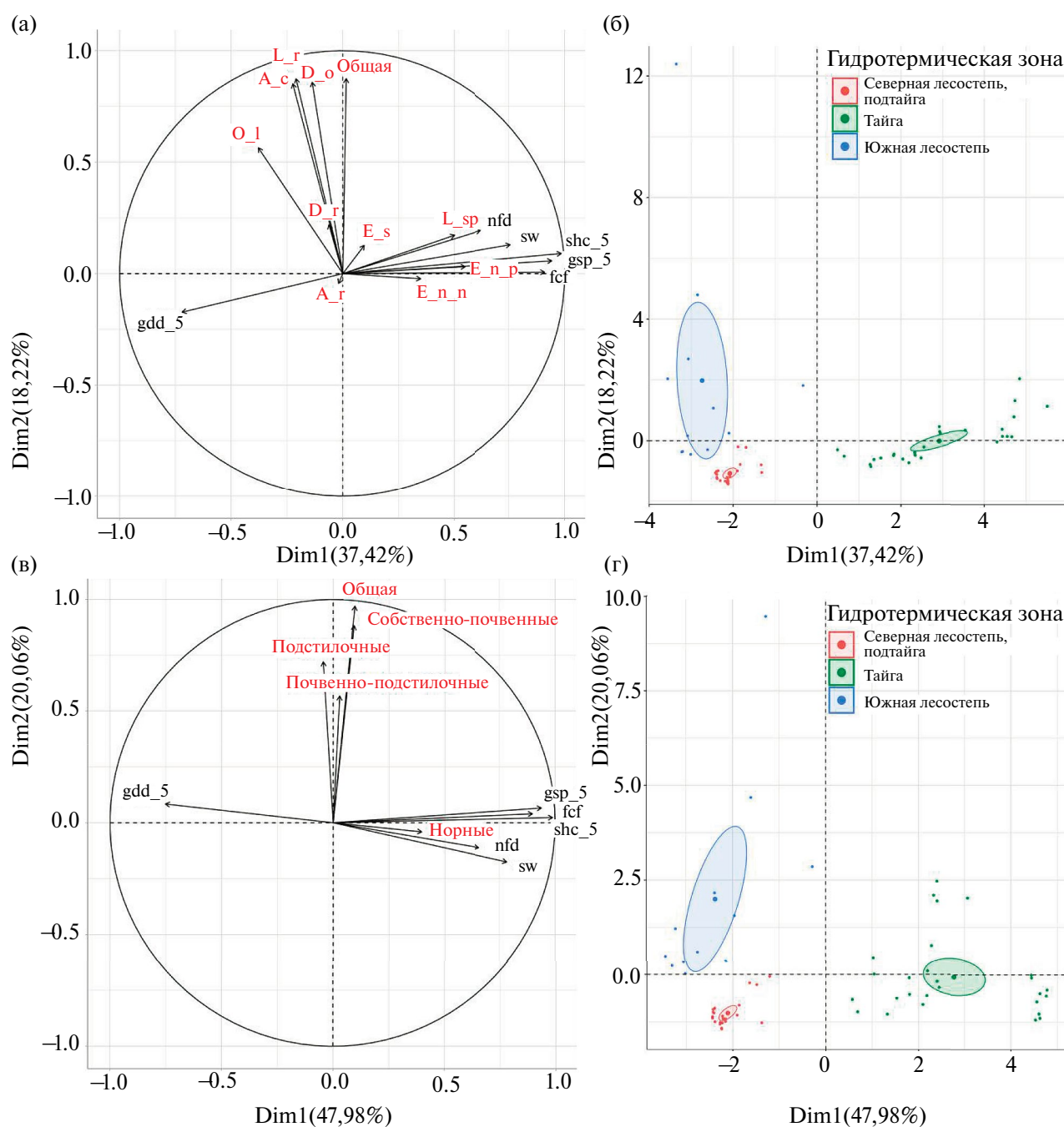


Рис. 2. Корреляционная карта количественных климатических показателей, численности видов дождевых червей (а) и морфо-экологических групп дождевых червей (в), доверительные эллипсы (уровень достоверности 0.95) при соответствующей ординации сообществ на основании деления по гидротермическим зонам (б, г), полученные с помощью FAMD. Условные обозначения: виды дождевых червей как в табл. 2; общая — общая численность дождевых червей в сообществе; nfd — количество дней с температурой ниже 0 °С, sw — снеговой запас воды, shc_5 — гидротермический коэффициент Селянинова для периода с температурами выше 5 °С, gsp_5 — сумма осадков для периода с температурами выше 5 °С, fcf — частота перехода температуры через 0 °С, gdd_5 — сумма накопленных температур для периода с температурами выше 5 °С.

слои, в отличие от *O. lacteum*, что связано с отнесенностью вида к подстилочной группе дождевых червей. Вероятно, поэтому у него на региональном уровне не выявляется значимых корреляционных связей с суммой активных температур (рис. 2а). Мы предполагаем, что отрицательная корреляция между численностью отдельных видов видового комплекса *E. nordenskioldi* и норной группы (рис. 2а, в), представленной двумя из этих видов, и суммой накопленных температур, скорее всего, не связаны напрямую причинно-следственными связями. Норная группа, вероятно, наименьшим образом зависит от температур теплого периода в силу горизонта обитания, однако зависит от влажности. В результате численность увеличивается при смещении в сторону тайги (рис. 2в, г), где сумма температур теплого периода будет закономерно ниже.

Положительная корреляция численности отдельных видов (рис. 2а, в) с количеством снеговой воды и общей суммой осадков за теплый период наблюдалась для некоторых видов дождевых червей, при этом в первую очередь у глубоко обитающих видов видового комплекса *E. nordenskioldi* (рис. 2а), а также у группы норных червей в целом (рис. 2в). Кроме того, некоторая положительная корреляция с количеством снеговой воды прослеживается для *D. octaedra* (рис. 2а). Показатель влажности является ключевым в распространении и изменении численности дождевых червей различных морфо-экологических групп (Curry, 2004; Eggleton et al., 2009). Расположение зоны исследования в таежной и лесостепной зонах отражает довольно большое количество осадков в течение теплого сезона, поэтому закономерно большее влияние этого параметра на численность норных видов. Считается, что от уровня влажности в большей мере зависят подстилочные виды (Eggleton et al., 2009; Crumsey et al., 2014). В условиях достаточного количества осадков в летний период для вида *D. octaedra* важнее оказывается влажность подстилки в условиях неустойчивости гидротермического режима в мае–июне на юго-востоке Западной Сибири (Сляднев, 1965), что обеспечивает таяние снега.

Связь численности дождевых червей с почвенными характеристиками. В модели ординации, описывающей связь почвенных характеристик и морфо-экологических групп дождевых червей, численность дождевых червей в большей мере описывается Dim 2 (исключение составляет группа норных червей). С этой же компонентой в первую очередь связаны такие параметры, как емкость катионного обмена почвы, насыпная плотность, доля глинистых частиц в мелкоземистой фракции. Общий азот, доля илистых частиц, доля частиц песка, содержание органического углерода почвы в мелкоземистой фракции, плотность органического углерода, а также показатель pH сильнее связаны с Dim 1 (рис. 3а).

В результате моделирования наблюдалась значительная отрицательная корреляция по содержанию

углерода для подстилочной группы, в отличие от норной, и положительная корреляция с содержанием азота у всех морфо-экологических групп (рис. 3а). Связь численности дождевых червей с отдельными показателями химического состава почвы, такими как содержание и плотность органического углерода в почве, и содержанием общего азота может быть двухсторонней. С одной стороны, углерод почвы обеспечивает ресурсы, которые поддерживают разнообразие дождевых червей и размеры популяций (Edwards, Bohlen, 1996). При этом деятельность дождевых червей вызывает стабилизацию органического вещества в минеральном горизонте почвы (Angst et al., 2017), что считается ключевым процессом формирования лесных почв, в частности благодаря образованию макроагрегатов (Scheu, Wolters, 1991). При этом роль отдельных морфо-экологических групп может быть неравнозначна из-за разного источника питания (Перель, Соколов, 1964), и если норные черви, в отличие от собственно-почвенной группы, значительно повышают запасы углерода в почве и благодаря питанию листовым опадом, то подстилочные не участвуют в педотурбациях и внесении органических веществ в почвенный слой, а их большая численность не сопряжена с накоплением в почве углерода (Scheu, Wolters, 1991). С другой стороны, известна привлекательность субстрата для почвенных беспозвоночных, включая дождевых червей, при более низком показателе отношения углерода к азоту (C: N) (Enríquez et al., 1993), что влияет на численность и биомассу дождевых червей в сообществах (Гераськина, 2020). Более того, общий азот в почве считается наиболее важным, наряду с кислотностью, условием среды, отвечающим за биоразнообразие дождевых червей в региональном масштабе (Nordström, Rundgren, 1974; Edwards, Bohlen, 1996; Joschko et al., 2006).

Для численности всех морфо-экологических групп наблюдалась отрицательная корреляция с содержанием глины в почвах (рис. 3а). Считается, что дождевые черви предпочитают легкие и среднесуглинистые почвы (Edwards, Bohlen, 1996). Вероятно, для норной группы корреляция не столь выражена, так как содержание глины в почве также связано с водоудерживающей способностью и содействует меньшему вымыванию органического вещества (Curry, 2004; Rätty, Huhta, 2004), что соотносится с ранее обсуждаемыми положениями о связи норной группы с показателями, влияющими на влажность почвы (рис. 2в), и содержанием органического углерода (рис. 3а).

Численность дождевых червей отдельных морфо-экологических групп обладала положительной корреляционной связью с насыпной плотностью почвы (рис. 3а). Несмотря на то что существуют данные о снижении роющей активности дождевых червей при повышении насыпной плотности почвы (Czapowiec et al., 2021) как показателя их жизнеспособности, в нашем исследовании насыпная плотность почвы

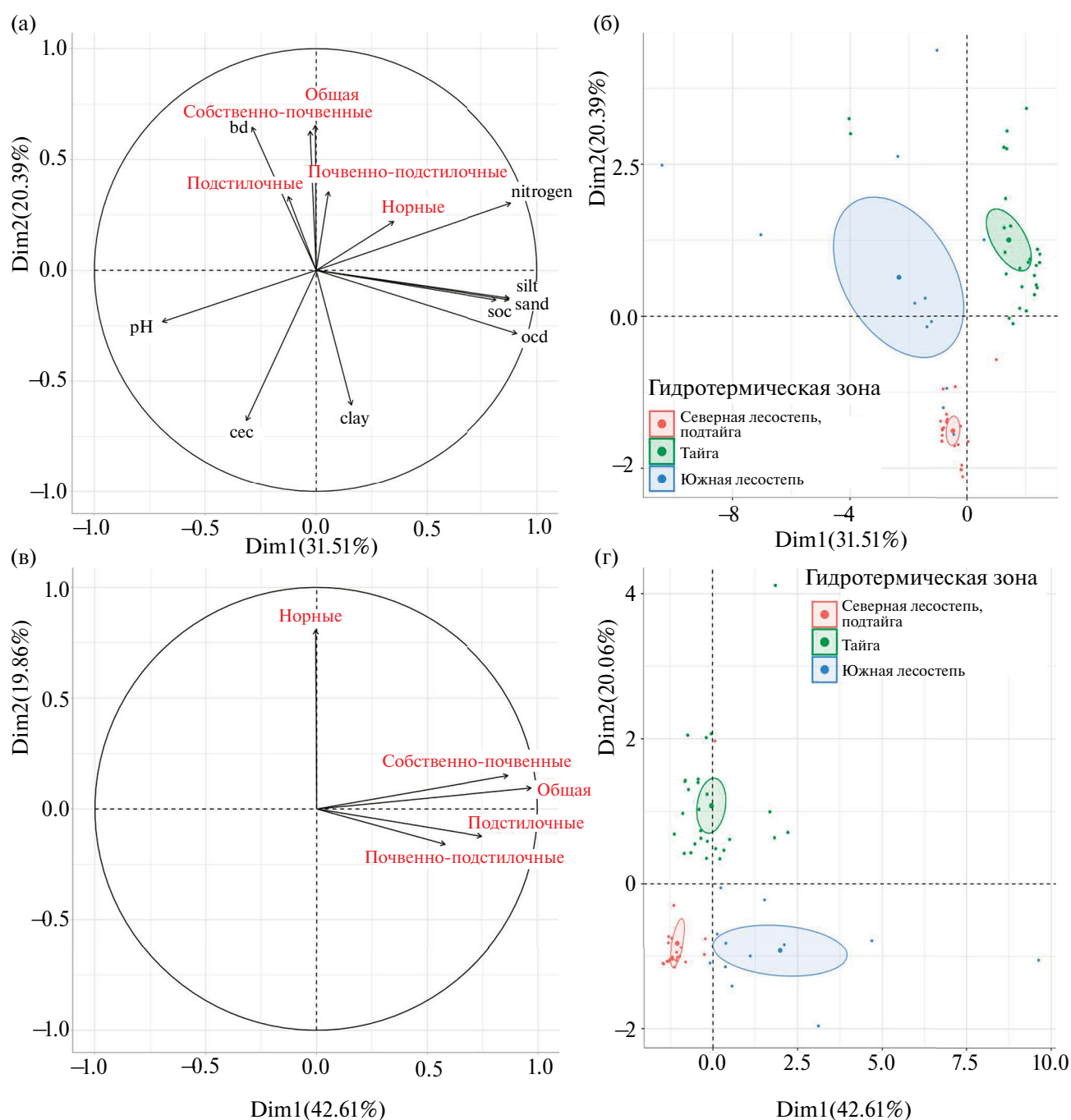


Рис. 3. Корреляционная карта количественных почвенных характеристик и численности морфо-экологических групп дождевых червей (а) и численности морфо-экологических групп без участия количественных факторов среды (в), доверительные эллипсы (уровень достоверности 0.95) при соответствующей ординации сообществ на основании деления по гидротермическим зонам (б, г), полученные с помощью FAMD. Условные обозначения: *bd* — насыпная плотность мелкоземистой фракции, *nitrogen* — общий азот (N), *silt* — доля илистых частиц (≥ 0.002 мм и ≤ 0.05 мм) в мелкоземистой фракции, *sand* — доля частиц песка (>0.05 мм) в мелкоземистой фракции, *soc* — содержание органического углерода почвы в мелкоземистой фракции, *ocd* — плотность органического углерода, *clay* — доля глинистых частиц (< 0.002 мм) в мелкоземистой фракции, *cec* — емкость катионного обмена почвы, *pH* — кислотность почвенной водной вытяжки.

варьировала незначительно (табл. 1), и, следовательно, положительную связь можно рассматривать как некоторое варьирование в пределах оптимальных условий существования. Кроме того, это может отражать влияние червей на данную характеристику. Хотя связь дождевых червей с насыпной плотностью почвы не выявляет статистически подтверждаемых общих закономерностей с разными типами почв у разных видов (Lang, Russell, 2020), локальные исследования показывают изменения характеристик порозности и уплотненности почвы под воздействием роющей деятельности дождевых червей при откладывании копролитов в норах (Pagenkemper et al., 2015).

Для всех групп дождевых червей нами наблюдалась отрицательная корреляция с емкостью катионного обмена почвы, а также с pH почвы для большинства групп (рис. 3а). Только группа собственно-почвенных червей проявила некоторую положительную корреляцию с увеличением pH, а группа подстилочных червей не проявляла связи с этим показателем. Известно положительное влияние копролитов на емкость катионного обмена почвы (Van Groenigen et al., 2019), а также предпочтение дождевыми червями слабокислых почв (Edwards, Bohlen, 1996). Однако положительная связь численности дождевых червей с повышением pH может проявляться до определенного предела (Li et al., 2020), а в нашем случае показатель pH варьировал от 5.4 до 6.8 (табл. 1). Полученные различия реакции дождевых червей разных морфо-экологических групп могут объясняться численным преобладанием *O. lacteum*, являющегося калькофильным (Перель, 1975), в группе собственно-почвенных червей во многих сообществах (табл. 2), а также меньшей реакцией подстилочной группы дождевых червей на кислотность почвы (Duddigan et al., 2021). Емкость катионного обмена связана положительно с pH и содержанием глины (рис. 3а), что, с одной стороны, согласуется с литературными данными (Helling et al., 1964), а с другой — может объяснять наблюдаемую отрицательную корреляцию этого параметра с численностью дождевых червей.

Связь численности с категориальными переменными. Ординация сообществ дождевых червей в отсутствие количественных показателей среды, основанная только на значении численности видов и морфо-экологических форм, позволяет выявить связь численности дождевых червей с категориальными переменными природного районирования, а также рассмотреть вопрос влияния сезонности на результаты учетов (рис. 4). Несмотря на то, что объясняемая доля дисперсии составила только около 76 % (табл. 3), кроме гидротермического зонирования, в модель включены такие параметры, как орографическая приуроченность и месяц сбора материала. Ординацию сообществ в плоскости Dim1–Dim2 по категориальным переменным можно считать показательной, так как большая часть категорий хорошо описывается ими (рис. 4а). Одним из вопросов, рассматриваемых в настоящей работе, является влияние месяца

на численность сообщества дождевых червей. Полученная модель ординации с разбиением сообществ по месяцам сбора материала показывает большой разброс точек, соответствующих сообществам, поэтому нельзя говорить об однозначных изменениях численности. Показательным можно считать пересечение доверительных эллипсов, соответствующих маю, когда из-за повышенной влажности наблюдается пик численности дождевых червей в умеренных широтах (Edwards, Bohlen, 1996), и июлю, середине теплого периода и наиболее сухому месяцу. Можно предположить, что полученная разница между численностью сообществ, связанная с месяцем сбора материала, может отражать связь с другими факторами, влияющими на численность.

Во всех случаях доверительные эллипсы, сформированные на основании гидротермической зональности, не пересекаются, что указывает на значительную разницу по количественным показателям (рис. 2б, г; 3б, г; 4г). Таким образом, несмотря на определенную мозаичность распределения дождевых червей в зависимости от ландшафтных особенностей, можно говорить о связи численности сообществ дождевых червей в первую очередь с гидротермическим зонированием территории. Добавление орографической приуроченности сообщества в анализ, несмотря на снижение доли объясняемой дисперсии, показывает закономерную группировку сообществ (рис. 4б), в том числе отражающую пограничное положение между отдельными орографическими зонами (например, при переходе от Салаира к Приобскому плато).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе была показана связь численности дождевых червей в сообществах лесостепной и таежной зон на юго-востоке Западной Сибири с особенностями ландшафта, климатическими параметрами среды и со сроками сбора материала в течение теплого сезона с мая по сентябрь. Разделение сообществ на основе картографических данных показало возможность их использования для оценки изменчивости численности дождевых червей в сообществах лесостепной и таежной зон. Показано, что в первую очередь численность дождевых червей связана с гидротермической зональностью, и в меньшей — со сроками сбора материала в течение теплого сезона. Различия в численности дождевых червей в сообществах в большей мере объясняются климатическими параметрами среды и почвенными условиями. При этом полученные модели во всех случаях лучше объясняли изменчивость численности морфо-экологических групп дождевых червей, а не конкретных видов. Для всех групп наблюдалась корреляция численности с почвенными характеристиками, а наиболее значимыми можно считать содержание общего азота, плотность органического углерода, емкость катионного обмена, содержание глинистых частиц в почве и насыпную плотность почвы. Значительная корреляция

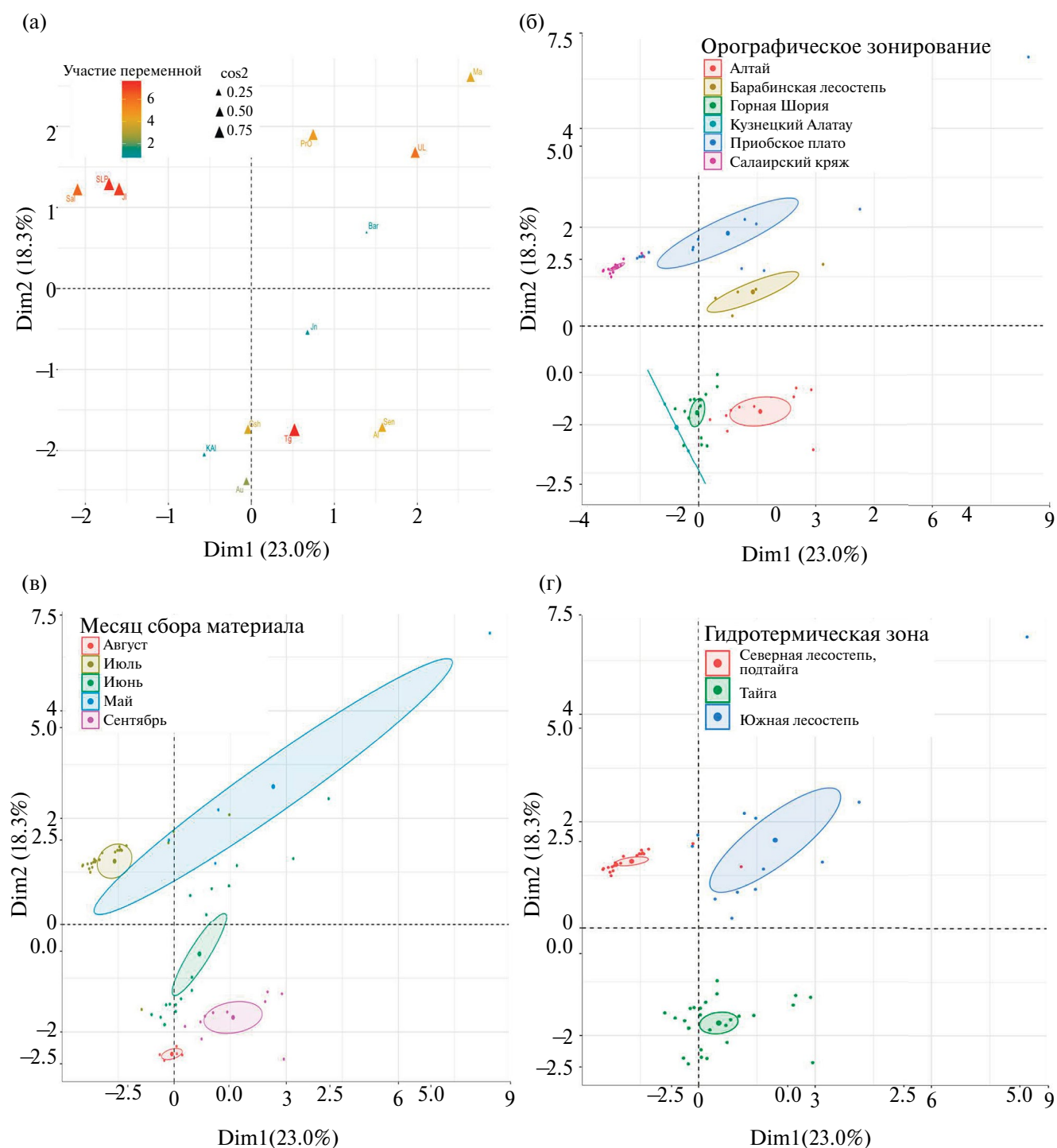


Рис. 4. Ординация сообществ на основании численности морфо-экологических форм дождевых червей (получены с помощью FAMD). Вклад в формирование первых двух главных компонент отдельных категорий качественных признаков, вовлеченных в моделирование, и степень их описания компонентами (а), доверительные эллипсы (уровень достоверности 0.95) при ординации по орографическому зонированию (б), месяцу сбора (в), гидротермическому зонированию (г). Условные обозначения: SLP — северная лесостепь, подтайга, UL — южная лесостепь, Tg — тайга, Bar — Барабинская лесостепь, PrO — Приобское плато, Sal — Салаир, Gsh — Горная Шория, Al — Алтай, Kal — Кузнецкий Алатау, Ma — май, Jn — июнь, Jl — июль, Au — август, Sen — сентябрь.

с климатическими параметрами среды была показана только для норной группы дождевых червей.

Из рассмотренных видов только для видового комплекса *E. nordenskioldi* и *O. lacteum* наблюдались значительные корреляционные связи с рассмотренными климатическими параметрами. От суммы температур теплого и продолжительности зимнего периодов, частоты заморозков в большей мере зависит численность *O. lacteum*, плохо переносящего зимние условия. Климатические параметры, связанные с увлажнением почвы, больше связаны с численностью глубоко обитающих по почвенному профилю червей, принадлежащих видовому комплексу *E. nordenskioldi*.

Полученные результаты подтверждают наше предположение о том, что влажность на юге таежной зоны и в лесостепи на юго-востоке Западной Сибири в меньшей мере ограничивает численность дождевых червей. Связи, заложенные в основу изменения численности морфо-экологических групп дождевых червей в сообществах лесной зоны, могут быть использованы в оценке их функционального вклада в сообщества. Показанная возможность использования данных, отражающих зонирование территории, совместно с данными многолетнего мониторинга изменчивости условий среды может послужить основой для использования картографического подхода в типологизации сообществ дождевых червей в дальнейшем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аветов Н. А., Александровский А. Л., Алябина И. О. и др. Национальный атлас почв Российской Федерации. М.: Астрель, 2011. 632 с.
- Алфимов А. В. Распределение минимальных температур в поверхностном слое почвы под снегом в Северной Евразии // Почвоведение. 2005. № 4. С. 438—445.
- Алфимов А. В., Берман Д. И., Булахова Н. А. Зимние температурные условия в корнеобитаемом слое почв в Сибири и на северо-востоке Азии // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. 2012. № 3. С. 10—18.
- Берман Д. И., Мещерякова Е. Н., Алфимов А. В., Лейрих А. Н. Распространение дождевого червя *Dendrobaena octaedra* (Lumbricidae, Oligochaeta) на севере Голарктики ограничено недостаточной морозостойкостью // Зоологический журнал. 2002. Т. 81. № 10. С. 1210—1221.
- Берман Д. И., Булахова Н. А., Мещерякова Е. Н. Холодоустойчивость и ареал дождевого червя *Eisenia sibirica* (Oligochaeta, Lumbricidae) // Сибирский экологический журнал. 2016. Т. 23. № 1. С. 56—64.
- Берман Д. И., Лейрих А. Н. Холодоустойчивость массовых почвообитающих беспозвоночных животных северо-востока Азии. 2. Холодоустойчивость как адаптация к климату // Зоологический журнал. 2017. Т. 96. № 10. С. 1119—1131.
- Берман Д. И., Мещерякова Е. Н., Лейрих А. Н. Яйцевые коконы дождевого червя *Dendrodrilus rubidus tenuis* (Lumbricidae, Oligochaeta) переносят пребывание в жидком азоте // Доклады Академии наук. 2010. Т. 434. № 6. С. 834—837.
- Бессолицына Е. П. Эколого-географические закономерности распределения дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) в ландшафтах юга Средней Сибири // Экология. 2012. № 1. С. 70—73.
- Бызова Ю. Б., Чадаева З. В. Сравнительная характеристика почвенной фауны различных ассоциаций пихтового леса (Кемеровская область) // Зоологический журнал. 1965. Т. 44. № 3. С. 331—339.
- Всеволодова-Перель Т. С. Дождевые черви фауны России. М.: Наука, 1997. 102 с.
- Ганин Г. Н. Почвенные животные Уссурийского края. Владивосток—Хабаровск: Дальнаука, 1997. 160 с.
- Гераськина А. П. Дождевые черви (Oligochaeta, Lumbricidae) окрестностей пос. Домбай Тебердинского заповедника (Северо-Западный Кавказ, Карачаево-Черкессия) // Труды Зоологического института РАН. 2016. Т. 320. № 4. С. 450—466.
- Гераськина А. П. Влияние дождевых червей разных морфо-экологических групп на аккумуляцию углерода в лесных почвах // Вопросы лесной науки. 2020. Т. 3. № 2. 20 с.
- Гиляров М. С. Зоологический метод диагностики почв. М.: Наука, 1965. 281 с.
- Голованова Е. В. Дождевые черви Омской области // Труды Томского государственного университета. 2010. Т. 275. С. 111—114.
- Гонгальский К. Б. Лесные пожары и почвенная фауна. М: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 169 с.
- Ермолов С. А. Биотопическое распределение дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) в малых речных долинах лесостепного Приобья // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2019. № 2. 18 с.
- Ермолов С. А. Сообщества дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) хвойных и мелколиственных лесов лесостепного Приобья // Вопросы лесной науки. 2020. Т. 3. № 2. 24 с.
- Крылова Л. П., Акулова Л. И., Долгин М. М. Дождевые черви (Oligochaeta, Lumbricidae) таежной зоны Республики Коми. Сыктывкар: Коми государственный педагогический институт, 2011. 104 с.
- Лапшина Е. И. Карта растительности юго-востока Западной Сибири, масштаб 1:1 000 000. 1963. 2 л.
- Гиляров М. С. Учет крупных беспозвоночных (мезофауны) // Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975. С. 12—29.
- Макунина Н. И. Растительность лесостепи Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной области. Новосибирск: Гео, 2016. 180 с.
- Мещерякова Е. Н., Берман Д. И. Устойчивость к отрицательным температурам и географическое

- распространение дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae, Moniligastridae) // Зоологический журнал. 2014. Т. 93. № 1. С. 53–64.
- Мордкович В. Г. Зооиндикация почв и почвенных процессов // Почвоведение. 1991. Т. 8. С. 40–47.
- Перель Т. С. Жизненные формы дождевых червей (Lumbricidae) // Журнал общей биологии. 1975. Т. 36. № 2. С. 189–202.
- Перель Т. С., Соколов Д. Ф. Количественная оценка участия дождевых червей *Lumbricus terrestris* Linne (Lumbricidae, Oligochaeta) в переработке лесного опада // Зоологический журнал. 1964. Т. 43. № 11. С. 1618–1625.
- Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Покаржевский А. Д., Гонгальский К. Б., Зайцев Ф. С., Савин Ф. А. Пространственная экология почвенных животных. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 175 с.
- Рихтер Г. Д. Западная Сибирь. М.: АН СССР, 1963. 488 с.
- Сляднев А. П. Географические основы климатического районирования и опыт их применения на юго-востоке Западно-Сибирской равнины // География Западной Сибири. 1965. Т. 1. С. 3–122.
- Angst Š., Mueller C. W., Cajthaml T. et al. Stabilization of soil organic matter by earthworms is connected with physical protection rather than with chemical changes of organic matter // Geoderma. 2017. V. 289. P. 29–35.
- Blakemore R. Earthworms newly from Mongolia (Oligochaeta, Lumbricidae, *Eisenia*) // ZooKeys. 2013. V. 285. P. 1–21.
- Buchhorn M. et al. Copernicus Global Land Service: Land Cover 100m: collection 3: epoch 2019: Globe. 2020.
- Capowiez Y., Sammartino S., Keller T., Bottinelli N. Decreased burrowing activity of endogeic earthworms and effects on water infiltration in response to an increase in soil bulk density // Pedobiologia. 2021. V. 85–86. P. 150728.
- Crumsey J. M., Le Moine J. M., Vogel C. S., Nadelhoffer K. J. Historical patterns of exotic earthworm distributions inform contemporary associations with soil physical and chemical factors across a northern temperate forest // Soil Biology and Biochemistry. 2014. V. 68. P. 503–514.
- Curry J. P. Factors affecting the abundance of earthworms in soils // Earthworm ecology. CRC Press, Boca Raton, 2004. P. 91–113.
- Díaz S. Ecosystem Function Measurement, Terrestrial Communities // Encyclopedia of Biodiversity, 2nd edn. Waltham, MA: Academic Press, 2013. P. 321–344.
- Duddigan S., Fraser T., Green I. et al. Plant, soil and faunal responses to a contrived pH gradient // Plant and Soil. 2021. V. 462. № 1. P. 505–524.
- Edwards C. A., Bohlen P. J. Biology and Ecology of Earthworms. Chapman and Hall, London, 1996. 426 p.
- Eggleton P., Inward K., Smith J. et al. A six year study of earthworm (Lumbricidae) populations in pasture woodland in southern England shows their responses to soil temperature and soil moisture // Soil Biology and Biochemistry. 2009. V. 41. № 9. P. 1857–1865.
- Enríquez S., Duarte C. M., Sand-Jensen K. Patterns in decomposition rates among photosynthetic organisms: the importance of detritus C: N: P content // Oecologia. 1993. V. 94. № 4. P. 457–471.
- Fick S. E., Hijmans R. J. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas // International Journal of Climatology. 2017. V. 37. № 12. P. 4302–4315.
- Geraskina A., Shevchenko N. Distribution of epi-endogeic and endogeic earthworm species (Oligochaeta: Lumbricidae) in the forest belt of the Northwest Caucasus // Zootaxa. 2021. V. 4975. № 3. P. 561–573.
- Gongalsky K. B., Belorustseva S. A., Kuznetsova D. M. et al. Spatial avoidance of patches of polluted chernozem soils by soil invertebrates // Insect Science. 2009. V. 16. № 1. P. 99–105.
- Helling C. S., Chesters G., Corey R. B. Contribution of Organic Matter and Clay to Soil Cation-Exchange Capacity as Affected by the pH of the Saturating Solution // Soil Science Soc of Amer J. 1964. V. 28. № 4. P. 517–520.
- Hengl T., Mendes de Jesus J., Heuvelink G. B. et al. SoilGrids 250 m: Global gridded soil information based on machine learning // PLoS One. 2017. V. 12. № 2. P. e0169748.
- Holmstrup M., Østergaard I. K., Nielsen A., Hansen B. T. The relationship between temperature and cocoon incubation time for some lumbricid earthworm species // Pedobiologia. 1991. V. 35. № 3. P. 179–184.
- Joschko M., Fox C. A., Lentzsch P. et al. Spatial analysis of earthworm biodiversity at the regional scale // Agriculture, Ecosystems and Environment. 2006. V. 112. № 4. P. 367–380.
- Karger D. N., Zimmermann N. E. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. CHELSA V1. 2: Technical specification // Swiss Federal Research Institute WSL, Switzerland. 2019.
- Kassambara A. Practical guide to principal component methods in R: PCA, M (CA), FAMD, MFA, HCPC, factoextra. Sthda, 2017. 170 p.
- Keudel M., Schrader S. Axial and radial pressure exerted by earthworms of different ecological groups // Biology and Fertility of Soils. 1999. V. 29. № 3. P. 262–269.
- Lang B., Russell D. J. Effects of earthworms on bulk density: A meta-analysis // European Journal of Soil Science. 2020. V. 71. № 1. P. 80–83.
- Lavelle P., Spain A. V. Soil Ecology. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 2001. 654 p.
- Li J., Zhang Z., Wang H., Wang S., Chen Q. et al. Urban land-use impacts on composition and spatiotemporal variations in abundance and biomass of earthworm

- community // *Journal of Forestry Research*. 2020. V. 31. № 1. P. 325–331.
- Marchán D. F., Refoyo P., Fernández R. et al.* Macroecological inferences on soil fauna through comparative niche modeling: The case of Hormogastridae (Annelida, Oligochaeta) // *European Journal of Soil Biology*. 2016. V. 75. P. 115–122.
- Nordström S., Rundgren S.* Environmental factors and lumbricid associations in southern Sweden // *Pedobiologia*. 1974. V. 14. P. 1–27.
- Pagenkemper S. K., Athmann M., Uteau D. et al.* The effect of earthworm activity on soil bioporosity — Investigated with X-ray computed tomography and endoscopy // *Soil and Tillage Research*. 2015. V. 146. P. 79–88.
- Phillips H., Beaumelle L., Tyndall K. et al.* The effects of global change on soil faunal communities: a meta-analytic approach // *Research Ideas and Outcomes*. 2019. V. 5. P. e36427.
- Poggio L. et al.* SoilGrids 2.0: producing soil information for the globe with quantified spatial uncertainty // *SOIL*. 2021. V. 7. № 1. P. 217–240.
- Räty M., Huhta V.* Earthworm communities in birch stands with different origin in central Finland // *Pedobiologia*. 2004. V. 48. № 3. P. 283–291.
- Römbke J., Jänsch S., Didden W.* The use of earthworms in ecological soil classification and assessment concepts // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2005. V. 62. № 2. P. 249–265.
- Scheu S., Wolters V.* Influence of fragmentation and bioturbation on the decomposition of ¹⁴C-labelled beech leaf litter // *Soil Biology and Biochemistry*. 1991. V. 23. № 11. P. 1029–1034.
- Shekhovtsov S. V., Shipova A. A., Poluboyarova T. V. et al.* Species delimitation of the *Eisenia nordenskiöldi* complex (Oligochaeta, Lumbricidae) using transcriptomic data // *Frontiers in Genetics*. 2020. V. 11. P. 598196.
- Southwood T. R. E., Henderson P. A.* Ecological methods, 3 Eds. Blackwell Science, 2000. 593 p.
- Tuanmu M., Jetz W.* A global 1-km consensus land-cover product for biodiversity and ecosystem modeling // *Global Ecology and Biogeography*. 2014. V. 23. № 9. P. 1031–1045.
- Valckx J., Govers G., Hermy M., Muys B.* Optimizing Earthworm Sampling in Ecosystems // *Biology of Earthworms*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2011. P. 19–38.
- Van Groenigen J. W., Van Groenigen K. J., Koopmans G. F. et al.* How fertile are earthworm casts? A meta-analysis // *Geoderma*. 2019. V. 338. P. 525–535.
- Walker B. H.* Biodiversity and Ecological Redundancy // *Conservation Biology*. 1992. V. 6. № 1. P. 18–23.

The Impact of Landscape and Climate Features on Earthworm Numbers in Forest Ecosystems of the Southeast of Western Siberia

M. N. Kim-Kashmenskaya^{1, *}

¹ Novosibirsk State University,
Pirogova st. 1, Novosibirsk, 630090, Russian Federation
* E-mail: m. kim-kashmenskaia@gsu.ru

The taiga and forest-steppe ecosystems of Western Siberia are subject to significant climatic and anthropogenic transformations. Understanding the relationship between the number of earthworms, which play an important role in forest communities, and environmental conditions can be used in monitoring the state of ecosystems. The goal of the work was to identify the relationship between the numbers of earthworms in communities of the forest-steppe and taiga zones in the southeast of Western Siberia and the landscape features, climatic parameters of the environment, as well as the timing of material collection during the warm season. The analysis included data on earthworm abundance from 62 habitats. Modeling was conducted by factor analysis of mixed data (FAMD). To identify their correlation with the numbers of earthworms, quantitative data on soil types and vegetation, physicochemical soil characteristics, climatic parameters and categorical data on orographic and hydrothermal zoning, geobotanical zoning on soil types and vegetation, and timing of material collection were considered. In all cases, the observed dispersion was better explained by the hydrothermic zoning of the territory, climatic and soil conditions and the resulting patterns were more indicative of the number of morphoecological groups, rather than individual species of earthworms. The assumption was confirmed that dependence on parameters affecting soil moisture was more characteristic to the burrowing group of worms; in other cases, there was no strong observable connection. Thus it follows that in the southern taiga and the forest-steppe of the southeast of Western Siberia, the observed abundance in communities will depend to a lesser extent on the month of collection of material than is generally believed for temperate zone ecosystems.

Keywords: communities ordination, zoning, factor analysis of mixed data, FAMD, earthworms, morphoecological groups.

REFERENCES

- Alfimov A. V., Berman D. I., Bulakhova N. A., Zimnie temperaturnye usloviya v korneobitaemom sloe pochv v Sibiri i na severo-vostoke Azii (Winter temperature conditions in the root layer of soils in Siberia and Northeast Asia), *Vestnik Severo-Vostochnogo nauchnogo tsentra DVO RAN*, 2012, No. 3, pp. 10—18.
- Alfimov A. V., Distribution of minimum temperatures in the surface soil layer under the snow cover in Northern Eurasia, *Eurasian Soil Science*, 2005, Vol. 38, No. 4, pp. 384—391.
- Angst Š., Mueller C. W., Cajthaml T. et al., Stabilization of soil organic matter by earthworms is connected with physical protection rather than with chemical changes of organic matter, *Geoderma*, 2017, Vol. 289, pp. 29—35.
- Avetov N. A., Aleksandrovskii A. L., Alyabina I. O., et al, *Natsional'nyi atlas pochv Rossiiskoi Federatsii* (National Soil Atlas of the Russian Federation), Moscow: Astrel', 2011, 632 p.
- Berman D. I., Bulakhova N. A., Meshcheryakova E. N., Cold hardiness and range of the earthworm *Eisenia sibirica* (Oligochaeta, Lumbricidae), *Contemporary Problems of Ecology*, 2016, Vol. 9, No. 1, pp. 45—52.
- Berman D. I., Leirikh A. H., Kholodoustoichivost' massovykh pochvoobitayushchikh bespozvonochnykh zhivotnykh severo-vostoka Azii. 2. Kholodoustoichivost' kak adaptatsiya k klimatu (Cold hardiness of mass soil invertebrate animals of Northeast Asia. 2. Cold hardiness as an adaptation to the climate), *Zoologicheskii zhurnal*, 2017, Vol. 96, No. 10, pp. 1119—1131.
- Berman D. I., Meshcheryakova E. N., Alfimov A. V., Leirikh A. N., Rasprostraneniye dozhdevogo chervya *Dendrobaena octaedra* (Lumbricidae, Oligochaeta) na severe Golarktiki ograniчено nedostatochnoi morozostoikost'yu (Distribution of the earthworm *Dendrobaena octaedra* (Lumbricidae, Oligochaeta) in the northern holarctic is restricted by its insufficient freeze tolerance), *Zoologicheskii zhurnal*, 2002, Vol. 81, No. 10, pp. 1210—1221.
- Berman D. I., Meshcheryakova E. N., Leirikh A. N., Egg cocoons of the earthworm *Dendrodrilus rubidus tenuis* (Lumbricidae, Oligochaeta) withstand the temperature of liquid nitrogen, *Doklady Biological Sciences*, 2010, Vol. 434, No. 1, pp. 347—350.
- Bessolitsyna E. P., Ecological and geographic distribution patterns of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in landscapes of Southern Middle Siberia, *Russian Journal of Ecology*, 2012, Vol. 43, No. 1, pp. 82—85.
- Blakemore R., Earthworms newly from Mongolia (Oligochaeta, Lumbricidae, *Eisenia*), *ZooKeys*, 2013, Vol. 285, pp. 1—21.
- Buchhorn M. et al., Copernicus Global Land Service: Land Cover 100m: collection 3: epoch 2019: Globe, 2020.
- Byzova Y. B., Chadaeva Z. V., Sravnitel'naya kharakteristika pochvennoi fauny razlichnykh assotsiatsii pikhtovogo lesa (Kemerovskaya oblast') [Comparative characteristics of the soil fauna of various fir forest associations (Kemerovo region)], *Zoologicheskii zhurnal*, 1965, Vol. 44, No. 3, pp. 331—339.
- Capowiez Y., Sammartino S., Keller T., Bottinelli N., Decreased burrowing activity of endogeic earthworms and effects on water infiltration in response to an increase in soil bulk density, *Pedobiologia*, 2021, Vol. 85—86, pp. 150728.
- Crumsey J. M., Le Moine J. M., Vogel C. S., Nadelhoffer K. J., Historical patterns of exotic earthworm distributions inform contemporary associations with soil physical and chemical factors across a northern temperate forest, *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, Vol. 68, pp. 503—514.
- Curry J. P., Factors affecting the abundance of earthworms in soils, *Earthworm ecology*, CRC Press, Boca Raton, 2004, pp. 91—113.
- Díaz S., Ecosystem Function Measurement, Terrestrial Communities, In: *Encyclopedia of Biodiversity*, Waltham, MA: Academic Press, 2013, pp. 321—344.
- Duddigan S., Fraser T., Green I. et al., Plant, soil and faunal responses to a contrived pH gradient, *Plant and Soil*, 2021, Vol. 462, No. 1, pp. 505—524.
- Edwards C. A., Bohlen P. J., *Biology and Ecology of Earthworms*, London: Chapman and Hall, 1996, 426 p.
- Eggleton P., Inward K., Smith J. et al., A six year study of earthworm (Lumbricidae) populations in pasture woodland in southern England shows their responses to soil temperature and soil moisture, *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, Vol. 41, No. 9, pp. 1857—1865.
- Enríquez S., Duarte C. M., Sand-Jensen K., Patterns in decomposition rates among photosynthetic organisms: the importance of detritus C: N: P content, *Oecologia*, 1993, Vol. 94, No. 4, pp. 457—471.
- Ermolov S. A., Biotopicheskoe raspredeleniye dozhdevykh chervei (Oligochaeta, Lumbricidae) v mal'kikh rechnykh dolinakh lesostepnogo Priob'ya (Biotopical distribution of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in small river valleys of the forest-steppe Ob region), *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2019, No. 2, 18 p.
- Ermolov S. A., Soobshchestva dozhdevykh chervei (Oligochaeta, Lumbricidae) khvoynykh i melkolistvennykh lesov lesostepnogo Priob'ya (Earthworm communities (Oligochaeta, Lumbricidae) of pine forests and small foliage forests in the forest-steppe Ob region), *Voprosy lesnoi nauki*, 2020, Vol. 3, No. 2, pp. 1—24.
- Fick S. E., Hijmans R. J., WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas, *International Journal of Climatology*, 2017, Vol. 37, No. 12, pp. 4302—4315.
- Ganin G. N., *Pochvennye zhivotnye Ussuriiskogo kraia* (Soil animals of the Ussuri krai), Vladivostok—Khabarovsk: Dal'nauka, 1997, 160 p.
- Geraskina A., Shevchenko N., Distribution of epi-endogeic and endogeic earthworm species (Oligochaeta: Lumbricidae) in the forest belt of the Northwest Caucasus, *Zootaxa*, 2021, Vol. 4975, No. 3, pp. 561—573.
- Geraskina A. P., Dozhdevye chervi (*Oligochaeta, Lumbricidae*) okrestnostei pos. Dombai Teberdinskogo zapovednika (Severo-Zapadnyi Kavkaz, Karachaevo-Cherkessiya)

- (Earthworms (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) near the township Dombay of Teberda Reserve (Northwest Caucasus, Karachay-Cherkessia)), *Trudy zoologicheskogo instituta RAN*, 2016, Vol. 320, No. 4, pp. 450–466.
- Geras'kina A.P., Vliyanie dozhdevykh chervei raznykh morfo-ekologicheskikh grupp na akkumulyatsiyu ugleroda v lesnykh pochvakh (Impact of earthworms of different morpho-ecological groups on carbon accumulation in forest soils), *Voprosy lesnoi nauki*, 2020, Vol. 3, No. 2, pp. 1–20.
- Gilyarov M.S., Uchet krupnykh bespozvonochnykh (mezo-fauna) (Inventory of large vertebrates (mesofauna)), In: *Kolichestvennye metody v pochvennoi zoologii* (Numerical method in soil zoology), Moscow: Nauka, 1987, pp. 9–26.
- Gilyarov M.S., *Zoologicheskii metod diagnostiki pochv* (Zoological method of soil diagnostics), Moscow: Nauka, 1965, 281 p.
- Golovanova E.V., Dozhdevye chervi Omskoi oblasti (Earthworms of the Omsk region), *Trudy Tomskogo gosudarstvennogo universiteta*, 2010, Vol. 275, pp. 111–114.
- Gongal'skii K.B., *Lesnye pozhary i pochvennaya fauna* (Forest fires and soil fauna), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2014, 169 p.
- Gongalsky K.B., Belorustseva S.A., Kuznetsova D.M. et al., Spatial avoidance of patches of polluted chernozem soils by soil invertebrates, *Insect Science*, 2009, Vol. 16, No. 1, pp. 99–105.
- Helling C.S., Chesters G., Corey R.B., Contribution of Organic Matter and Clay to Soil Cation-Exchange Capacity as Affected by the pH of the Saturating Solution, *Soil Science Soc of Amer J.*, 1964, Vol. 28, No. 4, pp. 517–520.
- Hengl T., Mendes de Jesus J., Heuvelink G.B. et al., SoilGrids 250 m: Global gridded soil information based on machine learning, *PLoS One*, 2017, Vol. 12, No. 2, P. e0169748.
- Holmstrup M., Østergaard I.K., Nielsen A., Hansen B.T., The relationship between temperature and cocoon incubation time for some lumbricid earthworm species, *Pedobiologia*, 1991, Vol. 35, No. 3, pp. 179–184.
- Joschko M., Fox C.A., Lentzsch P. et al., Spatial analysis of earthworm biodiversity at the regional scale, *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2006, Vol. 112, No. 4, pp. 367–380.
- Karger D.N., Zimmermann N.E., Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. CHELSA V1. 2: Technical specification, Switzerland: Swiss Federal Research Institute WSL, 2019.
- Kassambara A., *Practical guide to principal component methods in R: PCA, M (CA), FAMD, MFA, HCPC, factoextra*, 2017, 170 p.
- Keudel M., Schrader S., Axial and radial pressure exerted by earthworms of different ecological groups, *Biology and Fertility of Soils*, 1999, Vol. 29, No. 3, pp. 262–269.
- Krylova L.P., Akulova L.I., Dolgin M.M., *Dozhdevye chervi (Oligochaeta, Lumbricidae) taezhnoi zony Respubliki Komi* (Earthworms (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) of the taiga zone of the Komi Republic), Syktyvkar: Komi gosudarstvennyi pedagogicheskii institut, 2011, 104 p.
- Lang B., Russell D.J., Effects of earthworms on bulk density: A meta-analysis, *European Journal of Soil Science*, 2020, Vol. 71, No. 1, pp. 80–83.
- Lapshina E.I., *Karta rastitel'nosti yugo-vostoka Zapadnoi Sibiri, masshtab 1:1 000 000*. (Vegetation map of the south-east of Western Siberia, scale 1:1 000 000), 1963, 2 sheets.
- Lavelle P., Spain A.V., *Soil Ecology*, Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2001, 654 p.
- Li J., Zhang Z., Wang H., Wang S., Chen Q. et al., Urban land-use impacts on composition and spatiotemporal variations in abundance and biomass of earthworm community, *Journal of Forestry Research*, 2020, Vol. 31, No. 1, pp. 325–331.
- Makunina N.I., *Rastitel'nost' lesostepi Zapadno-Sibirskoi ravniny i Altae-Sayanskoi gornoj oblasti* (The forest-steppe vegetation of the west Siberian plain and the Altai-Sayan mountain region), Novosibirsk: Geo, 2016, 180 p.
- Marchán D.F., Refoyo P., Fernández R. et al., Macroecological inferences on soil fauna through comparative niche modeling: The case of Hormogastridae (Annelida, Oligochaeta), *European Journal of Soil Biology*, 2016, Vol. 75, pp. 115–122.
- Meshcheryakova E.N., Berman D.I., Ustoichivost' k otritsatel'nym temperaturam i geograficheskoe rasprostranenie dozhdevykh chervei (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*, *Moniligastridae*) (The coldhardiness and geographic distribution of earthworms (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*, *Moniligastridae*)), *Zoologicheskii zhurnal*, 2014, Vol. 93, No. 1, pp. 53–64.
- Mordkovich V.G., Zooindikatsiya pochv i pochvennykh protsessov (Zooindication of soils and soil processes), *Pochvovedenie*, 1991, Vol. 8, pp. 40–47.
- Nordström S., Rundgren S., Environmental factors and lumbricid associations in southern Sweden, *Pedobiologia*, 1974, Vol. 14, pp. 1–27.
- Pagenkemper S.K., Athmann M., Uteau D. et al., The effect of earthworm activity on soil bioporosity — Investigated with X-ray computed tomography and endoscopy, *Soil and Tillage Research*, 2015, Vol. 146, pp. 79–88.
- Perel' T.S., Sokolov D.F., Kolichestvennaya otsenka uchastiya dozhdevykh chervei *Lumbricus terrestris* Linne (*Lumbricidae*, *Oligochaeta*) v pererabotke lesnogo opada (Quantitative assessment of the participation of earthworms *Lumbricus terrestris* Linne (*Lumbricidae*, *Oligochaeta*) in the processing of forest litter), *Zoologicheskii zhurnal*, 1964, Vol. 43, No. 11, pp. 1618–1625.
- Perel' T.S., Zhiznennye formy dozhdevykh chervei (*Lumbricidae*) (Life forms of earthworms of the family *Lumbricidae*), *Zhurnal obshchei biologii*, 1975, Vol. 36, No. 2, pp. 189–202.
- Pesenko Y.A., *Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh* (Principles and methods of quantitative analysis in studies of fauna), Moscow: Nauka, 1982, 287 p.

- Phillips H., Beaumelle L., Tyndall K. et al., The effects of global change on soil faunal communities: a meta-analytic approach, *Research Ideas and Outcomes*, 2019, Vol. 5, P. e36427.
- Poggio L. et al., SoilGrids 2.0: producing soil information for the globe with quantified spatial uncertainty, *SOIL*, 2021, Vol. 7, No. 1, pp. 217—240.
- Pokarzhevskii A. D., Gongal'skii K. B., Zaitsev F. S., Savin F. A., *Prostranstvennaya ekologiya pochvennykh zhivotnykh* (Spatial ecology of soil animals), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2007, 175 p.
- Räty M., Huhta V., Earthworm communities in birch stands with different origin in central Finland, *Pedobiologia*, 2004, Vol. 48, No. 3, pp. 283—291.
- Rikhter G. D., *Zapadnaya Sibir'* (Western Siberia), Moscow: AN SSSR, 1963, 488 p.
- Römbke J., Jänsch S., Didden W., The use of earthworms in ecological soil classification and assessment concepts, *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2005, Vol. 62, No. 2, pp. 249—265.
- Scheu S., Wolters V., Influence of fragmentation and bioturbation on the decomposition of ¹⁴C-labelled beech leaf litter, *Soil Biology and Biochemistry*, 1991, Vol. 23, No. 11, pp. 1029—1034.
- Shekhovtsov S. V., Shipova A. A., Poluboyarova T. V. et al., Species delimitation of the *Eisenia nordenskioldi* complex (Oligochaeta, Lumbricidae) using transcriptomic data, *Frontiers in Genetics*, 2020, Vol. 11, pp. 598196.
- Slyadnev A. P., Geograficheskie osnovy klimaticheskogo raionirovaniya i opyt ikh primeneniya na yugo-vostoke Zapadno-Sibirskoi ravniny (Geographical basis of climatic zoning and experience of their application in the south-east of the West Siberian Plain), *Geografiya Zapadnoi Sibiri*, 1965, Vol. 1, pp. 3—122.
- Southwood T. R. E., Henderson P. A., *Ecological methods*, Blackwell Science, 2000, 593 p.
- Tuanmu M., Jetz W., A global 1-km consensus land-cover product for biodiversity and ecosystem modelling, *Global Ecology and Biogeography*, 2014, Vol. 23, No. 9, pp. 1031—1045.
- Valckx J., Govers G., Hermy M., Muys B., Optimizing Earthworm Sampling in Ecosystems, In: *Biology of Earthworms*, Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2011, pp. 19—38.
- Van Groenigen J. W., Van Groenigen K. J., Koopmans G. F. et al., How fertile are earthworm casts? A meta-analysis, *Geoderma*, 2019, Vol. 338, pp. 525—535.
- Vsevolodova-Perel' T. S., *Dozhdevye chervi fauny Rossii: Kadastr i opredelitel'* (Earthworms of Russian fauna: inventory and key), Moscow: Nauka, 1997, 101 p.
- Walker B. H., Biodiversity and Ecological Redundancy, *Conservation Biology*, 1992, Vol. 6, No. 1, pp. 18—23.

УДК 574.3 (592)

СТРУКТУРА КОМПЛЕКСОВ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ ЛЕСНОГО ВАЛЕЖНИКА ЛЕСОСТЕПНОГО ПРИОБЬЯ В УМЕРЕННЫЙ И ЗАСУШЛИВЫЙ ЛЕТНИЕ СЕЗОНЫ¹

© 2024 г. С. А. Ермолов^{а, *}

^а Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН,
ул. Профсоюзная, д. 84/32, стр. 14, Москва, 117997, Россия

* E-mail: ermserg96@gmail.com

Поступила в редакцию 30.01.2024

После доработки 06.05.2024

Принята к публикации 08.07.2024

В работе проведена оценка видового и функционального разнообразия комплексов дождевых червей, населяющих валежник основных видов деревьев двух типов леса, в благоприятный и засушливый летние сезоны. Объекты исследования — сосняк разнотравный и березово-осиновый папоротниковый лес в лесостепном Приобье Новосибирской области, валежник сосны обыкновенной и березы повислой 2—3-й стадий разложения соответственно. Количественные учеты дождевых червей проведены с помощью ручного разбора валежника в полевых условиях согласно принятым методикам. В ходе исследования было обнаружено 9 видов и подвидов дождевых червей, относящихся к 5 жизненным формам, большая часть которых космополиты. Основу населения валежника сосны обыкновенной составляют подстилочные черви, в валежнике березы повислой обнаружен полночленный комплекс дождевых червей. На протяжении благоприятного летнего сезона комплексы дождевых червей в каждом типе леса сохраняют свою структуру с незначительными колебаниями показателей плотности населения и биомассы. В засушливый летний сезон комплекс дождевых червей валежника сосны обыкновенной сохраняет свою структуру, однако наблюдаются изменения в составе преобладающих подстилочных видов и резкие колебания плотности населения и биомассы. Комплекс дождевых червей валежника березы повислой значительно изменяет свою структуру в начале засушливого летнего сезона, которая в дальнейшем постепенно восстанавливается, но при этом не наблюдается статистически значимых различий в показателях плотности населения и биомассы комплекса. Возрастная структура отдельных видов дождевых червей комплекса в обоих типах леса в благоприятный сезон характеризуется равноценным соотношением ювенильных и взрослых особей или большей долей ювенильных; в начале засушливого сезона доля взрослых особей высока, доля ювенильных особей увеличивается только к концу сезона. В ходе сравнения межгодовых показателей плотности населения и биомассы комплексов дождевых червей установлено, что валежник березы повислой является более засухоустойчивым местообитанием для дождевых червей в отличие от валежника сосны обыкновенной.

Ключевые слова: валежник, дождевые черви, жизненные формы, лесостепное Приобье, сосна обыкновенная, береза повислая, летний сезон, комплекс дождевых червей.

DOI: 10.31857/S0024114824040062, EDN: PDHOIN

Валежник — это один из основных компонентов лесных экосистем. Во многих исследованиях его принято выделять как специфический ярус напочвенного покрова, который обеспечивает депонирование углерода, вносит значительный вклад в разнообразие микро мозаичной организации лесов и служит субстратом для поросли некоторых видов деревьев, осуществляя естественное возобновление

древостоя (Луговая и др., 2013; Бергман, Воробейчик, 2017; Стороженко, 2018). Но также валежник представляет собой среду обитания для многих беспозвоночных, среди которых большую часть составляют сапрофаги и ксилофаги (Гончаров, 2016; Гераськина и др., 2020). Следует отметить, что валежник — это, по сути, своеобразный «экотон»: в нем встречаются как типичные обитатели лесной подстилки, так

¹ Работа выполнена в рамках проекта «Климаторегулирующие функции и биоразнообразие лесов» (рег. номер НИОКТР 122111500023-6).

и представители почвенной фауны, поэтому видовое и функциональное разнообразие населения валежника нередко превосходит таковое в упомянутых местообитаниях. Часто обитателями валежника являются дождевые черви. В ряде работ было установлено, что разнообразие видов и экологических групп дождевых червей, а также плотность их населения могут быть приурочены к виду дерева или степени его разложения, в связи с чем дождевых червей рассматривают в качестве индикатора при классификации стадий разложения валежника (Kooch, 2012; Kooch, Haghverdi, 2014; Гераськина, Шевченко, 2018). В различных лесных экосистемах при определенных условиях обитания у дождевых червей как в почве, так и в валежнике формируются особые комплексы экологических групп, структура которых, как правило, постоянна для конкретного местообитания (Ермолов, 2020). При этом сезонная динамика комплексов дождевых червей по большей части была изучена только в почве лесов разных типов, в то время как исследования дождевых червей в валежнике ограничивались лишь оценкой их обилия и разнообразия. Также не учитывалось влияние резких неблагоприятных абиотических факторов (за исключением природных пожаров) на дождевых червей в валежнике.

Одним из наиболее значимых лимитирующих факторов для дождевых червей считается засуха (Plum, Filser, 2005; Кошманова, Лозовская, 2008; Singh et al., 2019). Для поддержания водно-солевого баланса в организме, выделения достаточного количества слизи, увлажняющей покровы, и нормального развития коконов дождевым червям необходима влага, острый дефицит которой приводит к гибели. В связи с этим у дождевых червей разных видов и экологических групп выработался ряд определенных стратегий выживания во время засухи. Например, при кратковременных засухах черви мигрируют во влажные понижения рельефа, проникают в более глубокие слои почвы, которые не подвержены засухе (Роднянская, 1957; Анциферова и др., 2022). При продолжительных засухах черви начинают строить вокруг себя защитные капсулы, в которых «сворачиваются клубком» по одной или несколько особей, тем самым уменьшая поверхность испарения влаги, что особенно характерно для представителей собственнопочвенной экологической группы (Роднянская, 1957; McDaniel et al., 2013). Во время переживания засухи у некоторых дождевых червей запускаются особые физиологические механизмы: увеличение в тканях концентрации аланина — аминокислоты-осмолита, защищающего жидкости организма от стрессовых воздействий (Holmstrup et al., 2016), обильные потери веса (около половины от массы тела), поддержание гомеостаза за счет метаболической воды, изменение частоты дыхания (Берман и др., 2002; Кудряшева, 2003). Примечательно, что разные виды дождевых червей отличаются по способностям засухоустойчивости (Роднянская, 1957; Кудряшева,

2003), и поэтому при периодических многолетних засухах видовое и функциональное разнообразие комплекса дождевых червей может сильно сокращаться вплоть до одного наиболее устойчивого вида или полного исчезновения (Витион, 2019). Но все полевые и лабораторные исследования были сосредоточены на выживании дождевых червей только в почве, в то время как комплексы дождевых червей, населяющие валежник во время засухи, оставались неизученными. В связи с этим возникают вопросы, насколько валежник пригоден для обитания дождевых червей в засушливый период и насколько устойчива структура обитающего в нем комплекса дождевых червей.

Цель данной работы — сравнительная оценка изменений структуры комплексов дождевых червей лесного валежника в благоприятный и засушливый летние сезоны.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи: провести сравнительный анализ видового и функционального разнообразия дождевых червей в валежниках основных видов деревьев в двух разных типах леса; исследовать динамику комплекса дождевых червей в течение двух летних сезонов; выявить влияние засушливого сезона на комплексы дождевых червей в валежниках разных типов леса.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследование было проведено в летние сезоны 2022—2023 гг. на территории лесостепного Приобья Новосибирской области в двух типах леса, наиболее характерных для этого природного комплекса (Мугако, 2008): сосняке разнотравном (Засельцовский бор) и березово-осиновом папоротниковом лесу (окрестности с. Быково). Ранее в этих местообитаниях нами были отмечены довольно высокие показатели видового разнообразия и плотности населения дождевых червей, а также выявлены характерные различия лямблиофауны для каждого типа леса (Ермолов, 2020, 2023).

В сосняке разнотравном древостой образован сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.); подлесок и травянистый ярус составляют рябина сибирская (*Sorbus sibirica*), черемуха обыкновенная (*Padus avium*), калина обыкновенная (*Viburnum opulus* L.), крушина ольховидная (*Frangula alnus*), шиповник коричный (*Rosa majalis*), малина обыкновенная (*Rubus idaeus* L.), орляк обыкновенный (*Pteridium aquilinum*), страусник обыкновенный (*Matteuccia struthiopteris*), кочедыжник женский (*Athyrium filix-femina*), крапива двудомная (*Urtica dioica* L.), ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.), костяника (*Rubus saxatilis* L.), земляника лесная (*Fragaria vesca*), брусника обыкновенная (*Vaccinium vitis-idaea* L.), черника обыкновенная (*Vaccinium myrtillus* L.), купырь лесной (*Anthriscus sylvestris*), дудник лесной (*Angelica sylvestris* L.), сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria* L.), хвощ лесной

(*Equisetum sylvaticum* L.). Сосняк расположен на дерново-слабоподзолистых песчаных (боровые пески) и дерново-подзолистых почвах с мощной подстилкой (4—8 см) из хвои и травостоя. Под подстилкой залегает маломощный (712 см) гумусовый горизонт, затем следуют желтовато-бурые рыхлые песчаные горизонты. Далее происходит постепенный переход к материнской породе — очень рыхлому песку. Почвы рыхлые из-за отсутствия CaCO_3 и низкого содержания гумуса (2—4%), не засолены (Почвы... 1966; Классификация и диагностика... 1979).

В березово-осиновом папоротниковом лесу в древостое преобладает береза повислая (*Betula pendula*); подлесок и травянистый ярус составляют осина обыкновенная (*Populus tremula* L.), рябина сибирская, черемуха обыкновенная, крушина ольховидная, карагана древовидная (*Caragana arborescens*), орляк обыкновенный, страусник обыкновенный, коχύжник женский, костяника, земляника зеленая (*Fragaria viridis*), гравилат алеппский (*Geum aleppicum*), репешок волосистый (*Agrimonia pilosa*), кровохлебка лекарственная (*Sanguisorba officinalis* L.), чина луговая (*Lathyrus pratensis* L.), горошек лесной (*Vicia sylvatica* L.), лабазник обыкновенный (*Filipendula vulgaris*), борщевик рассеченный (*Heracleum dissectum*), дудник лесной, купырь лесной, володушка золотистая (*Bupleurum aureum*), крапива двудомная, герань лесная (*Geranium sylvaticum* L.), купена душистая (*Polygonatum odoratum*), зопник клубненосный (*Phlomis tuberosa* L.), душица обыкновенная (*Origanum vulgare* L.). Под этим мелколиственным лесом с развитым ярусом травянистой растительности отмечены типичные для лесостепной зоны Новосибирской области серые лесные почвы. Наиболее распространенными считаются темно-серые лесные почвы, которым свойственно высокое содержание гумуса (мощность пронизанного корнями горизонта — до 25 см, содержание гумуса в почве — 7—11%). Для этих почв характерно воздействие нисходящих потоков влаги, распределяющих вглубь профиля органические и минеральные продукты разложения сравнительно маломощной (2—5 см) листовенной подстилки. Почвы умеренно плотные, почти не засолены (Почвы... 1966; Классификация и диагностика... 1979).

Объединив существующие методы учета дождевых червей в валежнике (Гераськина, 2016; Ashwood et al., 2019), мы использовали в работе следующую методику: в каждом типе леса исследовали валежник только доминирующих видов деревьев (сосна обыкновенная и береза повислая соответственно) 2—3-й стадий разложения, определенной по шкале П. В. Гордиенко (Бергман, Воробейчик, 2017); для учета мы отбирали фрагменты валежника по критериям:

- длина исследуемого фрагмента — 1 м;
- диаметр исследуемого фрагмента — 10—30 см;
- число повторностей — 4 пробы (фрагмента) в каждом типе леса за период одного учета

(недопустимо брать более 1 фрагмента одного и того же валежника за один учет).

Подходящие для учета стволы упавших деревьев мы искали в окрестностях пробных площадей, заложенных в лесах во время предыдущих исследований, поэтому расстояние между отдельными стволами составило в среднем 1 км. Каждый фрагмент валежника тщательно отмеряли до принятой длины и измеряли его диаметр в четырех местах (через каждые 25 см). Затем проводили ручной разбор выделенного фрагмента в полевых условиях: сначала снимали моховые наросты и остатки коры, просматривая их на наличие дождевых червей; поскольку древесина была довольно мягкой или хрупкой, ее полностью удавалось разобрать на мелкие части, включая сердцевину. Найденных дождевых червей промывали в воде и фиксировали в 96%-м этаноле. В некоторых фрагментах единично присутствовали коконы дождевых червей, их в количественный учет не включали. Почвенно-зоологические пробы на выделенных площадках отбирали ранее, при данном исследовании были проведены только небольшие прикопки у стволов для сравнительной качественной оценки населения дождевых червей.

Определение видов и экологических групп дождевых червей проводили в соответствии с классификациями Т. С. Перель (1975, 1997), каждую фиксированную особь взвешивали с заполненным кишечником. Плотность населения и биомассу дождевых червей рассчитывали на единицу объема — особи/м³, г/м³ соответственно. Статистическую обработку данных осуществляли с помощью критериев Краскела-Уоллиса и Данна.

В каждом типе леса учеты проводили трижды за летний период: в июне (учет № 1), июле (учет № 2), конце августа — начале сентября (учет № 3), так как в это время активность дождевых червей в Западной Сибири наиболее высока. Всего было разобрано 48 фрагментов валежника общим объемом 1.56 м³ и определено 1808 особей дождевых червей.

В 2022 г. период с мая по сентябрь в целом не отличался по показателям максимальной и минимальной температур от данных последних десяти лет. При этом в мае практически не было осадков, но в июне их количество даже превышало средние значения многолетних данных (табл. 1). В декады последующих месяцев наблюдалось чередование минимального и умеренного количества осадков. Поскольку результаты учетов дождевых червей в почве и валежнике сопоставимы с результатами учетов, ранее проведенных в той же местности летом 2019 и 2021 гг. (Ермолов, 2020, 2024), этот летний сезон можно считать благоприятным для обитания дождевых червей.

В 2023 г. после схода снежного покрова в конце апреля и до третьей декады июня наблюдались крайне низкие показатели суммы осадков за декаду месяца. Также в течение первой декады июня в регионе стояла аномально высокая температура (согласно

Таблица 1. Сравнительная характеристика метеорологических условий 2022, 2023 гг. и средние показатели 2011–2021 гг. (май–сентябрь, декады)

Декада месяца	2022			2023			2011–2021		
	$t_{\max}, ^\circ\text{C}$	$t_{\min}, ^\circ\text{C}$	Осадки, мм	$t_{\max}, ^\circ\text{C}$	$t_{\min}, ^\circ\text{C}$	Осадки, мм	$t_{\max}, ^\circ\text{C}$	$t_{\min}, ^\circ\text{C}$	Осадки, мм
Май (1–10)	17.1	1.6	1.5	18.9	2.9	1	16.7	3.1	9.8
Май (11–20)	26	9.6	0	16.4	1.5	3	17.8	4.9	12.4
Май (21–31)	26.4	10.7	1	21.9	5.8	1.5	20.2	7.8	24
Июнь (1–10)	17.8	6.2	16.4	32.3	13.7	5	22.8	10	13.5
Июнь (11–20)	25.5	14.6	19.5	24.8	9.5	0.4	24.9	12.4	13.1
Июнь (21–30)	26.9	14.7	21.9	21.4	10.4	20.7	25.6	13.4	12.6
Июль (1–10)	24	12.5	27.4	26.4	15.1	13.2	24.8	13.5	27
Июль (11–20)	24.2	11.4	1	29.3	17.5	14.5	26.4	14	16.7
Июль (21–31)	25.6	15.1	19.4	26.3	15.8	31.6	25	13.8	24.3
Август (1–10)	25.1	12.1	3.7	28	13.8	0.8	25.2	13.2	21.3
Август (11–20)	20.5	10.6	13.6	19.2	12.1	62.8	24.1	12.2	22
Август (21–31)	22.3	9	5.5	24.5	11.8	44.7	22	10.6	15.9
Сентябрь (1–10)	23.9	9.3	0.6	19.5	9.2	20.8	19.7	7.5	9.4
Сентябрь (11–20)	17.3	2.4	2	19.7	7.9	0	16.9	6.1	19.2
Сентябрь (21–30)	13.8	3	15.6	14.1	3.9	23.5	12.7	3.6	17.8

сравнениям в архивных данных): максимальное значение — $+37.3\text{ }^\circ\text{C}$, отклонение от средних данных за 2022 г. — $+14.5\text{ }^\circ\text{C}$, за 2011–2021 гг. — $+9.4\text{ }^\circ\text{C}$ (табл. 1). С учетом малого количества осадков в мае в Новосибирской области началась засуха, что особенно было выражено на юге и юго-западе области, где преобладают степные ландшафты и сельскохозяйственные угодья (Почвы... 1966). В отдельных районах температура почвы достигала $+65\text{ }^\circ\text{C}$ (В девяти районах ... 2023; Архив погоды... 2024; Погода в Новосибирске, 2024). И хотя, начиная с третьей декады июня, количество осадков значительно увеличилось, а средние значения максимальной температуры превышали многолетние данные на $+1.6\text{--}2.9\text{ }^\circ\text{C}$, последствия даже непродолжительной засухи оказались весьма существенными, в частности были утрачены большие площади посевов сельскохозяйственных культур. Результаты учетов дождевых червей, проведенных за этот летний сезон, существенно отличались от предыдущих, что позволяет нам считать его неблагоприятным.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В исследованных валежниках нами были обнаружены 9 видов и подвидов дождевых червей семейства Lumbricidae, относящихся к 5 экологическим группам (азиатский подвид *Eisenia nordenskioldi nordenskioldi* (Eisen, 1873) полиморфный (Перель, 1994; Ермолов, 2020)):

- 1) подстилочные — *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826), *Dendrodrilus rubidus* (Eisen, 1874), *Eisenia sibirica* Perel et Graphodatsky, 1984;

- 2) почвенно-подстилочные — *Eisenia fetida* (Savigny, 1826), *Eisenia nordenskioldi nordenskioldi* (Eisen, 1873), *Lumbricus rubellus* Hoffmeister, 1843;
- 3) собственно-почвенные верхнеярусные — *Octolasion lacteum* (Örley, 1885);
- 4) собственно-почвенные среднеярусные — *Aporrectodea caliginosa* (Savigny, 1826), *Eisenia nordenskioldi pallida* Malevič, 1956;
- 5) норные — *Eisenia nordenskioldi nordenskioldi* (Eisen, 1873).

Результаты недавних исследований показали, что на разных участках в разнотравном сосняке (Зальцовский бор) суммарная плотность населения и биомасса дождевых червей в почве составляют $142\text{--}292\text{ особи/м}^2$, $17.76\text{--}28.70\text{ г/м}^2$ ($473\text{--}974\text{ особи/м}^3$, $59.19\text{--}95.65\text{ г/м}^3$), в валежнике сосны обыкновенной — $487\text{--}928\text{ особи/м}^3$, $35.87\text{--}70.84\text{ г/м}^3$ соответственно. В березово-осиновом папоротниковом лесу (Быково) плотность населения и биомасса дождевых червей в почве составляют $217\text{--}450\text{ особи/м}^2$, $54.44\text{--}84.46\text{ г/м}^2$ ($723\text{--}1600\text{ особи/м}^3$, $181.48\text{--}281.52\text{ г/м}^3$), в валежнике березы повислой — $645\text{--}679\text{ особи/м}^3$, $102.70\text{--}119.78\text{ г/м}^3$ соответственно (Ермолов 2020, 2023, 2024). Исходя из этого, можно считать, что количественные характеристики населения дождевых червей в почве и валежнике сосняка примерно одинаковы, а в березово-осиновом лесу показатели для почвы выше. Но в то же время сообщества дождевых червей в сосновом валежнике отличались от таковых в березовом довольно невысоким функциональным разнообразием, что также было подтверждено в данной работе.

В валежнике сосняка разнотравного (сосна обыкновенная) практически все население составляли исключительно подстилочные черви, преимущественно *D. octaedra* (табл. 2), в то время как в валежнике березово-осинового папоротникового леса (береза повислая) нами был обнаружен полночленный комплекс дождевых червей с преобладанием почвенно-подстилочных (табл. 3), преимущественно *L. rubellus*, и довольно заметной долей собственно-почвенных (*O. lacteum*, *A. caliginosa*), подстилочные черви по большей части представлены *D. rubidus*. Эти особенности были отмечены нами и в недавних исследованиях (Ермолов 2020, 2023).

Валежник сосны (сосна обыкновенная) считается менее благоприятным местообитанием для дождевых червей, так как он более сухой, чем березовый, и содержит смолу, которая служит средством защиты от фитогаров и препятствует заселению многих редуцентов (Луговая и др., 2013; Стороженко, 2018). Поэтому подстилочные черви, населяющие сосновый

валежник, по большей части сосредоточены под моховыми наростами и корой, а непосредственно в самой разлагающейся древесине внутри фрагмента ствола встречаются редко. Собственно-почвенные среднеярусные и норные черви в сосновом валежнике были найдены только под корой, встречались единично (табл. 2).

В березовом валежнике у дождевых червей нет четкой приуроченности только к определенному «слою»: представители различных видов и экологических групп, как взрослые, так и ювенильные особи, населяют моховые наросты, встречаются под корой и в толще разлагающейся древесины. По всему объему валежника изобилуют почвенно-подстилочные черви разных возрастов, а в части упавшего ствола, соприкасающейся с почвой, наиболее сосредоточены собственно-почвенные черви, которые оттуда распространяются по всему валежнику. Норные черви в березовом валежнике были найдены только в толще древесины, встречались единично (табл. 3).

Таблица 2. Население дождевых червей в валежнике сосны обыкновенной в течение летних сезонов 2022—2023 гг. (X±SE)

Плотность населения, особей/м³							
Экологическая группа	Вид	Благоприятный период, 2022			Засушливый период, 2023		
		Июнь	Июль	Август—сентябрь	Июнь	Июль	Август—сентябрь
Подстилочные	<i>Dendrobaena octaedra</i>	2477 ± 64	1730 ± 31	1498 ± 79	7 (ед.)	244 ± 55	322 ± 22
	<i>Dendrodrilus rubidus</i>	173 ± 6	221 ± 22	104 ± 9	28 ± 3	37 ± 7	195 ± 35
	<i>Eisenia sibirica</i>	35 (ед.)	104 ± 29	—	21 ± 3	28 ± 5	8 (ед.)
Собственно-почвенные среднеярусные	<i>Eisenia n. pallida</i>	—	12 (ед.)	—	—	19 (ед.)	8 (ед.)
Норные	<i>Eisenia n. nordenskioldi</i>	—	—	—	—	9 (ед.)	17 (ед.)
Итого:		2685 ± 54 ^a	2067 ± 67 ^b	1602 ± 82	56 ± 6 ^a	337 ± 47 ^b	551 ± 16
Биомасса, г/м³							
Экологическая группа	Вид	Благоприятный период, 2022			Засушливый период, 2023		
		Июнь	Июль	Август—сентябрь	Июнь	Июль	Август—сентябрь
Подстилочные	<i>Dendrobaena octaedra</i>	116.53 ± 2.50	93.79 ± 1.61	60.72 ± 3.29	0.74 (ед.)	13.85 ± 2.89	12.11 ± 0.96
	<i>Dendrodrilus rubidus</i>	5.38 ± 0.20	9.92 ± 1.23	6.10 ± 0.85	2.19 ± 0.29	4.14 ± 0.70	7.78 ± 0.96
	<i>Eisenia sibirica</i>	0.66 (ед.)	6.70 ± 2.13	—	3.56 ± 0.84	9.72 ± 1.59	0.49 (ед.)
Собственно-почвенные среднеярусные	<i>Eisenia n. pallida</i>	—	0.80 (ед.)	—	—	2.53 (ед.)	2.24 (ед.)
Норные	<i>Eisenia n. nordenskioldi</i>	—	—	—	—	4.17 (ед.)	15.66 (ед.)
Итого:		122.56 ± 2.33 ^c	111.21 ± 3.87 ^d	66.82 ± 3.6	6.48 ± 1.09 ^c	34.40 ± 2.00 ^d	38.28 ± 4.83

Условные обозначения: (ед.) — находка без повторностей, ^{a–d} — статистические значимые различия межгодовых периодов учета, *p* < 0.05.

Таблица 3. Население дождевых червей в валежнике березы повислой в течение летних сезонов 2022—2023 гг. ($X \pm SE$)

Плотность населения, особей/м ³							
Экологическая группа	Вид	Благоприятный период, 2022			Засушливый период, 2023		
		Июнь	Июль	Август—сентябрь	Июнь	Июль	Август—сентябрь
Подстилочные	<i>Dendrobaena octaedra</i>	186 ± 30	489 ± 44	61 ± 8	—	30 ± 4	100 ± 13
	<i>Dendrodrilus rubidus</i>	156 ± 26	1025 ± 29	278 ± 29	33 (ед.)	54 ± 5	131 ± 18
	<i>Eisenia sibirica</i>	104 ± 18	54 ± 7	17 ± 3	25 (ед.)	6 (ед.)	—
Почвенно-подстилочные	<i>Lumbricus rubellus</i>	789 ± 89	629 ± 75	528 ± 22	66 ± 10	375 ± 46	361 ± 32
	<i>Eisenia n. nordenskioldi</i>	—	85 ± 12	245 ± 42	—	30 ± 5	30 ± 5
	<i>Eisenia fetida</i>	74 ± 14	163 ± 38	39 ± 5	8 (ед.)	18 (ед.)	—
Собственно-почвенные верхнеарусные	<i>Octolasion lacteum</i>	74 ± 9	202 ± 20	83 ± 4	263 ± 15	73 ± 8	141 ± 14
Собственно-почвенные среднеарусные	<i>Aporrectodea caliginosa</i>	60 ± 7	202 ± 21	39 ± 5	90 ± 14	18 (ед.)	141 ± 23
Норные	<i>Eisenia n. nordenskioldi</i>	7 (ед.)	31 (ед.)	6 (ед.)	33 (ед.)	24 ± 4	15 (ед.)
Итого:		1451 ± 141	2881 ± 168 ^a	1295 ± 71	518 ± 28	630 ± 56 ^a	919 ± 48
Биомасса, г/м ³							
Экологическая группа	Вид	Благоприятный период, 2022			Засушливый период, 2023		
		Июнь	Июль	Август—сентябрь	Июнь	Июль	Август—сентябрь
Подстилочные	<i>Dendrobaena octaedra</i>	14.49 ± 2.42	20.15 ± 2.25	2.77 ± 0.44	—	2.44 ± 0.37	5.60 ± 0.81
	<i>Dendrodrilus rubidus</i>	8.92 ± 1.52	55.30 ± 2.59	14.43 ± 1.66	1.65 (ед.)	3.55 ± 0.32	7.77 ± 1.14
	<i>Eisenia sibirica</i>	22.40 ± 3.46	2.16 ± 0.19	3.08 ± 0.46	6.49 (ед.)	1.13 (ед.)	—
Почвенно-подстилочные	<i>Lumbricus rubellus</i>	210.74 ± 18.62	86.43 ± 11.70	70.46 ± 1.91	11.88 ± 1.93	56.45 ± 7.22	56.68 ± 5.06
	<i>Eisenia n. nordenskioldi</i>	—	18.90 ± 2.94	55.58 ± 9.64	—	6.58 ± 1.08	6.00 ± 1.00
	<i>Eisenia fetida</i>	18.16 ± 3.42	37.40 ± 8.34	9.96 ± 0.98	1.66 (ед.)	5.94 (ед.)	—
Собственно-почвенные верхнеарусные	<i>Octolasion lacteum</i>	10.62 ± 1.11	10.45 ± 0.57	8.05 ± 1.17	51.81 ± 3.14	6.39 ± 0.82	12.69 ± 1.19
Собственно-почвенные среднеарусные	<i>Aporrectodea caliginosa</i>	17.43 ± 2.31	39.47 ± 6.67	5.09 ± 0.59	24.25 ± 3.54	0.70 (ед.)	41.09 ± 7.60
Норные	<i>Eisenia n. nordenskioldi</i>	11.88 (ед.)	19.85 (ед.)	7.80 (ед.)	23.12 (ед.)	20.06 ± 3.25	1.17 (ед.)
Итого:		314.63 ± 24.24 ^b	290.11 ± 22.90 ^c	177.24 ± 9.19	120.86 ± 7.65 ^b	103.24 ± 5.01 ^c	131.01 ± 10.49

Условные обозначения: см. табл. 1.

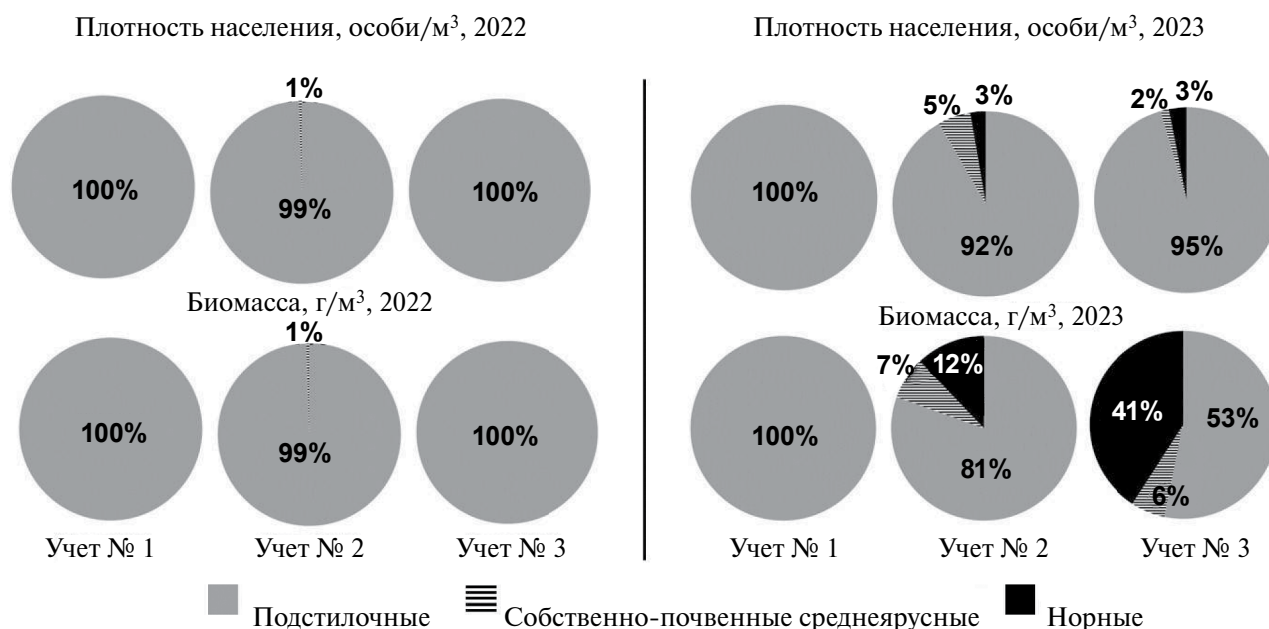


Рис. 1. Различия структуры комплексов дождевых червей в валежнике сосны обыкновенной в период благоприятного (2022, слева) и засушливого (2023, справа) летних сезонов.

В целом следует отметить, что основу населения валежника в обоих типах леса составляют виды-космополиты, тогда как численность представителей азиатской люмбрикофауны (*E. n. nordenskioldi*, *E. n. pallida*, *E. sibirica*) довольно низка (табл. 2, 3).

В течение благоприятного летнего сезона (2022), для которого характерно периодическое увлажнение валежника осадками (Архив погоды... 2024), что способствовало его защите от чрезмерного перегревания и высыхания, структура комплексов дождевых червей сохраняла некую стабильность.

В сосняке разнотравном на протяжении летнего сезона все население валежника сосны обыкновенной составляли подстилочные черви (табл. 2, рис. 1) (за исключением единично обнаруженных собственно-почвенных среднеярусных *E. n. pallida*). При этом численные показатели общей плотности населения и биомассы дождевых червей к концу сезона становились ниже, так как взрослые особи могут покидать валежник для дальнейшего расселения, а масса ювенильных особей существенно ниже таковой у взрослых.

В березово-осиновом папоротниковом лесу в валежнике березы повислой мы не наблюдали существенных различий в показателях биомассы дождевых червей на протяжении сезона, значительно отличались лишь только показатели плотности населения второго учета (июль) за счет увеличения доли подстилочных червей (табл. 3). В мелколиственных лесах подстилка маломощная, в связи с чем подстилочные черви большую часть лета в основном населяют валежник (Гераськина, Шевченко, 2018; Гераськина и др., 2020; Ермолов, 2020), однако наибольший вклад

в биомассу комплекса на протяжении всего сезона вносили почвенно-подстилочные черви (рис. 2), главным образом *L. rubellus*.

Следует отметить, что в течение летнего сезона в валежниках каждого исследованного типа леса доля ювенильных особей дождевых червей преобладающих видов и экологических групп (*D. octaedra* в сосняке, *D. rubidus*, *L. rubellus*, *O. lacteum* в березово-осиновом лесу) либо находилась в равном соотношении с долей взрослых (кроме *D. rubidus*), либо превышала таковую (рис. 3), что свидетельствует о благоприятном состоянии популяции, так как в ней с высокой вероятностью происходит смена поколений (Kooch, Haghverdi, 2014; Гераськина, Шевченко, 2018).

В период засушливого летнего сезона (2023) мы наблюдали весьма заметные различия в значениях плотности населения, биомассы и структуре комплексов дождевых червей в разные периоды учета.

При первом учете (июнь) в сосняке разнотравном было отмечено, что валежник сосны обыкновенной сильно пострадал от засухи, так как на многих стволах полностью высохли моховые наросты и кора, где ранее были сосредоточены наибольшие скопления подстилочных червей; комплекс по-прежнему составляли подстилочные черви, однако их численность (и как следствие биомасса) была крайне низка (табл. 2), а доминирующий вид *D. octaedra* встречался единично, подстилочные черви были представлены *D. rubidus* и *E. sibirica*. В почвенных прикопках, сделанных в окрестностях упавших стволов, дождевые черви, в основном подстилочные, также были крайне редки, встречались единично. В последующие учеты (июль, август—сентябрь), когда аномально



Рис. 2. Различия структуры комплексов дождевых червей в валежнике березы повислой в период благоприятного (2022, слева) и засушливого (2023, справа) летних сезонов.

высокая температура (Архив погоды... 2024) стала понижаться и увеличилось месячное количество осадков (табл. 1), плотность населения и биомасса подстилочных червей стали заметно выше. *D. octaedra* вновь стал доминирующим видом (возможно, черви стали заселять увлажненный валежник из подстилки и почвы (Гераськина, Шевченко, 2018; Ермолов, 2023), о чем свидетельствует увеличение их количества и частоты встречаемости в прикопках), а также примечательны обнаруженные в валежнике (данные без повторностей) собственно-почвенные среднеярусные и норные дождевые черви (табл. 2, рис. 1), последние из которых внесли существенный вклад в биомассу комплекса. Следует полагать, что в данном случае представители этих групп, найденные под мхами и корой на границе валежа и почвы, использовали увлажненный осадками валежник как временное местообитание (Koosch, 2012; Гераськина и др., 2020).

В березово-осиновом папоротниковом лесу в начале засушливого сезона (июнь) значительно изменилась структура комплекса дождевых червей валежника березы повислой (табл. 3, рис. 2). Некоторые виды, в основном из группы подстилочных, встречались в валежнике единично, но главное отличие от предыдущих наблюдений (Ермолов, 2020, 2023) заключалось в увеличении доли собственно-почвенных червей, особенно верхнеярусных. Эта группа представлена видом *O. lacteum*, который считается довольно влаголюбивым (Перель, 1975), а поскольку валежник березы повислой более влажный, по сравнению с сосновым (Луговая и др., 2013), и сохранил достаточную увлажненность в засушливый сезон,

то представители этого вида населяли его как временный рефугиум для переживания неблагоприятных условий, что подтверждается уменьшением частоты встречаемости вида в прикопках по мере удаления от ствола. Также в период первого (июнь) и третьего учетов (август—сентябрь) мы наблюдали сравнительно высокую численность и биомассу собственно-почвенного среднеярусного *A. caliginosa*: и, хотя виду свойственна летняя диапауза (Перель, 1975), он также склонен населять влажный валежник (Гераськина и др., 2020; Ермолов, 2020). К концу летнего сезона 2023 г. комплексы дождевых червей валежника березы повислой возвращались к своей ранее отмеченной структуре с доминированием почвенно-подстилочных червей *L. rubellus* (табл. 3, рис. 2), так как собственно-почвенные черви, возможно, стали покидать валежник при достаточном увлажнении почвы осадками, однако их вклад в плотность населения и биомассу комплекса по-прежнему высок по сравнению с учетами как 2022 г., так и прошлых лет (Ермолов, 2020, 2023). Несмотря на изменение структуры комплекса, существенных различий между показателями общей плотности населения и биомассы дождевых червей в течение сезона отмечено не было.

Что касается возрастной структуры, то в валежнике сосны обыкновенной только к концу засушливого сезона (август—сентябрь) при увеличении количества осадков (табл. 1) доля ювенильных особей доминирующего вида *D. octaedra* стала превышать долю взрослых (причем весьма значительно). В то же время в валежнике березы повислой соотношение особей *L. rubellus* разных возрастов на протяжении

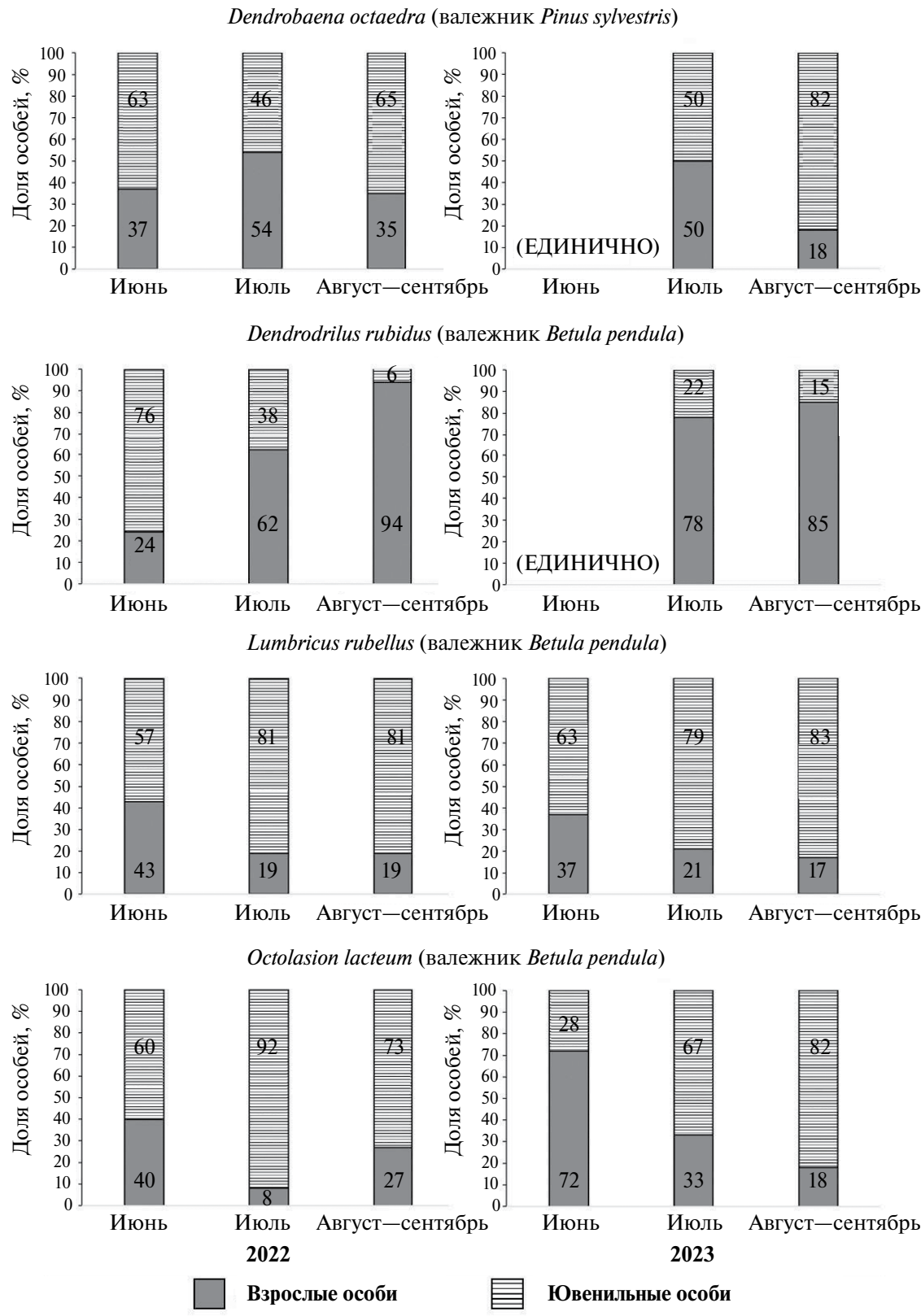


Рис. 3. Возрастная структура преобладающих видов дождевых червей в исследованном валежнике в период благоприятного (2022, слева) и засушливого (2023, справа) летних сезонов.

засушливого сезона оставалось примерно таким же, как и в благоприятный; доля взрослых особей *O. lacteum* сильно превышала долю ювенильных только в первом учете (июнь); *D. rubidus* во время первого учета (июнь) встречался единично, позже в валежнике в основном присутствовали взрослые особи, что также наблюдалось и в благоприятный период (рис. 3). Таким образом, мы можем полагать, что в сосновом валежнике происходит восстановление развивающейся популяции дождевых червей после засушливого периода, а в березовом — возрастная структура популяции дождевых червей осталась практически неизменной.

В некоторых исследованиях принято считать валежник своеобразным рефугиумом, защищающим животных от неблагоприятных абиотических, биотических и антропогенных факторов (Бергман, Воробейчик, 2017; Воробейчик и др., 2020). Наша работа показывает, что справедливость подобных утверждений во многом зависит от определенного типа леса, видов деревьев и особенностей животного населения (в данном случае дождевых червей). Валежник сосны обыкновенной исследовали в сосняке разнотравном, расположенном на дерново-подзолистых и дерново-слабоподзолистых песчаных почвах, которые являются сухими и кислыми, но имеют довольно мощную подстилку (до 7–9 см) из хвои и листвы подлеска, способную удерживать влагу (Ермолов, 2020). Как уже было сказано, подстилочные черви в этом сравнительно сухом и смолистом валежнике обитают под моховыми наростами и корой, фактически дополняя население подстилки и верхних слоев почвы, поскольку в почвах этого типа леса они также являются преобладающей группой (41 % от общего населения) (Ермолов, 2023, 2024), и при чрезмерном высыхании вынуждены его покидать, перебираясь в глубокие слои подстилки — одно из благоприятных местообитаний для подстилочных червей (Всеволодова-Перель, Карпачевский, 1987). В березово-осиновом папоротниковом лесу почвы серые лесные, более влажные, слабокислые с мало-мощной подстилкой (2–3 см), но валежник березы повислой более влажный, не содержит смол и едких веществ, раздражающих покровы дождевых червей; также березовый валежник 2–3 стадии разложения, по сравнению с сосновым, более мягок (определено органолептически) для проникновения в него беспозвоночных. Даже если кора и моховые наросты будут частично высыхать (что мы наблюдали на некоторых фрагментах валежника в июне), дождевые черви смогут обитать в нем, населяя влажную мягкую гниющую древесину. Таким образом, следует полагать, что валежник березы повислой — более устойчивое к засухе местообитание для дождевых червей, так как в нем при неблагоприятных условиях возможно наблюдать высокую численность даже не совсем типичных для валежника собственно-почвенных червей, о чем было сказано ранее.

Сравнив полученные результаты с литературными данными, мы можем обозначить валежник березы повислой как один из влагоудерживающих субстратов, которые дождевые черви могут заселять при переживании засухи. Например, в работе N. M. Plum и J. Filser (2005) показано, что при аномальной засухе в летний период дождевые черви по берегам рек образовывали скопления в торфе, который даже в самые засушливые периоды сохранил высокую влагоемкость, в отличие от бедных влагой глеевых почв, высохших еще весной. *A. caliginosa* считается наиболее приспособленным среди дождевых червей к выживанию в засушливых условиях благодаря способности сравнительно быстро сворачиваться «клубком» и инкапсулироваться в почве, уходя в диапаузу. *E. nordenskioldi* тоже способен выживать, образуя капсулы, тогда как *O. lacteum* сворачивается медленнее и практически не диапauзирует, а *L. rubellus* совсем не сворачивается и высыхает в своих почвенных ходах (Роднянская, 1957; Берман и др., 2002; Кудряшева, 2003; McDaniel et al., 2013). В валежнике все упомянутые виды (включая норную форму *E. nordenskioldi*) были обнаружены в активном состоянии в течение всего засушливого сезона. Таким образом, влажный валежник березы повислой справедливо назвать «универсальным рефугиумом» для дождевых червей.

В подтверждение наших рассуждений для валежника каждого вида дерева проведено попарное сравнение показателей плотности населения и биомассы комплексов дождевых червей в соответствующие учеты благоприятного и засушливого периодов. Из полученных результатов следует, что показатели для комплексов дождевых червей соснового валежника в июне и июле засушливого летнего сезона (2023) статистически значимо отличаются от таковых в благоприятный (2022) (табл. 2). Для комплексов дождевых червей березового валежника различия между этими показателями также были статистически значимы (июнь — плотность населения и биомасса, июль — биомасса). Но поскольку высокое функциональное и видовое разнообразие дождевых червей в березовом валежнике в целом оставалось без изменений, то это может свидетельствовать об обеспечении им условий для выживания полноценного комплекса дождевых червей в периоды засухи.

ВЫВОДЫ

В населении валежника сосны обыкновенной разнотравного сосняка преобладают подстилочные дождевые черви, среди которых доминирует *D. octaedra*; собственно-почвенные среднеярусные и норные черви малочисленны. В березово-осиновом папоротниковом лесу валежник березы повислой населяет полноценный комплекс дождевых червей, который составляют 8 видов, относящихся к 5 различным жизненным формам, с доминированием почвенно-подстилочных червей *L. rubellus*.

Сформировавшиеся комплексы дождевых червей валежника в каждом типе леса сохраняют свою структуру на протяжении всего благоприятного летнего сезона без значительных изменений. Отмечены лишь небольшие колебания плотности населения и биомассы комплексов, обусловленные расселением и сокращением доли взрослых особей и увеличением доли ювенильных в середине и конце сезона (июль—август/сентябрь).

В засушливый летний сезон комплекс дождевых червей валежника сосны обыкновенной в общих чертах сохранил свою структуру. Однако в начале сезона наблюдались изменения в видовом составе преобладающих подстилочных червей и резкое снижение общей плотности населения и биомассы комплекса; к концу сезона отмечено заметное нерегулярное присутствие собственно-почвенных среднеярусных и норных червей и, как следствие, увеличение показателей общей плотности населения и биомассы люмбрицид. Комплекс дождевых червей в валежнике березы повислой значительно изменил свою структуру в начале засушливого летнего сезона (июнь), которая в дальнейшем постепенно восстановилась к исходному состоянию, при этом не утратив видового и функционального разнообразия, наблюдаемого в благоприятный сезон. Числовые значения плотности населения и биомассы комплекса на протяжении засушливого сезона были примерно одинаковы, но ниже, чем в благоприятный сезон. Согласно результатам сравнения качественных и количественных межгодовых характеристик комплексов дождевых червей, березовый валежник является более устойчивым к засухе местообитанием в отличие от соснового.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анциферова О. А., Юсупова Д. И., Сафонова Д. Н. Влияние экологических условий на состав мезофауны и численность дождевых червей в почвах агрофитоценозов Калининградской области // *Известия КГТУ*. 2022. № 65. С. 24—34.
- Архив погоды в Новосибирске [Электронный ресурс]. 2024. URL: <https://arhivpogodi.ru/arhiv/novosibirsk> (дата обращения: 03.05.2024).
- Бергман И. Е., Воробейчик Е. Л. Влияние выбросов металлургического завода на формирование запаса и разложение крупных древесных остатков в елово-пихтовых лесах // *Лесоведение*. 2017. № 1. С. 24—38.
- Берман Д. И., Лейрих А. Н., Алфимов А. В. Об устойчивости дождевого червя *Eisenia nordenskioldi* (Oligochaeta, Lumbricidae) к экстремально низкой влажности почвы на северо-востоке Азии // *Зоологический журнал*. 2002. Т. 81. № 11. С. 1308—1318.
- В девяти районах Новосибирской области из-за засухи ввели режим ЧС [Электронный ресурс] // Сиб. фм. 2023. URL: <https://sib.fm/>
- news/2023/06/27/v-devyati-rajonah-novosibirskoj-oblasti-iz-za-zasuhi-vveli-rezhim-chs (дата обращения: 18.01.2024).
- Витион П. Г. Резистентность педобионтов к засухе в экосистемах // Биологическое разнообразие — основа устойчивого развития: Мат-лы Междунар. науч.-практ. конф. Грозный: ЧГПУ, 2019. С. 30—42.
- Воробейчик Е. Л., Ермаков А. И., Нестеркова Д. В., Гребенников М. Е. Крупные древесные остатки как микростации обитания почвенной мезофауны на загрязненных территориях // *Известия РАН. Серия биологическая*. 2020. № 1. С. 85—95.
- Всеволодова-Перель Т. С. Дождевые черви фауны России: Кадастр и определитель. М.: Наука, 1997. 102 с.
- Всеволодова-Перель Т. С., Карпачевский О. Л. О роли сапрофагов в формировании лесной подстилки // *Лесоведение*. 1987. № 1. С. 28—32.
- Гераськина А. П. Проблемы количественной оценки и учета фаунистического разнообразия дождевых червей в лесных сообществах // *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016. Т. 1. № 2. Р. 1—9.
- Гераськина А. П., Шевченко Н. Е. Биотопическая приуроченность дождевых червей в малонарушенных лесах Тебердинского биосферного заповедника // *Лесоведение*. 2018. № 6. С. 464—478.
- Гераськина, А. П., Куприн А. В., Ермолов С. А., Ухова Н. Л. Распределение почвенных макросапрофагов в элементах лесной мозаики // Научные основы устойчивого управления лесами: Мат-лы IV Всерос. науч. конф. с международным участием. М.: ЦЭПЛ РАН, 2020. С. 18—21.
- Гончаров А. А. Структура трофических ниш в сообществах почвенных беспозвоночных (мезофауна) лесных экосистем: дис...канд. биол. наук: 03.02.08. М.: ИПЭЭ РАН, 2014. 23 с.
- Ермолов С. А. Влияние лесной мозаичности на функциональное разнообразие дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) (на примере лесостепного Приобья Новосибирской области) // *Сибирский экологический журнал*. 2024 (в печати).
- Ермолов С. А. Оценка пространственного распределения дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) в основных типах леса лесостепного Приобья Новосибирской области // *Экология: факты, гипотезы, модели: Мат-лы Всерос. конф. молодых ученых*, 17—21 апреля 2023 г. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 2023. С. 87—93.
- Ермолов С. А. Сообщества дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) хвойных и мелколиственных лесов лесостепного Приобья // *Вопросы лесной науки*. 2020. Т. 3. № 2. С. 1—24.
- Классификация и диагностика почв Западной Сибири. Новосибирск: Ин-т Запсибгипрозем, 1979. 47 с.
- Кошманова Т. А., Лозовская М. В. Педозоологические исследования на аридных территориях // *Естественные науки*. 2008. № 3. С. 30—32.

- Кудряшева И. В. Изменение массы тела дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) в связи с особенностями их водной регуляции в почвах южной лесостепи // Зоологический журнал. 2003. Т. 82. № 5. С. 558—566.
- Луговая Д. Л., Смирнова О. В., Запрудина М. В., Алейников А. А., Смирнов В. Э. Микромозаичная организация и фитомасса напочвенного покрова в основных типах темновойных лесов Печоро-Илычского заповедника // Экология. 2013. № 1. С. 3—10.
- Мугако А. Л. Природа Новосибирской области. Новосибирск: Новосибирский государственный краеведческий музей, 2008. 40 с.
- Перель Т. С. Дождевые черви (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) в лесах Западного Саяна (с описанием нового вида) // Зоологический журнал. 1994. Т. 73. № 2. С. 18—22.
- Перель Т. С. Жизненные формы дождевых червей (*Lumbricidae*) // Журнал общей биологии. 1975. Т. 36. № 2. С. 189—202.
- Погода в Новосибирске [Электронный ресурс]. 2024. URL: <http://www.pogodaiklimat.ru/monitor.php?id=29638> (дата обращения: 03.05.2024).
- Почвы Новосибирской области / Под ред. П. В. Ковалева. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1966. 421 с.
- Роднянская И. С. К вопросу о способности дождевых червей переносить высыхание // Ученые записки МГПУ им. Потемкина. 1957. Т. 65. № 6. С. 131—149.
- Стороженко В. Г. Объемы, структура и динамика разложения древесного опада в коренных ельниках таежной зоны европейской части России // Труды КарНЦ РАН. 2018. С. 1—10. DOI: 10.17076/eco635
- Ashwood F., Vanguelova E. I., Benham S., Butt K. R. Developing a systematic sampling method for earthworms in and around deadwood // *Forest Ecosystems*. 2019. V. 6. № 33. P. 1—12.
- Holmstrup M., Slotsbo S., Henriksen P. G., Bayley M. Earthworms accumulate alanine in response to drought // *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. 2016. V. 199. P. 8—13.
- Kooch Y. Response of earthworms ecological groups to decay degree of dead trees (case study: Sardabrood forest of Chalous, Iran) // *The Journal of Experimental Biology*. 2012 V. 2. P. 532—538.
- Kooch Y., Haghverdi K. Earthworms — good indicators for forest disturbance // *Journal of BioScience and Biotechnology*. 2014. V. 3. № 2. P. 155—162.
- McDaniel J. P., Barbarick K. A., Stromberger M. E., Cranshaw W. Survivability of *Aporrectodea caliginosa* in response to drought stress in a Colorado soil // *Soil Science Society of America Journal*. 2013. V. 77. № 5. P. 1667—1672.
- Plum N. M., Filser J. Floods and drought: Response of earthworms and potworms (*Oligochaeta*: *Lumbricidae*, *Enchytraeidae*) to hydrological extremes in wet grassland // *Pedobiologia*. 2005. V. 49. № 5. P. 443—453.
- Singh J., Schädler M., Demetrio W., Brown G. G., Eisenhauer N. Climate change effects on earthworms — a review // *Soil Organisms*. 2019. V. 91. № 3. P. 113—137.

The Structure of Earthworm Complexes in Forest Deadwood During Moderate and Dry Summer Seasons in Forest Steppes of the Ob Region

S. A. Ermolov^{1,*}

¹Center for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Science
Profsovnaya st. 84/32 bldg., 14, Moscow, 117997, Russia

* E-mail: ermserg96@gmail.com

The investigation evaluates the species and functional diversity of earthworm complexes inhabiting the deadwood of the main tree species in two forest types during the time of conducive and dry summer seasons. The objects of the studying are the mixed-grass pine forest and birch-aspen fern forest in the forest-steppe Ob region of the Novosibirsk area, the deadwood on test areas was represented by tree trunks of 2—3 stage of decomposition, *Pinus sylvestris* and *Betula pendula* respectively. Quantitative counts of earthworms were carried out using manual analysis of deadwood in the field, according to accepted methods. During the research, we found 9 species and subspecies of earthworms belonging to 5 life forms, most of which are cosmopolitan. The main part of the population in *Pinus sylvestris* deadwood is made up by epigeic earthworms; a full-fledged earthworms complex has been found in the *Betula pendula* deadwood. During the conducive summer season, earthworm complexes in each type of forest maintain their structure with slight fluctuations of population density and biomass. During the dry summer season, the *Pinus sylvestris* earthworm complex retains its structure but changes in the composition of the predominant epigeic species and sharp fluctuations in population density and biomass are being observed. The *Betula pendula* deadwood earthworm complex significantly changes its structure at the beginning of the dry summer season, gradually recovering over the course of the following period but there are no statistically significant differences in population density and biomass of the complex. The age structure of individual species in

earthworm complex in both types of forest during a conducive season is characterised by an equivalent ratio of juvenile and adult individuals or a greater proportion of juvenile ones; at the beginning of the dry season the proportion of adults in the complexes is high, the proportion of juvenile individuals increases only towards the end of the season. After comparing the interannual data of earthworm complexes population density and biomass, it was found that the *Betula pendula* deadwood is a more drought-resistant habitat for earthworms, than the *Pinus sylvestris* deadwood.

Keywords: deadwood, earthworms, life forms, forest-steppe Ob region, *Pinus sylvestris*, *Betula pendula*, summer season, earthworm complex.

Acknowledgements: The study has been conducted within the framework of the project “Forest climate-regulating functions and biodiversity” (R&D reg. no. 122111500023-6).

REFERENCES

- Antsiferova O. A., Yusupova D. I., Safonova D. N., Vliyanie ekologicheskikh uslovii na sostav mezofauny i chislennost' dozhdevykh chervei v pochvakh agrofitotsenozov Kaliningradskoi oblasti (Influence of environmental conditions on the composition of mesofauna and the number of earthworms in the soils of agrophytocenoses of the Kaliningrad region), *Izvestiya KGTU*, 2022, No. 65, pp. 24–34.
- Arkhiv pogody v Novosibirske (Weather archive in Novosibirsk), 2024, available at: <https://arhivpogodi.ru/arhiv/novosibirsk> (May 03, 2024).
- Ashwood F., Vanguelova E. I., Benham S., Butt K. R., Developing a systematic sampling method for earthworms in and around deadwood, *Forest Ecosystems*, 2019, Vol. 6, No. 33, pp. 1–12.
- Bergman I. E., Vorobeichik E. L., The effect of a copper smelter emissions on the stock and decomposition of coarse woody debris in spruce and fir woodlands, *Contemporary Problems of Ecology*, 2017, Vol. 10, No. 7, pp. 790–803.
- Berman D. I., Leirikh A. N., Alifimov A. V., Ob ustoychivosti dozhdevogo chervya *Eisenia nordenskioldi* (Oligochaeta, Lumbricidae) k ekstremal'no nizkoi vlazhnosti pochvy na severo-vostoke Azii (On tolerance of earthworm *Eisenia nordenskioldi* (Oligochaeta, Lumbricidae) for extremely low soil moisture in the northeast of Asia), *Zoologicheskii zhurnal*, 2002, Vol. 81, No. 11, pp. 1308–1318.
- Ermolov S. A., Otsenka prostranstvennogo raspredeleniya dozhdevykh chervei (Oligochaeta, Lumbricidae) v osnovnykh tipakh lesa lesostepnogo Priob'ya Novosibirskoi oblasti (Assessment of the spatial distribution of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in the main forest types of the forest-steppe Ob region of the Novosibirsk region), *Ekologiya: fakty, gipotezy, modeli* (Ecology: facts, hypotheses, models), Ekaterinburg, Proc. of All-Russian conf. of Young Scientists, Ekaterinburg, April 7–21, 2023: IERiZh UrO RAN, pp. 87–93.
- Ermolov S. A., Soobshchestva dozhdevykh chervei (Oligochaeta, Lumbricidae) khvoynykh i melkolistvennykh lesov lesostepnogo Priob'ya (Earthworm communities (Oligochaeta, Lumbricidae) of pine forests and small foliage forests in the forest-steppe Ob region), *Voprosy lesnoi nauki*, 2020, Vol. 3, No. 2, pp. 1–24.
- Ermolov S. A., Vliyanie lesnoi mozaichnosti na funktsional'noe raznoobrazie dozhdevykh chervei (Oligochaeta, Lumbricidae) (na primere lesostepnogo Priob'ya Novosibirskoi oblasti) [The influence of forest mosaic on the functional diversity of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) (case study of the forest-steppe Ob region of the Novosibirsk region)], *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*, 2024, In print.
- Geras'kina A. P., Kuprin A. V., Ermolov S. A., Ukhovala N. L., Raspredelenie pochvennykh makrosaprofagov v elementakh lesnoi mozaiki (Distribution of soil macro saprophages in forest mosaic), *Nauchnye osnovy ustoychivogo upravleniya lesami* (Scientific foundations of sustainable forest management), Moscow, Proc. of 4th All-Russian scientific conf. with international participation, Moscow: TsEPL RAN, pp. 18–21.
- Geras'kina A. P., Problemy kolichestvennoi otsenki i ucheta faunisticheskogo raznoobraziya dozhdevykh chervei v lesnykh soobshchestvakh (Problems of quantification and accounting faunal diversity of earthworms in forest communities), *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2016, Vol. 1, No. 2, pp. 1–9.
- Geras'kina A. P., Shevchenko N. E., Biotopicheskaya priurochennost' dozhdevykh chervei v malonarushennykh lesakh Teberdinskogo biosfernogo zapovednika (Biotopic Association of Earthworms in Intact Forests of Teberda Nature Reserve), *Lesovedenie*, 2018, No. 6, pp. 464–478.
- Goncharov A. A., *Struktura troficheskikh nish v soobshchestvakh pochvennykh bespozvonochnykh (mezofauna) lesnykh ekosistem. Diss. kand. biol. nauk* (Structure of trophic niches in communities of soil invertebrates (mesofauna) of forest ecosystems. Cand. biol. sci. thesis), Moscow: IPEE RAN, 2014, 23 p.
- Holmstrup M., Slotsbo S., Henriksen P. G., Bayley M., Earthworms accumulate alanine in response to drought, *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 2016, Vol. 199, pp. 8–13.
- Klassifikatsiya i diagnostika pochv Zapadnoi Sibiri (Classification and diagnostics of soils in Western Siberia), Novosibirsk: In-t Zapsibgiprozem, 1979, 47 p.

- Kooch Y., Haghverdi K., Earthworms — good indicators for forest disturbance, *Journal of BioScience and Biotechnology*, 2014, Vol. 3, No. 2, pp. 155—162.
- Kooch Y., Response of earthworms ecological groups to decay degree of dead trees (case study: Sardabrood forest of Chalous, Iran), *The Journal of Experimental Biology*, 2012, Vol. 2, pp. 532—538.
- Koshmanova T. A., Lozovskaya M. V., Pedozoologicheskoe issledovaniya na aridnykh territoriyakh (Pedozoological studies in arid areas), *Estestvennye nauki*, 2008, No. 3, pp. 30—32.
- Kudryasheva I. V., Izmenenie massy tela dozhdevykh chervei (Oligochaeta, Lumbricidae) v svyazi s osobennostyami ikh vodnoi regulyatsii v pochvakh yuzhnoi lesostepi (Changes in earthworm (Oligochaeta, Lumbricidae) body mass related to their specific water regulation in soils of southern forest-steppe), *Zoologicheskii zhurnal*, 2003, Vol. 82, No. 5, pp. 558—566.
- Lugovaya D. L., Smirnova O. V., Zaprudina M. V., Aleinikov A. A., Smirnov V. E., Mikromozachnaya organizatsiya i fitomassa napochvennogo pokrova v osnovnykh tipakh temnokhvoinykh lesov Pechoro-Ilychskogo zapovednika (Micromosaic structure and phytomass of ground vegetation in main types of dark conifer forests in the Pechora-Ilych state nature reserve), *Ekologiya*, 2013, No. 1, pp. 3—10.
- McDaniel J. P., Barbarick K. A., Stromberger M. E., Cranshaw W., Survivability of *Aporrectodea caliginosa* in response to drought stress in a Colorado soil, *Soil Science Society of America Journal*, 2013, Vol. 77, No. 5, pp. 1667—1672.
- Mugako A. L., *Priroda Novosibirskoi oblasti* (Nature of the Novosibirsk region), Novosibirsk: Novosibirskii gosudarstvennyi kraevedcheskii muzei, 2008, 40 p.
- Perel' T. S., Dozhdevye chervi (Oligochaeta, Lumbricidae) v lesakh Zapadnogo Sayana (s opisaniem novogo vida) (Earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in the forests of Western Sayan (with a description of a new species)), *Zoologicheskii zhurnal*, 1994, Vol. 73, No. 2, pp. 18—22.
- Perel' T. S., Zhiznennye formy dozhdevykh chervei (Lumbricidae) (Life forms of earthworms of the family Lumbricidae), *Zhurnal obshchei biologii*, 1975, Vol. 36, No. 2, pp. 189—202.
- Plum N. M., Filser J., Floods and drought: Response of earthworms and potworms (Oligochaeta: Lumbricidae, Enchytraeidae) to hydrological extremes in wet grassland, *Pedobiologia*, 2005, Vol. 49, No. 5, pp. 443—453.
- Pochvy Novosibirskoi oblasti* (Soils of the Novosibirsk region), Novosibirsk: Nauka. Sib. otd-nie, 1966, 421 p.
- Pogoda v Novosibirske (Weather in Novosibirsk), 2024, available at: <http://www.pogodaiklimat.ru/monitor.php?id=29638> (May 03, 2024).
- Rodnyanskaya I. S., K voprosu o sposobnosti dozhdevykh chervei perenosit' vysykhaniye (On the question of the ability of earthworms to withstand drying out), *Uchenye zapiski MGPU im. Potemkina*, 1957, Vol. 65, No. 6, pp. 131—149.
- Singh J., Schädler M., Demetrio W., Brown G. G., Eisenhauer N., Climate change effects on earthworms — a review, *Soil Organisms*, 2019, Vol. 91, No. 3, pp. 113—137.
- Storozhenko V. G., Ob'emy, struktura i dinamika razlozheniya drevesnogo otpada v korennykh el'nikakh taezhnoi zony evropeiskoi chasti Rossii (Volume, structure and decomposition dynamics of woody debris in primary spruce forests of the taiga zone of European Russia), *Trudy KarNTs RAN*, 2018, No. 5, pp. 1—10.
- V devyati rayonakh Novosibirskoi oblasti iz-za zasukhi vveli rezhim ChS (A state of emergency was introduced in nine districts of the Novosibirsk region due to drought), 2023, available at: <https://sib.fm/news/2023/06/27/v-devyati-rajonah-novosibirskoj-oblasti-iz-za-zasuhi-vveli-rezhim-chs> (January 18, 2024).
- Vition P. G., Rezistentnost' pedobiontov k zasukhe v ekosistemakh (Resistance of pedobionts to drought in ecosystems), *Biologicheskoe raznoobrazie — osnova ustoichivogo razvitiya* (Biological diversity — the basis of sustainable development), Grozny, Proc. of the International. scientific-practical Conf., Grozny: ChGPU, pp. 30—42.
- Vorobeichik E. L., Ermakov A. I., Nesterkova D. V., Grebennikov M. E., Coarse woody debris as microhabitats of soil macrofauna in polluted areas, *Biology Bulletin*, 2020, Vol. 47, No. 1, pp. 87—96.
- Vsevolodova-Perel' T. S., *Dozhdevye chervi fauny Rossiil'* (Earthworms of Russian fauna), Moscow: Nauka, 1997, 102 p.
- Vsevolodova-Perel' T. S., Karpachevskii O. L., O roli saproforogov v formirovanii lesnoi podstilki (On the role of saprophages in the formation of forest litter), *Lesovedenie*, 1987, No. 1, pp. 28—32.

УДК 581.9+595.4+595.7

ГЕРПЕТОБИОНТНЫЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ ИЛЬМОВНИКОВ ЗАПАДНОГО ЗАБАЙКАЛЬЯ¹

© 2024 г. Л. Ц. Хобракова^{а, *}, С. Г. Рудых^а, С. Л. Есюнин^б

^а Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН,

ул. Сахьяновой, д. 6, Улан-Удэ, 670047, Россия

^б Пермский государственный национальный исследовательский университет,

ул. Букирева, д. 15, Пермь, 614068, Россия

* E-mail: khobrakova77@mail.ru

Поступила в редакцию 08.04.2024

После доработки 20.05.2024

Принята к публикации 08.07.2024

Впервые изучен таксономический состав и сезонное распределение герпетобионтных беспозвоночных в растительных сообществах с доминированием ильма приземистого в Западном Забайкалье: паукообразных (пауки, сенокосцы) и жесткокрылых (жужелицы, листоеды, чернотелки, долгоносики) методом почвенных ловушек в 2009, 2018—2019 и 2021 гг. Выявлено 76 видов из 2 классов, 5 отрядов, 16 семейств. Для большинства беспозвоночных характерна летняя и летне-осенняя активность. В ильмовниках создаются условия для существования популяций реликтовых видов насекомых: *Ambrostoma quadriimpressum* (Coleoptera, Chrysomelidae), *Tomapoderus ruficollis* (Coleoptera, Attelabidae), *Pentatoma metallifera* (Heteroptera, Pentatomidae). Среди жуков-жужелиц отмечен *Carabus glyptopterus*, включенный в Красную книгу Республики Бурятия.

Ключевые слова: ильмовники, ильм приземистый, пауки, сенокосцы, прямокрылые, жесткокрылые, чешуекрылые, сезонная активность, Республика Бурятия.

DOI: 10.31857/S0024114824040075, EDN: PDGBDK

Энтомологические исследования ильмовников в основном связаны с изучением вредителей фитофагов в городских условиях (Белицкая и др., 2017; Белицкая, 2019; Телепина, Макаревич, 2019). Имеются данные по консорциям насекомых-фитофагов ильма приземистого (*Ulmus pumila* L.) в условиях Южной Сибири (Тошаков, 2001). Также приводятся сведения о насекомых в растительных сообществах вяза японского (*Ulmus japonica*) в Западном Забайкалье (Чепинога и др., 2020). В целом исследований, касающихся изучения почвенной фауны беспозвоночных животных ильмовников, практически нет.

Исследование почвенных беспозвоночных в зарослях ильма приземистого, системообразующего вида в лесостепи Забайкалья, сохранившегося на северном пределе своего ареала, вызывает интерес с экологической точки зрения — выявление влияния педо- и герпетобионтов на функционирование ильмовых экосистем в условиях степных рефугиумов.

Лиственные леса и рощицы с ильмом приземистым в Забайкалье, несмотря на то, что они широко

распространены в лесостепи, уникальны, так как являются третичными неморальными реликтами — остатками тургайской флоры (Пешкова, 1972; Камелин, 1987; Лавренко и др., 1991; Беликович, Галанин, 2005; Попова, 2006; Галанин и др., 2009; Бутина, 2009, 2014; Намзалов и др., 2016; Холбоева и др., 2018; Пяк, Намзалов, 2019; Холбоева, 2018, 2019). Ильмовники встречаются на южных шлейфах невысоких отрогов, предгорных равнинных участках и склонах небольшой крутизны с супесчаными и суглинистыми каштановыми почвами и в поймах рек Селенгинского среднегорья (620—700 м).

Цель работы — изучить видовой состав почвенных беспозвоночных и их сезонную динамику активности в ильмовниках Западного Забайкалья.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования были проведены в ильмовниках Тапхарской котловины (Селенгинское среднегорье, Западное Забайкалье). В Тапхарской котловине ильм

¹ Работа выполнена в рамках темы госзадания, проект 121030900138-8, ФГБУН Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН.



Рис. 1. Ильмовники в Тапхарской котловине (фото Л.Ц. Хобраковой).

приземистый, или низкий, образует разные по облику заросли, формируя своеобразный саванноидный ландшафт: мелкокустарниковые густые — на южных песчано-каменистых склонах, крупнокустарниковые разреженные — на предгорных плоских песчаных участках и нередко одиночные невысокие деревья с раскидистой кроной — в ложбинах временных водотоков (рис. 1).

Изученный ильмовник разнотравно-твердоватоосоковый приурочен к отрогам Ганзуриноского хребта у подгорного шлейфа сопки Тапхар-Обоо, координаты — 51°44' с. ш., 107°20' в. д., высота над ур. м. — 541 м (Балданов и др., 2012). Поверхность почвы покрыта ветошью. Ильм приземистый формирует первый ярус древостоя высотой 1.3—1.5 м. Подлесок практически отсутствует, единично встречаются кустарники караганы бурятской (*Caragana buriatika* Pesch.) и караганы карликовой (*C. pygmaea* (L.) DC). Травостой однородный, маловидовой. Доминирующие виды растений — осока твердоватая (*Carex duriuscula* С. А. Меу), лапчатка бесстебельная (*Potentilla acaulis* L.). Также представлены такие виды,

как полынь замещающая (*Artemisia commutata* Bess.), полынь холодная (*A. frigida* Willd.), лапчатка двувильчатая (*Potentilla bifurca* L.), серпуха васильковая (*Serratula centauroides* L.), марь остистая (*Chenopodium aristatum* L.) и др. Почва под ильмовниками характеризуется как стратозем светлогумусовый водно-аккумулятивный (Балданов и др., 2012).

Материал по почвенным беспозвоночным собран методом почвенных ловушек и почвенных живоловушек (Barber, 1931; Голуб и др., 2012), по обитающим в кроне ильмов жесткокрылым *Ambrostoma quadriimpressum*, *Tomapoderus ruficollis*, клопу *Pentatoma metalifera* — методом «стряхивающих» ловушек» (Голуб и др., 2012).

Материал по жукам-жужелицам собран в трех биотопах ильмовников — мелкокустарниковом (2074 экземпляра), крупнокустарниковом (2518 экземпляров), древовидном (835 экземпляров).

Материал по паукам и сенокосцам собран: в ильмовнике мелкокустарниковом в 2018 г. — 214 экземпляров пауков и 12 экземпляров сенокосцев,

Таблица. Таксономический состав и сезонное распределение почвенных беспозвоночных ильмовников в Тапхарской котловине

№	Таксон	Месяц / декада																	
		IV		V		VI		VII		VIII		IX		X					
		3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2			
Класс Паукообразные (Arachnida)																			
Отряд Пауки (Aranei)																			
Семейство Theridiidae																			
1	<i>Enoplognatha serratosignata</i> (L. Koch, 1879)																		
2	<i>Phylloneta impressa</i> (L. Koch, 1881)										+								
3	<i>Steathoda albomaculata</i> (DeGeer, 1778)							++	++	++	++	+							
Семейство Linyphiidae																			
4	<i>Moebelotinus transbaikalicus</i> (Eskov, 1989)				+													+	+ю
Семейство Araneidae																			
5	<i>Araneus grossus</i> (C. L. Koch, 1844)									+									
Семейство Lycosidae																			
6	<i>Alopecosa licenti</i> (Schenkel, 1953)						+		++										++ю
7	<i>Alopecosa subrufa</i> (Schenkel, 1963)			++	++	+++	+++	++	++			+	+			+	+		
8	<i>Mustelcosa dimidiata</i> (Thorell, 1875)				++	+++	+++												
9	<i>Xerolycosa miniata</i> (C. L. Koch, 1834)																+	+	+
Семейство Agelenidae																			
10	<i>Agelena labyrinthica</i> (Clerck, 1757)									++	+	+							+
Семейство Gnaphosidae																			
11	<i>Berlandina potanini</i> Schenkel, 1963				+														
12	<i>Drassodes natali</i> Esysunin & Tuvneva, 2002			+	++	++	++	++	+				+						
13	<i>Gnaphosa mandschurica</i> Schenkel, 1963				+														
14	<i>Gnaphosa mongolica</i> Simon, 1895			++	+++	+++	+++	++	++	++	++								
15	<i>Micaria lenzi</i> Bösenberg, 1899							+											
16	<i>Zelotes baltistanus</i> Caporiacco, 1934						+			+			+						

Таблица. Продолжение

№		Таксон	Месяц / декада																								
			IV	V			VI			VII			VIII			IX			X								
			3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	
17	<i>Zelotes barkol</i> Platnick & Song, 1986															++	+	+			+						
18	<i>Zelotes potanini</i> Schenkel, 1963			++	+++	+++	++	++	++	++	+										+						
Семейство Philodromidae																											
19	<i>Philodromus cespitum</i> (Walckenaer, 1802)	+																									
20	<i>Thanatus coloradensis</i> Keyserling, 1880		+			++																					
21	<i>Thanatus stepposus</i> Logunov, 1996						++																				
Семейство Thomisidae																											
22	<i>Psammittis albidus</i> (Grese, 1909)		++	+																							
23	<i>Spiracme striatipes</i> (L. Koch, 1869)																					+					
24	<i>Tmarus rimosus</i> Paik, 1973										+																
25	<i>Xysticus cristatus</i> (Clerck, 1757)				+																						
26	<i>Xysticus hedini</i> Schenkel, 1936					+	+																				
27	<i>Xysticus sjostedti</i> Schenkel, 1936		++	+++	+++	+++	++	++	++	++									+								
Семейство Salticidae																											
28	<i>Chalcoscirtus glacialis</i> Caporacco, 1935						+																				
Отряд Сенокосцы (Opiliones)																											
Семейство Phalangidae																											
29	<i>Homolophus arcticus</i> Banks, 1893						+++							+	+	+	+	++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	++	
Класс Насекомые (Insecta)																											
Отряд Прямокрылые (Orthoptera)																											
Семейство Bradyporidae																											
30	<i>Deracantha onos</i> (Pallas, 1772)						+	++	++	++	+	+															
Отряд Жесткокрылые (Coleoptera)																											
Семейство Scarabidae																											
31	<i>Agonum gracilipes</i> (Duftschmid, 1812)												+					+									
32	<i>Amara biarticulata</i> Motschulsky, 1844						+											+			+						
33	<i>Amara brevicollis</i> Chaudoir, 1850												+	++	+++	+	++	+++	+	++	++	+	++	++	++	++	
34	<i>Amara fodinae</i> Mannerheim, 1825					+		+				+	+	++	++	+	++	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
35	<i>Amara gigantea</i> (Motschulsky, 1844)					+							+														
36	<i>Amara microdera</i> (Chaudoir, 1844)																							+			

Таблица. Продолжение

№	Таксон	Месяц / декада																			
		IV			V			VI			VII			VIII			IX			X	
		3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	1	2
37	<i>Amara ruficola</i> C. Zimmermann, 1832																		+		
38	<i>Amara saginata vilis</i> Tschitscherin, 1894					+															
39	<i>Amara violacea</i> Motschulsky, 1844					+															
40	<i>Bradycellus glabratus</i> Reitter, 1894																				
41	<i>Calosoma denticolle</i> Gebler, 1833																				
42	<i>Carabus glyptopterus</i> Fischer von Waldheim, 1828																				
43	<i>Carabus kruberi</i> Fischer von Waldheim, 1822																				
44	<i>Coryra fusula</i> (Steven in Dejean, 1825)																				
45	<i>Cicindela coerulea nitida</i> Lichtenstein, 1796																				
46	<i>Cylindera obliquefasciata</i> (M. F. Adams, 1817)																				
47	<i>Cymindis binotata</i> Fischer von Waldheim, 1820																				
48	<i>Harpalus acupalpoides</i> Reitter, 1900																				
49	<i>Harpalus amplicollis</i> Ménétrés, 1848																				
50	<i>Harpalus anputatus obtusus</i> (Gebler, 1833)																				
51	<i>Harpalus brevicornis</i> Germar, 1824																				
52	<i>Harpalus calceatus</i> (Duftschmid, 1812)																				
53	<i>Harpalus froelichi</i> Sturm, 1818																				
54	<i>Harpalus lumbaris</i> Mannerheim, 1825																				
55	<i>Harpalus macronotus</i> Tschitscherin, 1893																				
56	<i>Harpalus pallidipennis</i> A. Morawitz, 1862																				
57	<i>Harpalus viridanus</i> Motschulsky, 1844																				

Таблица. Окончание

№	Таксон	Месяц / декада																			
		IV				V				VI				VII				VIII			
		3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	X
58	<i>Harpalus vittatus</i> Gebler, 1833								+						+			+			
59	<i>Poecilus gebleri</i> (Dejean, 1828)					++	++		++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	+	
60	<i>Pseudotaphoxenus dauricus dauricus</i> (Fischer von Waldheim, 1823)											+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Семейство Chrysomelidae																					
61	<i>Ambrostoma quadrimpressum</i> (Motschulsky, 1845)				+									+	++	+					
Семейство Tenebrionidae																					
62	<i>Anatolica aucta</i> (Faldermann, 1835)	+++	+++	++	++	++	++							+	+	+		+			
63	<i>Blaps reflexa</i> Gebler, 1832														+	+		+			
64	<i>Blaps rugosa</i> Gebler, 1825	+	++	++	+++	+++	+++											+			
65	<i>Gonocephalum reticulatum</i> Motschulsky, 1853							+													
66	<i>Melanesites faldermanni</i> (Mulsant et Rey, 1859)							+													
67	<i>Platyscelis brevis</i> Baudi, 1876	+++	+++	++	++	++	++											+	+		
Семейство Curculionidae (Lixinae, Cleonini)																					
68	<i>Asproparthenis salebroscollis</i> (Boheman, 1842)		++					+	+												
69	<i>Bothynoderes declivis</i> (Olivier, 1807)								+												
70	<i>Chromonotus bipunctatus</i> Zoubkoff, 1829		++	++	++			+										+	+	+	+
71	<i>Cleonis pigra</i> (Scopoli, 1763)		+																		
72	<i>Pleurocleonus sollicitus</i> (Gyllenhal, 1834)		++	++	++			+										+	+	+	
73	<i>Scaphomorphus vibex</i> Pallas, 1781												+								
74	<i>Stephanocleonus fossulatus</i> Fischer de Waldheim, 1823			+++	++													+			
75	<i>Stephanocleonus paradoxus</i> (Fahraeus, 1842)							+													
Отряд Чешуекрылые (Lepidoptera)																					
Семейство Sphingidae																					
76	<i>Callambulyx tatarinovi</i> (Bremer et Grey, [1852] 1853)	++к												г	+++г	+++г	++г	г			

Примечание: + – низкая численность (единичные экземпляры (1–2 экземпляра), ++ – средняя численность (3–10 экземпляров), +++ – высокая численность (> 10 экземпляров). Стадии развития: ю – ювенильные особи, г – гусеницы, к – куколки.

в 2019 г. — 162 экземпляра пауков и 14 экземпляров сенокосцев; в ильмовнике крупнокустарниковом в 2018 г. — 281 экземпляр пауков и 117 экземпляров сенокосцев, в 2019 г. — 346 экземпляров пауков и 256 экземпляров сенокосцев, в 2021 г. — 32 экземпляра пауков. Всего собрано 1035 экземпляров пауков и 399 экземпляров сенокосцев.

В каждом биотопе действовало по 20 почвенных ловушек с 4-процентным раствором формалина. Материал выбирался каждые 10 дней в течение всего вегетационного сезона с мая по октябрь в 2009, 2018, 2019 гг.; в 2021 г. — с середины мая по вторую декаду июня (живоловушки).

Список крупных таксонов приводится в систематическом порядке, видовой состав внутри семейств — в алфавитном порядке. Таксономическая принадлежность пауков дается по всемирному каталогу пауков (World Spider Catalog, 2024), жуужелиц (Catalogue of Palaearctic Coleoptera, 2017), чернотелок — по каталогу палеарктических жесткокрылых (Catalogue of Palaearctic Coleoptera, 2020), долгоносиков-клеонин — по всемирному каталогу долгоносиков (World Catalogue of the Curculionidae, 2017).

Идентификация беспозвоночных производилась с использованием следующих источников: пауков (Dondale, Redner, 1978; Song et al., 1999; Dondale et al., 2003; Nentwig et al., 2024; World Spider Catalog, 2024), сенокосцев (Tchemeris et al., 1998; Фарзалиева, Есюнин, 2000), клопов (Корсун, 2012), жуужелиц (Крыжановский, 1965; Лафер, 1989; Шиленков, 1996), листоедов (Медведев, 1992), чернотелок (Медведев, 1990, 1992; Мордкович, Кнор, 1990), долгоносиков-клеонин (Тер-Минасян, 1988; Егоров и др., 1996), бражников (Изерский, 1999; Чистяков, 2001), павлиноглазок и хохлаток (Изерский, 1999).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Выявлен таксономический состав и изучено сезонное распределение почвенных беспозвоночных ильмовников в Тапхарской котловине. Фауна почвенных беспозвоночных животных ильмовников представлена 76 видами из разных систематических групп паукообразных (Arachnida) и насекомых (Insecta).

Паукообразные. Для Бурятии известно 488 видов пауков (Данилов, 2008). Паукообразные Тапхарской котловины представлены пауками (Aranei) и сенокосцами (Opiliones). Среди пауков отмечено 28 видов из 9 семейств (Theridiidae, Linyphiidae, Araneidae, Lycosidae, Agelenidae, Gnaphosidae, Philodromidae, Thomisidae, Salticidae). Среди них наиболее разнообразны представители семейств Gnaphosidae (*Berlandina potanini*, *Drassodes natali*, *Gnaphosa mand-schurica*, *G. mongolica*, *Micaria lenzi*, *Zelotes baltistanus*, *Z. barkol*, *Z. potanini*) и Thomisidae (*Psammittis albidus*, *Spiracme striatipes*, *Tmarus rimosus*, *Xysticus cristatus*, *X. hedini*, *X. sjostedti*). 3—4 вида включают Lycosidae (*Alopecosa licenti*, *A. subrufa*, *Mustelicos*

Xerolycosa miniata), Theridiidae (*Enoplognatha serratosignata*, *Phylloneta impressa*, *Steatoda albomaculata*), Philodromidae (*Philodromus cespitum*, *Thanatus coloradensis*, *T. stepposus*). Остальные семейства представлены только одним видом: Linyphiidae (*Moebelotinus transbaikalicus*), Araneidae (*Araneus grossus*), Agelenidae (*Agelena labyrinthica*), Salticidae (*Chalcoscirtus glacialis*). Сенокосцы (Opiliones) представлены только одним видом из семейства Phalangidae (*Homolophus arcticus*).

Анализ сезонной активности пауков и сенокосцев позволил выявить шесть групп.

Весенняя группа (восемь видов). В ильмовниках они встречаются в течение всего мая (*Enoplognatha serratosignata*, *Berlandina potanini*, *Philodromus cespitum* (все лето активен, но летом в травостое), *Psammittis albidus*, *Xysticus cristatus* (все лето активен, но летом в травостое), *Mustelicos dimidiata*, *Gnaphosa mand-schurica*, *Thanatus coloradensis*).

Весенне-летняя группа (четыре вида). В ильмовниках *Gnaphosa mongolica* присутствует со второй декады мая по вторую декаду июля; *Drassodes natali* — со второй декады мая по первую декаду августа; *Steatoda albomaculata*, *Zelotes baltistanus* отмечены с третьей декады мая по первую-вторую декаду августа.

Летняя группа (семь видов). В ильмовниках *Xysticus hedini* встречается в первой-второй декадах июня, *Micaria lenzi*, *Thanatus stepposus*, *Chalcoscirtus glacialis* — во второй декаде июня, *Araneus grossus* (крупные кругопряды, как правило, летне-осенние) — в первой декаде июля, *Tmarus rimosus* — во второй декаде июля, *Phylloneta impressa* — в третьей декаде июля.

Весенне-осенняя группа (пять видов). Это, скорее, весенняя группа, осенью появляется последняя личиночная стадия, она зимует, весной линяет на имаго. В ильмовниках *Alopecosa subrufa*, *Zelotes potanini*, *Xysticus sjostedti* отмечены дважды: в начале сезона (вторая декада мая — первая-вторая декада июля) и конце сезона (весь сентябрь); *Moebelotinus transbaikalicus* — в начале сезона (вторая декада мая), ювенильные особи — в конце сезона (первая-вторая декады октября); *Alopecosa licenti* — в начале сезона (третья декада мая — вторая декада июля), ювенильные особи — в конце сезона (вторая декада октября).

Летне-осенняя группа (два вида). В ильмовниках *Zelotes barkol* обнаруживается с первой декады августа по вторую декаду сентября. *Agelena labyrinthica* отмечена с первой декады июля по вторую декаду октября (ювенильные особи); половозрелые особи — летняя форма, осенью многочисленны расселяющиеся личиночные стадии (Nentwig et al., 2024).

Осенняя группа (три вида). В ильмовниках ювенильные особи пауков *Xerolycosa miniata* отмечаются с третьей декады сентября по вторую декаду октября. Вид весенне-летний, спаривание происходит в конце весны, самки все лето активны; осенью многочисленны расселяющиеся личиночные стадии (Nentwig et al., 2024). *Spiracme striatipes* отмечен в третьей декаде

сентября. Сенокосцы *Homolophus arcticus* встречаются с первой декады августа до конца октября. Их ювенильные особи отмечались в ильмовниках со второй декады июня.

Прямокрылые представлены крупным нелетающим кузнечиком — толстуном Палласа (*Deracantha onos*) (семейство Bradyporidae). Сезонная активность вида отмечена в июне и июле.

Среди **Жесткокрылых** наиболее полно изучены Carabidae, определены некоторые представители семейств Chrysomelidae, Tenebrionidae, Curculionidae.

Семейство Carabidae. Для фауны Бурятии известно 455 видов жуужелиц (Хобракова и др., 2014). Фауна жуужелиц Тапхарской котловины подробно изучена (Хобракова, 2012). Видовой состав жуужелиц ильмовников более разнообразен по сравнению с залежами, степями и сосняками. Здесь отмечено 30 видов жуужиков-жуужелиц, относящихся к 12 родам. Большинство видов относятся к родам *Harpalus* (*H. acupalpoides*, *H. amplicollis*, *H. amputatus obtusus*, *H. brevicornis*, *H. calceatus*, *H. froelichi*, *H. lumbaris*, *H. macronotus*, *H. pallidipennis*, *H. viridanus*, *H. vittatus*) и *Amara* из подрода *Curtonotus* (*A. biarticulata*, *A. brevicollis*, *A. fodinae*, *A. gigantea*, *A. microdera*, *A. rupicola*, *A. saginata vilis*, *A. violacea*). Такое преобладание представителей родов *Harpalus* и *Amara* характерно для степных и лесостепных экосистем Забайкалья. Также в ильмовниках отмечены такие виды, как *Agonum gracilipes*, *Bradycellus glabratus*, *Calosoma denticolle*, *Carabus glyptopterus*, *C. kruberi*, *Corsyra fusula*, *Cicindela coerulea nitida*, *Cylindera obliquefasciata*, *Cymindis binotata*, *Poecilus gebleri*, *Pseudotaphoxenus dauricus dauricus*. Среди перечисленных видов *Carabus glyptopterus* является редким степным реликтом. По численности доминируют *Poecilus gebleri*, *Harpalus calceatus*, *Carabus glyptopterus* и *Cymindis binotata*.

Сезонную активность жуужелиц в ильмовниках, в отличие от прочих групп беспозвоночных, исследованных по наличию в почвенных ловушках, анализировали по срокам размножения. Выделено 4 группы:

Весенне-раннелетние виды: *Carabus kruberi*.

Среднелетние виды: *Amara saginata vilis*, *Bradycellus glabratus*, *Carabus glyptopterus*, *Cylindera obliquefasciata*, *Harpalus amplicollis*, *H. froelichi*, *H. lumbaris*, *H. acupalpoides*, *H. amputatus obtusus*, *H. macronotus*, *Poecilus gebleri*.

Летне-осенние виды: *Agonum gracilipes*, *Amara brevicollis*, *A. gigantea*, *A. fodinae*, *A. violacea*, *Calosoma denticolle*, *Cicindela coerulea nitida*, *Cymindis binotata*, *Harpalus brevicornis*, *H. calceatus*, *H. pallidipennis*, *H. vittatus*, *H. viridanus*, *Pseudotaphoxenus dauricus dauricus*. Массовый вылет представителей *Harpalus* во второй половине лета (август), вероятно, связан с цветением в это время полыни — кормового растения.

Осенняя группа. Виды встречаются с третьей декады августа по вторую декаду сентября: *Amara microdera*, *A. biarticulata*, *A. rupicola*, *Corsyra fusula*.

Семейство Chrysomelidae. Представлено одним видом — *Ambrostoma quadriimpressum*. Сезонная активность вида проявляется с середины июня до середины августа. Личинки уходят на окукливание в почву, например, в Монголии это происходит в августе (Медведев, Воронова, 1976).

Семейство Tenebrionidae. Для степей Западного Забайкалья известно 10 видов (Доржиева, Чимитова, 2008, 2010), Бурятии — 26 видов чернотелок (Кнор, 1974; Медведев, 1990; Khobrakova et al., 2019). В ильмовниках выявлено 6 видов жуужиков-чернотелок — *Anatolica aucta*, *Blaps reflexa*, *B. rugosa*, *Melanesthes faldermanni*, *Platyscelis brevis*, *Gonocephalum reticulatum*.

Анализ сезонной активности чернотелок в ильмовниках позволил выделить три группы.

Раннелетняя группа. В первой декаде июня встречаются *Gonocephalum reticulatum* и *Melanesthes faldermanni*.

Позднелетне-осенняя группа. С третьей декады июля до первой декады сентября встречается *Blaps reflexa*.

Весенне-осенняя группа. В ильмовниках *Anatolica aucta*, *Platyscelis brevis* начинают массово встречаться уже с третьей декады апреля, *Blaps rugosa* появляется в начале мая.

В чиевой степи, по сравнению с ильмовниками, в первой половине вегетационного периода (май-июнь) разнообразие и численность чернотелок значительно выше (Хобракова и др., 2015). Здесь жуужики начинают встречаться уже с третьей декады апреля, что связано с периодом размножения, до первой декады июня. Личиночное развитие происходит в почве в течение июня-июля. Выход молодых чернотелок отмечается с третьей декады июля до второй декады сентября.

Семейство Curculionidae. Для Бурятии известно 47 видов долгоносиков из трибы Cleonini (Егоров, 1989; Чабаненко, Легалов, 2009; Volovnik et al., 2021).

В ильмовниках Тапхарской котловины выявлено 8 видов жуужиков-долгоносиков, относящихся к подсемейству Lixinae из трибы Cleonini, — *Asproparthenis salebroscicollis*, *Bothynoderes declivis*, *Chromonotus bipunctatus*, *Cleonis pigra*, *Pleurocleonus sollicitus*, *Scaphomorphus vibex*, *Stephanocleonus fossulatus*, *S. paradoxus* (Volovnik et al., 2021).

Анализ сезонной активности долгоносиков позволил выявить три группы.

Весенняя группа. В течение всего мая в ильмовниках единично встречаются *Cleonis pigra* и *Stephanocleonus paradoxus*.

Весенне-летняя группа. С начала мая до конца июня в ильмовниках отмечаются *Asproparthenis salebroscicollis* и единично *Bothynoderes declivis* и *Scaphomorphus vibex*.

Весенне-осенняя группа. Весенняя активность долгоносиков *Chromonotus bipunctatus*, *Pleurocleonus*

sollicitus, *Stephanocleonus fossulatus* регистрируется с первой декады мая по вторую декаду июня, осенняя — в течение всего сентября — первой декады октября.

Чешуекрылые представлены семейством Бражники (*Sphingidae*). Для Бурятии известно 14 видов бражников (Чешуекрылые Бурятии, 2007).

Гусеницы *Callambulyx tatarinovii*, филофага ильма приземистого, в районе исследований, по данным из почвенных ловушек, зарываются в почву для последующего окукливания в последней декаде июля — августе с пиком в первой декаде августа. Зимуют куколками.

В конце апреля 2019 г. куколки бражника Татаринова (*Callambulyx tatarinovii*) обнаружены под мощным слоем опада в почве на глубине 2—12 см в среднем в количестве 1.5 экземпляра на дерево.

Также в районе исследований возможно нахождение *Caligula boisduvalii* (*Saturniidae*). Гусеницы данного вида, филофага лиственных пород, многочисленного в некоторые годы, окукливаются в сетчатом паутинном коконе под укрытиями на поверхности почвы в конце первой декады — середине июля. Куколки диапаузируют в среднем в течение месяца. Так, например, 7—10.08.1990 в окрестностях с. Дэбэн (Селенгинский р-н Республики Бурятия) коконы данного вида в значительном количестве найдены под упавшими стволами ильма приземистого.

В ильмовниках Тапхарской котловины обитают жужелица драгоценнокрылая (*Carabus glyptopterus*), бражник Татаринова и хохлатка Давида (*Nerice davidi*), занесенные в Красную книгу Бурятии (Гордеев и др., 2023; Дубатовлов, Гордеева, 2023; Хобракова, 2023).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе исследования герпетобионтных насекомых, обитающих в пределах растительных сообществ с доминированием ильма приземистого в Западном Забайкалье, впервые приведены данные по их видовому составу и сезонному распределению. Среди паукообразных отмечено 28 видов пауков из 9 семейств и 1 вид сенокосцев. Комплекс герпетобионтных видов насекомых включает 48 видов из 6 семейств 3 отрядов (*Coleoptera* — 46 видов, *Orthoptera* и *Lepidoptera* — по 1 виду). Пики сезонной активности напочвенных беспозвоночных в оптимальных условиях произрастания ильма приземистого в Западном Забайкалье реализуются в различные сроки. Так, наибольшая численность наблюдается у половозрелых пауков в последней декаде мая — второй декаде июня (с сентября большей частью обнаруживаются ювенильные особи; сенокосцев — в сентябре и первой декаде октября; жужелиц — с третьей декады июля до второй декады августа; чернотелок и долгоносиков-клеонин — в мае).

Анализ сезонной активности почвенных беспозвоночных позволяет предположить, что у некоторых видов (бражник Татаринова) жизненный цикл полностью реализуется в ильмовниках, но у большинства видов здесь проходит часть жизненного цикла или же регистрируются случайные заходы из соседних степных участков.

Уникальность зарослей ильма приземистого подчеркивается нахождением восточноазиатских реликтов, развивающихся на этом растении, таких как амб्रोства вдавленноточечная (*Ambrostoma quadrimpressum*) (*Chrysomelidae*), трубковерт красногрудый (*Tomapoderus ruficollis*) (*Attelabidae*), клоп щитник металлоносный (*Pentatoma metallifera*) (*Pentatomidae*). В ильмовниках Тапхарской котловины обитают виды, занесенные в Красную книгу Бурятии: жужелица драгоценнокрылая, бражник Татаринова и хохлатка Давида.

Почвенная фауна беспозвоночных ильмовников Забайкалья требует дальнейших всесторонних исследований. Например, не изучены вредители ильма приземистого, формирующие многовидовые комплексы: питающиеся растительными соками фитофаги (тли, цикадки, клопы), галлообразователи, дендрофаги (короеды, златки и т. д.).

В зарослях ильма, в отличие от открытых участков лесостепи, формируются особые микроклиматические условия с более высокими уровнями влажности, защиты от прямых солнечных лучей, ветра, при этом до некоторой степени видовой состав и плотность популяций насекомых под ильмами и на открытой местности различны. Так, в 2019 г. в почвенные ловушки, поставленные под ильмами крупнокустарниковыми, было собрано 256 экземпляров сенокосцев, а под ильмами мелкокустарниковыми — 14 экземпляров. В засушливом 2009 г. численность жужелицы драгоценнокрылой была очень высокой (Хобракова, 2012), тогда как во влажных 2018 и 2019 гг. ее численность резко сократилась — почти в 20 раз.

Таким образом, ильм приземистый является системообразующим видом в лесостепи, а мощный опад в виде листьев формирует более комфортную среду обитания почвенных и герпетобионтных беспозвоночных по сравнению с окружающей степью, что, в свою очередь, позволило сохранить некоторые неморальные виды в реликтовых ильмовых рощах (рефугиумах).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балданов Б. Ц., Убугунова В. И., Убугунов В. Л. Разнообразие почв Тапхарских котловин // Вестник Бурятской государственной сельскохозяйственной академии им. В. Р. Филиппова. 2012. № 3(28). С. 24—30.
- Беликович А. В., Галанин А. В. Забайкальский харганат как тип растительности // Комаровские чтения. 2005. Вып. 52. С. 98—126.

- Белицкая М. Н. Дендрофаги *Ulmus* spp. в насаждениях Поволжья // World Ecology Journal. 2019. V. 9. № 1. С. 24—39.
- Белицкая М. Н., Грибуст И. Р., Филимонова О. С. Филлофаги древесных растений рода *Ulmus* в защитных насаждениях аридной зоны // Экология и безопасность в техносфере: современные проблемы и пути решения: Сборник трудов Всерос. науч.-практ. конф. молодых ученых, аспирантов и студентов. 2017. С. 282—287.
- Бутина Н. А. Ильмовники Восточного Забайкалья: анализ флористического и фитоценотического разнообразия, биоэкологические особенности видов рода *Ulmus* L.: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05. Улан-Удэ, 2009. 23 с.
- Бутина Н. А. Систематический анализ флоры ильмовников Восточного Забайкалья // Ученые записки ЗабГУ. 2014. № 1 (54). С. 13—17.
- Галанин А. В., Беликович А. В., Роевко Е. Н. Конспект дендрофлоры Даурии // Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН. 2009. Вып. 3. С. 4—32.
- Голуб В. Б., Цуриков М. Н., Прокин А. А. Коллекции насекомых: сбор, обработка и хранение материала. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 339 с.
- Гордеев С. Ю., Гордеева Т. В., Дубатов В. В. Бражник Татаринова *Callambulyx tatarinovii* (Bremer et Grey, [1852] 1853) // Красная книга Республики Бурятия. Животные. Белгород: Константа, 2023. С. 91.
- Данилов С. Н. Каталог пауков (Arachnida, Aranei) Забайкалья. Улан-Удэ: Изд-во Бурятского научного центра СО РАН, 2008. 108 с.
- Доржиева О. Д., Чимитова А. Б. Роль жуков-чернотелок в трансформации органических веществ в степных экосистемах Селенгинского среднегорья и Витимского плоскогорья // Вестник Бурятского государственного университета. Биология, география. 2008. № 4. С. 179—182.
- Доржиева О. Д., Чимитова А. Б. Структура населения жуков-чернотелок степей Забайкалья // Вестник Бурятского государственного университета. Биология, география. 2010. № 4. С. 163—166.
- Дубатов В. В., Гордеева Т. В. Хохлатка Давида *Nerice davidi* Oberthür, 1883 // Красная книга Республики Бурятия. Животные. Белгород: Константа, 2023. С. 93.
- Егоров А. Б. Материалы по фауне и экологии долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) Забайкалья // Насекомые и паукообразные Сибири. Иркутск, 1989. С. 84—97.
- Егоров А. Б., Жерихин В. В., Коротяев Б. А. Сем. Curculionidae — долгоносики, или слоники // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 1996. Т. 3. Ч. 3. С. 249—311, 431—516.
- Изерский В. В. Бомбикоидные чешуекрылые (сем. Bombycidae, Endromididae, Lasiocampidae, Brahmaeidae, Saturniidae, Sphingidae) и хохлатки (сем. Notodontidae) Сибири и Дальнего Востока. Киев: Гнозис, 1999. 160 с.
- Камелин Р. В. Флороценоотипы растительности Монгольской Народной Республики // Ботанический журнал. 1987. Т. 72. № 12. С. 1580—1595.
- Кнор И. Б. Видовой состав и экологические особенности чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Бурятии // Известия СО АН СССР. Серия биологических наук. 1974. № 15. Вып. 3. С. 56—60.
- Корсун О. В. Природа Забайкалья. Беспозвоночные животные. Полевой атлас. Чита: Экспресс-издательство, 2012. 528 с.
- Крыжановский О. Л. Жуки-жужелицы // Определитель насекомых европейской части СССР: в 5 т. Т. 2: Жесткокрылые и веерокрылые // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. Вып. 89. М.-Л.: Наука, 1965. 668 стр.
- Лавренко Е. М., Карамышева З. В., Никулина Р. И. Степи Евразии. Л.: Наука, 1991. 146 с.
- Лафер Г. Ш. Сем. Carabidae — Жужелицы // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР: в 6 т. Т. 3: Жесткокрылые, или Жуки. Ч. 1. Л.: Наука, 1989. С. 71—222.
- Медведев Г. С. Определитель жуков-чернотелок Монголии // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 220. Л.: Наука, 1990. 254 с.
- Медведев Г. С. Сем. Tenebrionidae — Чернотелки // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. 3. Ч. 2. Владивосток, 1992. С. 621—659.
- Медведев Л. Н. Сем. Chrysomelidae — Листоеды // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Т. 3. Ч. 2. Владивосток, 1992. С. 533—602.
- Медведев Л. Н., Воронова Н. В. Описание личинки *Ambrostoma* и распространение рода *Ambrostoma* в Монголии // Насекомые Монголии. Вып. 4. Л.: Наука, 1976. С. 237—240.
- Мордкович В. Г., Кнор И. Б. Определитель жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) сибирских степей // Членистоногие и гельминты. Новосибирск: Наука, 1990. С. 55—71.
- Намзалов Б. Б., Холбоева С. А., Намзалов М. Б.-Ц. Реликты в растительном мире Байкальской Сибири: поиски, размышления и открытия // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока: Чтения памяти Л. М. Черепнина и мат-лы Шестой Всерос. конф. с международным участием, посвященные 110-летию со дня рождения Л. М. Черепнина и 80-летию Гербария им. Л. М. Черепнина (KRAS). Красноярск: КГПУ им. В. П. Астафьева, 2016. С. 85—94.
- Пешкова Г. А. Третичные реликты в степной флоре Байкальской Сибири // Научные чтения памяти М. Г. Попова. Иркутск: Восточно-Сибирское книжное издательство, 1972. Чт. 12—13. С. 25—58.
- Попова О. А. Биоразнообразие и особенности адаптогенеза раннецветущих растений Байкальской Сибири (Восточное Забайкалье): дис. ... докт. биол. наук. Улан-Удэ, 2006. 43 с.

- Пяк А. И., Намзалов М. Б.-Ц. Конспект флоры Ганзуринского кряжа (Западное Забайкалье) // Вестник Бурятского государственного университета. Биология, география. 2019. № 96(2). С. 15—48.
- Телепина Ю. В., Макаревич Д. В. Комплекс филлофагов рода *Ulmus* в зеленых насаждениях г. Новочеркасска: Мат-лы III Международной конф. «Инженерная биология в современном мире». Майкоп, 2019. С. 131—137.
- Тер-Минасян М. Е. Жуки-долгоносики подсемейства Cleoninae фауны СССР: Корневые долгоносики. Л.: Наука, 1988. 234 с.
- Тошаков С. Ю. Консорция насекомых-фитофагов вяза мелколистного в Южной Сибири // Дендрологические исследования в Байкальской Сибири. Иркутск: СИФИБР СО РАН, 2001. С. 88—90.
- Фарзалиева Г. Ш., Есюнин С. Л. Определительные ключи и систематический список сенокосцев (Opiliones) Урала // Вестник Пермского ун-та. Биология. 2000. Вып. 2. С. 232—237.
- Хобракова Л. Ц. Жужелица драгоценнокрылая *Carabus glyptopterus* Fischer von Waldheim, 1828 // Красная книга Республики Бурятия. Животные. Белгород: Константа, 2023. С. 69.
- Хобракова Л. Ц. Локальная фауна и сообщества жуков-жужелиц (Coleoptera, Carabidae) в Тапхарской котловине (Западное Забайкалье) // Вестник БГУ. Биология, география. 2012. № 4. 166—170.
- Хобракова Л. Ц., Лаврентьева И. Н., Данилов С. Н., Убугунов Л. Л., Убугунова В. И., Зайцева С. В. Беспозвоночные животные чиевой степи на солонцах Забайкалья: пространственно-временная структура // Сибирский экологический журнал. 2015. Т. 22. № 1. С. 89—101.
- Хобракова Л. Ц., Шиленков В. Г., Дудко Р. Ю. Жуки-жужелицы (Coleoptera, Carabidae) Бурятии. Улан-Удэ: БНЦ СО РАН, 2014. 380 с.
- Холбоева С. А. Некоторые особенности флористического и фитоценотического разнообразия ильмовников с *Ulmus pumila* L. в Западном Забайкалье // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2019. № 18. С. 447—450.
- Холбоева С. А. Характеристика ценофлоры *Ulmus pumila* L. в Западном Забайкалье // Вестник Бурятского государственного университета. Биология, география. 2018. № 2. С. 10—23.
- Холбоева С. А., Сахьяева А. Б., Абашеев Р. Ю. Восстановительные сукцессии с участием *Ulmus pumila* L. на залежах Западного Забайкалья // Вестник Северо-Восточного федерального университета им. М. К. Аммосова. 2018. № 6(68). С. 43—54.
- Чабаненко Е. В., Легалов А. А. Обзор фауны жуков-долгоносиков подсемейства Lixinae степей Бурятии // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2009. № 2(6). С. 53—62.
- Чепинога В. В., Аненхонов О. А., Софронова Е. В., Софронов А. П., Коротьев Б. А., Махов И. А. Растительные сообщества с *Ulmus japonica* (Ulmaceae) в Западном Забайкалье: распространение, значение для сохранения биоразнообразия и перспективы охраны // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2020. № 52. С. 105—129.
- Чешуекрылые Бурятии / Под ред. Л. Л. Убугунова, В. В. Дубатолова. Новосибирск: Наука, 2007. 250 с.
- Чистяков Ю. А. Сем. Sphingidae — Бражники // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. 5. Ручейники и чешуекрылые. Ч. 3. Владивосток: Дальнаука, 2001. С. 487—524.
- Шиленков В. Г. Жужелицы рода *Carabus* L. (Coleoptera, Carabidae) Южной Сибири. Иркутск: Изд-во Иркутского университета, 1996. 80 с.
- Barber H. Traps for cave-inhabiting insects // Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society. 1931. V. 46. № 2. P. 259—266.
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Tenebrionoidea / Eds. D. Ivan, I. Löbl. Leiden-Boston: Brill, 2020. V. 5. 969 p.
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Archostemata — Muxophaga — Adephaga / Eds. I. Löbl, D. Löbl. Leiden-Boston: Brill, 2017. V. 1. 1443 p.
- Dondale C. D., Redner J. H. The insects and arachnids of Canada, Part 5. The crab spiders of Canada and Alaska, Araneae: Philodromidae and Thomisidae. Research Branch Agriculture Canada Publication 1663, 1978. 255 p.
- Dondale C. D., Redner J. H., Paquin P., Levi H. W. The insects and arachnids of Canada. Part 23. The orb-weaving spiders of Canada and Alaska (Araneae: Uloboridae, Tetragnathidae, Araneidae, Theridiosomatidae). NRC Research Press Ottawa, 2003. 371 p.
- Khobrakova L. T., Rudykh S. G., Korotyayev B. A. Contribution to the fauna of the darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) of Buryatia (Transbaikalia) // Entomological Review. 2019. V. 99. № 7. P. 1005—1010.
- Nentwig W., Blick T., Bosmans R., Gloor D., Hänggi A., Kropf C. Spiders of Europe. Version 01.2024 [Электронный ресурс]. URL: <https://www.araneae.nmbe.ch> (дата обращения: 15.01.2024).
- Song D. X., Zhu M. S., Chen J. The spiders of China. Hebei Science and Technology Press, 1999. 640 p.
- Tchemeris A. N., Logunov D. V., Tsurusaki N. A contribution to the knowledge of the harvestman fauna of Siberia (Arachnida: Opiliones) // Arthropoda Selecta. 1998. V. 7. № 3. P. 189—199.
- Volovnik S. V., Boldgiv B., Iderzorig B., Khobrakova L. T., Kolov S. V., Rudykh S. G., Zabaluyev I. A., Grebennikov V. V. The first molecular phylogeny of the weevil subfamily Lixinae (Coleoptera: Curculionidae) casts doubts on the monophyly of its tribes // Zootaxa. 2021. V. 5026. № 2. P. 201—220.
- World Catalogue of the Curculionidae: Lixinae; Cleonini // International Weevil Community Website / Ed. Lyl C. H. C. 2017. Available from: <http://weevil.info/content/world-catalogue-curculionidae-lixinae-cleonini>.
- World Spider Catalog. Version 25.0. Natural History Museum Bern [Электронный ресурс]. URL: <http://wsc.nmbe.ch> (дата обращения: 06.02.2024).

Herpetobiont Invertebrates of the Western Transbaikalia Elm Forests

L. Ts. Khobrakova^{1, *}, S. G. Rudykh¹, S. L. Esyunin²

¹ Institute of Common and Experimental Biology, Siberian Branch of the RAS,
Sakhyanovoy st. 6, Ulaan-Ude, 670047, Russian Federation

² Perm State University, Bukireva st. 15, Perm, 614068, Russian Federation

* E-mail: khobrakova77@mail.ru

For the first time, the taxonomic composition and seasonal distribution of herpetobiont invertebrates were studied in plant communities dominated by Siberian elm in Western Transbaikalia in 2009, 2018–2019 and 2021. The study encompassed arachnids (spiders, harvestmen) and beetles (ground beetles, leaf beetles, darkling beetles, weevils) who were collected in soil traps. Overall, 76 species from 2 classes, 5 orders, 16 families were identified. Most invertebrates are characterised by summer and summer-autumn activity periods. In elm forests, conditions allow for the existence of relict insect species populations: *Ambrostoma quadriimpressum* (Coleoptera, Chrysomelidae), *Tomapoderus ruficollis* (Coleoptera, Attelabidae), *Pentatoma metallifera* (Heteroptera, Pentatomidae). Among ground beetles *Carabus glyptopterus*, included in the Red Book of the Republic of Buryatia was identified.

Keywords: elm forests, Siberian elm, spiders, harvestmen, Orthoptera, Coleoptera, Lepidoptera, seasonal activity, Buryat Republic.

Acknowledgements: The work has been carried out within the framework of the State contract with the Institute of Common and Experimental Biology SB RAS (121030900138-8).

REFERENCES

- Baldanov B. T., Ubugunova V. I., Ubugunov V. L., Raznoobrazie pochv Tapkharskikh kotlovin (Diversity of soils in the Tapkhar hollows), *Vestnik Buryatskoi gosudarstvennoi sel'skokhozyaistvennoi akademii im. V. R. Filippova*, 2012, No. 3(28), pp. 24–30.
- Barber H., Traps for cave-inhabiting insects, *Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society*, 1931, Vol. 46, No. 2, pp. 259–266.
- Belikov A. V., Galanin A. V., Zabaikal'skii kharganat kak tip rastitel'nosti (Transbaikalian kharganat as a type of vegetation), *Komarovskie chteniya*, 2005, Issue 52, pp. 98–126.
- Belitskaya M. N., Dendrofagi *Ulmus* spp. v nasazhdeniyakh Povolzh'ya (Dendrophages *Ulmus* spp. in plantings of the Volga region), *World Ecology Journal*, 2019, Vol. 9, No. 1, pp. 24–39.
- Belitskaya M. N., Gribust I. R., Filimonova O. S., Fillofagi drevesnykh rastenii roda *Ulmus* v zashchitnykh nasazhdeniyakh aridnoi zony (Phyllophages of woody plants of the genus *Ulmus* in protective plantings of the arid zone), *Ekologiya i bezopasnost' v tekhnosfere: sovremennye problemy i puti resheniya* (Ecology and safety in the technosphere: modern problems and solutions), Yurga, Proc. of All-Russian sci. and pract. Conf. of young scientists, postgraduate students and students, Tomsk: Izd-vo TPU, pp. 282–287.
- Butina N. A., *Il'movniki Vostochnogo Zabaikal'ya: analiz floristicheskogo i fitotsenoticheskogo raznoobraziya, bioekologicheskie osobennosti vidov roda Ulmus L.* Diss. kand. biol. nauk (Ims of Eastern Transbaikalia: analysis of floristic and phytocenotic diversity, bioecological features of species of the genus *Ulmus* L. Cand. biol. sci. thesis), Ulaan-Ude, 2009, 23 p.
- Butina N. A., Sistematischeskii analiz flory il'movnikov Vostochnogo Zabaikal'ya (Systematic analysis of the flora of elm forests of Eastern Transbaikalia), *Uchenye zapiski ZabGU*, 2014, No. 1(54), pp. 13–17.
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Archostemata — Myxophaga — Adephaga*, Leiden-Boston: Brill, 2017, Vol. 1, 1443 p.
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Tenebrionoidea*, Leiden-Boston: Brill, 2020, Vol. 5, 969 p.
- Chabanenko E. V., Legalov A. A., Obzor fauny zhukov-dolgonosikov podsemeistva *Lixinae* stepei Buryatii (Review of the fauna of weevils of the subfamily *Lixinae* of the Buryatia steppes), *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*, 2009, No. 2(6), pp. 53–62.
- Chepinoga V. V., Anenkhonov O. A., Sofronova E. V., Sofronov A. P., Korotyaev B. A., Makhov I. A., Rastitel'nye soobshchestva s *Ulmus japonica* (Ulmaceae) v Zapadnom Zabaikal'e: rasprostraneniye, znachenie dlya sokhraneniya bioraznoobraziya i perspektivy okhrany (Plant communities with *Ulmus japonica* (Ulmaceae) in Western Transbaikalia: distribution, significance for the conservation of biodiversity and conservation prospects), *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*, 2020, No. 52, pp. 105–129.
- Cheshuekrylye Buryatii* (Lepidoptera of Buryatia), Novosibirsk: Nauka, 2007, 250 p.
- Chistyakov Y. A., Sem. Sphingidae — Brazhniki (Family Sphingidae — Hawkmoths), In: *Opredelitel' nasekomykh Dal'nego Vostoka Rossii* (Key to insects of the Russian Far

- East), Vladivostok: Dal'nauka, 2001, Vol. 5, Caddisflies and Lepidoptera, Part 3, pp. 487—524.
- Danilov S. N., *Katalog paukov (Arachnida, Aranei) Zabaikal'ya* (Catalog of spiders (Arachnida, Aranei) of Transbaikalia), Ulan-Ude: Izd-vo Buryatskogo nauchnogo tsentra SO RAN, 2008, 108 p.
- Dondale C. D., Redner J. H., Paquin P., Levi H. W., *The insects and arachnids of Canada. Part 23. The orb-weaving spiders of Canada and Alaska (Araneae: Uloboridae, Tetragnathidae, Araneidae, Theridiosomatidae)*, NRC Research Press Ottawa, 2003, 371 p.
- Dondale C. D., Redner J. H., *The insects and arachnids of Canada, Part 5. The crab spiders of Canada and Alaska, Araneae: Philodromidae and Thomisidae*. Research Branch Agriculture Canada Publication 1663, 1978, 255 p.
- Dorzhieva O. D., Chimitova A. B., Rol' zhukov-chernotelok v transformatsii organicheskikh veshchestv v stepnykh ekosistemakh Selenginskogo srednegor'ya i Vitimskogo ploskogor'ya (The role of darkling beetles in the transformation of organic matter in the steppe ecosystems of the Selenga midlands and Vitim plateau), *Vestnik Buryatskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya, geografiya*, 2008, No. 4, pp. 179—182.
- Dorzhieva O. D., Chimitova A. B., Struktura naseleniya zhukov-chernotelok stepei Zabaikal'ya (Population structure of darkling beetles in the steppes of Transbaikalia), *Vestnik Buryatskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya, geografiya*, 2010, No. 4, pp. 163—166.
- Dubatulov V. V., Gordeeva T. V., Khokhlatka Davida *Nerice davidi* Oberthür, 1883 (*Nerice davidi* Oberthür, 1883), In: *Krasnaya kniga Respubliki Buryatiya. Zhivotnye* (Red Book of the Republic of Buryatia. Animals), Belgorod: Konstanta, 2023, p. 93.
- Egorov A. B., Materialy po faune i ekologii dolgonosikov (Coleoptera, Curculionidae) Zabaikal'ya (Materials on the fauna and ecology of weevils (Coleoptera, Curculionidae) of Transbaikalia), In: *Nasekomye i paukoobraznye Sibiri* (Insecta and Arachnida of Siberia), Irkutsk, 1989, pp. 84—97.
- Egorov A. B., Zherikhin V. V., Korotyaev B. A., Sem. Curculionidae — dolgonosiki, ili sloniki (Sem. Curculionidae — weevils, or elephants), In: *Opredelitel' nasekomykh Dal'nego Vostoka Rossii* (Key to insects of the Russian Far East), Vladivostok: Dal'nauka, 1996, Vol. 3, Part 3, pp. 249—311, 431—516.
- Farzaliyeva G. S., Esysunin S. L., Opredelitel'nye klyuchi i sistematicheskii spisok senokostsev (Opiliones) Urala (Identification keys and systematic list of Opiliones of the Urals), *Vestnik Permskogo un-ta. Biologiya*, 2000, No. 2, pp. 232—237.
- Galanin A. V., Belikov A. V., Roenko E. N., Konspekt dendroflory Daurii (Abstract of dendroflora of Dauria), *Byulleten' Botanicheskogo sada-instituta DVO RAN*, 2009, Issue 3, pp. 4—32.
- Golub V. B., Tsurikov M. N., Prokin A. A., *Kolleksii nasekomykh: sbor, obrabotka i khraneniye materiala* (Insect collections: collection, processing and storage of material), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2012, 339 p.
- Gordeev S. Y., Gordeeva T. V., Dubatulov V. V., Brazhnik Tatarinova *Callambulyx tatarinovii* (Bremer et Grey, [1852] 1853) (*Callambulyx tatarinovii* (Bremer et Gray, [1852] 1853)), In: *Krasnaya kniga Respubliki Buryatiya. Zhivotnye* (Red Book of the Republic of Buryatia. Animal), Belgorod: Konstanta, 2023, p. 91.
- Izerskii V. V., *Bombikoidnye cheshuekrylye (sem. Bombycidae, Endromididae, Lasiocampidae, Brahmaeidae, Saturniidae, Sphingidae) i khokhlatki (sem. Notodontidae) Sibiri i Dal'nego Vostoka* (Bombycoid lepidoptera (families Bombycidae, Endromididae, Lasiocampidae, Brahmaeidae, Saturniidae, Sphingidae) and corydalids (family Notodontidae) of Siberia and the Far East), Kiev: Gnozis, 1999, 160 p.
- Kamelin R. V., Florotsenotypy rastitel'nosti Mongol'skoi Narodnoi Respubliki (Florocenotypes of vegetation of the Mongolian People's Republic), *Botanicheskii zhurnal*, 1987, Vol. 72, No. 12, pp. 1580—1595.
- Khobrakova L. T., Lavrent'eva I. N., Danilov S. N., Ubugunov L. L., Ubugunova V. I., Zaitseva S. V., Bespozvonochnye zhivotnye chievoi stepei na solontsakh Zabaikal'ya: prostranstvenno-vremennaya struktura (Invertebrate animals of the *Achnatherum splendens* steppe on the solonetz soils of Transbaikalia: spatio-temporal structure), *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*, 2015, Vol. 22, No. 1, pp. 89—101.
- Khobrakova L. T., Lokal'naya fauna i soobshchestva zhukov-zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) v Tapkharskoi kotlovine (Zapadnoe Zabaikal'e) (Local fauna and communities of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the Tapkhar hollow (Western Transbaikalia)), *Vestnik BGU. Biologiya, geografiya*, 2012, No. 4, pp. 166—170.
- Khobrakova L. T., Rudykh S. G., Korotyaev B. A., Contribution to the fauna of the darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) of Buryatia (Transbaikalia), *Entomological Review*, 2019, Vol. 99, No. 7, pp. 1005—1010.
- Khobrakova L. T., Shilenkov V. G., Dudko R. Y., *Zhuki-zhuzhelitsy (Coleoptera, Carabidae) Buryatii* (Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of Buryatia), Ulan-Ude: BNTs SO RAN, 2014, 380 p.
- Khobrakova L. T., Zhuzhelitsa dragotsennokrylaya *Carabus glyptopterus* Fischer von Waldheim, 1828 (Jewel-winged ground beetle *Carabus glyptopterus* Fischer von Waldheim, 1828)), In: *Krasnaya kniga Respubliki Buryatiya. Zhivotnye* (Red Book of the Republic of Buryatia. Animals), Belgorod: Konstanta, 2023, p. 69.
- Kholboeva S. A., Kharakteristika tsenoflory *Ulmus pumila* L. v Zapadnom Zabaikal'e (Characteristics of the cenoflora of *Ulmus pumila* L. in Western Transbaikalia), *Vestnik Buryatskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya, geografiya*, 2018, No. 2, pp. 10—23.
- Kholboeva S. A., Nekotorye osobennosti floristicheskogo i fitotsenoticheskogo raznoobraziya il'movnikov s *Ulmus pumila* L. v Zapadnom Zabaikal'e (Some features of the floristic and phytocenotic diversity of elm forests with *Ulmus pumila* L. in Western Transbaikalia), *Problemy botaniki Yuzhnoi Sibiri i Mongolii*, 2019, No. 18, pp. 447—450.
- Kholboeva S. A., Sakh'yaeva A. B., Abasheev R. Y., Vosstanovitel'nye suksessii s uchastiem *Ulmus pumila* L. na zalezakh Zapadnogo Zabaikal'ya (Restorative successions with the

- participation of *Ulmus pumila* L. on fallow lands of Western Transbaikalia), *Vestnik Severo-Vostochnogo federal'nogo universiteta im. M. K. Ammosova*, 2018, No. 6(68), pp. 43–54.
- Knor I. B., Vidovoi sostav i ekologicheskie osobennosti chernotelok (Coleoptera, Tenebrionidae) Buryatii (Species composition and ecological characteristics of darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) of Buryatia), *Izvestiya SO AN SSSR. Seriya biologicheskikh nauk*, 1974, No. 15, Issue 3, pp. 56–60.
- Korsun O. V., *Priroda Zabaikal'ya. Bespozvonochnye zhivotnye. Polevoi atlas* (Nature of Transbaikalia. Invertebrate animals. Field atlas), Chita: Ekspres-izdatel'stvo, 2012, 528 p.
- Kryzhanovskii O. L., Zhuki-zhuzhelitsy (Ground beetles), In: *Opredelitel' nasekomykh evropeiskoi chasti SSSR: v 5 t., T. 2: Zhestkokrylye i veerokrylye* (Key to insects of the European part of the USSR: in 5 volumes. Vol. 2: Coleoptera and fanoptera), Moscow-Leningrad: Nauka, 1965, p. 668.
- Lafer G. S., Sem. Carabidae — Zhuzhelitsy (Family Carabidae — Ground beetles), In: *Opredelitel' nasekomykh Dal'nego Vostoka SSSR: v 6 t* (Key to insects of the Far East of the USSR: in 6 volumes), Leningrad: Nauka, 1989, Vol. 3: Coleoptera or Beetles, part 1, pp. 71–222.
- Lavrenko E. M., Karamysheva Z. V., Nikulina R. I., *Stepi Evrazii* (Steppes of Eurasia), Leningrad: Nauka, 1991, 146 p.
- Medvedev G. S., *Opredelitel' zhukov-chernotelok Mongolii* (Key to darkling beetles of Mongolia), *Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR, Leningrad: Nauka*, 1990, Vol. 220, 254 p.
- Medvedev G. S., Sem. Tenebrionidae — Chernotelki (Family Tenebrionidae — Darkling beetles), In: *Opredelitel' nasekomykh Dal'nego Vostoka SSSR* (Key to insects of the Far East of the USSR), Vladivostok, 1992, Vol. 3, Part 2, pp. 621–659.
- Medvedev L. N., Sem. Chrysomelidae — Listoedy (Family Chrysomelidae — Leaf beetles), In: *Opredelitel' nasekomykh Dal'nego Vostoka SSSR* (Key to insects of the Far East of the USSR), Vladivostok, 1992, Vol. 3, Part 2, pp. 533–602.
- Medvedev L. N., Voronova N. V., *Opisanie lichinki Ambrostoma i rasprostraneniye roda Ambrostoma v Mongolii* (Description of the larva of Ambrostoma quadriimpressum and the distribution of the genus Ambrostoma in Mongolia), In: *Nasekomye Mongolii* (Insects of Mongolia), Leningrad: Nauka, 1976, Vol. 4, pp. 237–240.
- Mordkovich V. G., Knor I. B., *Opredelitel' zhukov-chernotelok* (Coleoptera, Tenebrionidae) sibirskikh stepei (Key to darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) of the Siberian steppes), In: *Chlenistonogie i gel'minty* (Arthropods and helminths), Novosibirsk: Nauka, 1990, pp. 55–71.
- Namzalov B. B., Kholboeva S. A., Namzalov M. B.-T., *Relikty v rastitel'nom mire Baikal'skoi Sibiri: poiski, razmyshleniya i otkrytiya* (The relics in vegetation world of Baikal Siberia: research, reflects and discovery), *Flora i rastitel'nost' Sibiri i Dal'nego Vostoka* (Flora and vegetation of Siberia and the Far East), Krasnoyarsk, Proc. of 6th All-Russian Conf. with international participation, Krasnoyarsk: KGPU im. V. P. Astaf'eva, pp. 85–94.
- Nentwig W., Blick T., Bosmans R., Gloor D., Hänggi A., Kropf C., *Spiders of Europe*. Version 01.2024, available at: <https://www.araneae.nmbe.ch> (January 15, 2024).
- Peshkova G. A., Tretichnye relikty v stepnoi flore Baikal'skoi Sibiri (Tertiary relicts in the steppe flora of Baikal Siberia), In: *Nauchnye chtenii pamyati M. G. Popova* (Scientific readings in memory of M. G. Popov), Irkutsk: Vostochno-Sibirskoe knizhnoe izdatel'stvo, 1972, Vol. 12-13, pp. 25–58.
- Popova O. A., *Bioraznoobrazie i osobennosti adaptogeneza rannetsvetushchikh rastenii Baikal'skoi Sibiri* (Vostochnoe Zabaikal'e). *Diss. dokt. biol. nauk* (Biodiversity and features of adaptogenesis of early flowering plants of Baikal Siberia (Eastern Transbaikalia). Docor's biol. sci. thesis), Ulan-Ude: 2006, 43 p.
- Pyak A. I., Namzalov M. B.-T., *Konspekt flory Ganzurinskogo kryazha* (Zapadnoe Zabaikal'e) (bstract of the flora of the Ganzura Ridge (Western Transbaikalia)), *Vestnik Buryatskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya, geografiya*, 2019, No. 96 (2), pp. 15–48.
- Shilenkov V. G., *Zhuzhelitsy roda Carabus L. (Coleoptera, Carabidae) Yuzhnoi Sibiri* (Ground beetles of the genus Carabus L. (Coleoptera, Carabidae) of Southern Siberia), Irkutsk: Izd-vo Irkutskogo universiteta, 1996, 80 p.
- Song D. X., Zhu M. S., Chen J., *The spiders of China*, Hebei Science and Technology Press, 1999, 640 p.
- Tchemeris A. N., Logunov D. V., Tsurusaki N., A contribution to the knowledge of the harvestman fauna of Siberia (Arachnida: Opiliones), *Arthropoda Selecta*, 1998, Vol. 7, No. 3, pp. 189–199.
- Telepina Y. V., Makarevich D. V., *Kompleks fillofagov roda Ulmus v zelenykh nasazhdeniyakh g. Novocherkasska* (Complex of phyllophages of the genus Ulmus in green spaces of Novocherkassk), *Inzhenernaya biologiya v sovremennoy mire* (Engineering biology in the modern world), Proc. of Third International Conf., Maikop, pp. 131–137.
- Ter-Minasyan M. E., *Zhuki-dolgonosiki podsemeistva Cleoninae fauny SSSR: Kornevye dolgonosiki* (Weevils of the subfamily Cleoninae of the USSR fauna: Cleonini), Leningrad: Nauka, 1988, 234 p.
- Toshchakov S. Y., *Konsortsiya nasekomykh-fitofagov vyaza melkolistnogo v Yuzhnoi Sibiri* (Consortium of phytophagous insects of small-leaved elm in Southern Siberia), In: *Dendrologicheskie issledovaniya v Baikal'skoi Sibiri* (Dendrological research in Baikal Siberia), Irkutsk: SIFI-BR SO RAN, 2001, pp. 88–90.
- Volovnik S. V., Boldgiv B., Iderzorig B., Khobrakova L. T., Kolov S. V., Rudykh S. G., Zabaluev I. A., Grebennikov V. V., *The first molecular phylogeny of the weevil subfamily Lixinae (Coleoptera: Curculionidae) casts doubts on the monophyly of its tribes*, *Zootaxa*, 2021, Vol. 5026, No. 2., pp. 201–220.
- World Catalogue of the Curculionidae: Lixinae; Cleonini*, International Weevil Community Website 2017, available at: <http://weevil.info/content/world-catalogue-curculionidae-lixinae-cleonini>.
- World Spider Catalog*, Version 25.0, Natural History Museum Bern, available at: <http://wsc.nmbe.ch> (February 06, 2024).

ЦИКЛИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ ЖУЖЕЛИЦЫ МОХОВИКА КОРОТКОКРЫЛОГО В СЕВЕРНОМ ПРИБАЙКАЛЬЕ¹

© 2024 г. Т. Л. Ананина^{а, *}, А. А. Ананин^{а, б}

^а Объединенная дирекция Баргузинского государственного природного биосферного заповедника
и Забайкальского национального парка (Заповедное Подлеморье),

ул. Ленина, д. 71, пгт Усть-Баргузин, Баргузинский р-н, 671624, Республика Бурятия

^б Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, ул. Сахьяновой, д. 6,

г. Улан-Удэ, 670047, Республика Бурятия

*E-mail: t.l.ananina@mail.ru

Поступила в редакцию 27.01.2024

После доработки 16.03.2024

Принята к публикации 08.07.2024

Анализ долговременных рядов наблюдений представителей биоты — одна из важнейших задач современной экологии. Предметом исследования в настоящей статье является выявление циклической компоненты в долговременных численных рядах жужелицы *Calathus micropterus* Duft. Цель исследования — сравнительный анализ цикличности долговременных рядов динамики численности модельного вида в горных условиях. Исследования проведены в характерных биотопах высотной трансекты западного макросклона Баргузинского хребта. Представлены результаты одномерного спектрального анализа Фурье 14 численных рядов модельного вида длительностью 20 и 33 года. Спектральный анализ позволил обнаружить скрытые периоды, рассчитать их мощность, а метод сглаживания скользящей средней — исключить случайные периодические составляющие. Установлено, что спектры численности *C. micropterus* в выделах высотной трансекты в общей сложности содержат 7 циклов различной мощности, доминируют по частотности 2-летние циклы. Периоды в 6- и 11-летней полосе частот, связанные с ритмичностью климатических изменений и солнечной активности, второстепенны. На более коротких численных рядах побережья оз. Байкал проявилось 5 циклов, главные из них — 3- и 4-летние циклы, которые синхронизируются с цикличностью погодных параметров. Немалую мощность имеет 8-летний, а также 5-летние циклы. Исследуемый вид координирует свою динамику численности преимущественно с цикличностью метеопараметров — температурой воздуха и атмосферными осадками.

Ключевые слова: жужелицы, Баргузинский хребет, спектральный анализ, численность, цикличность, период, частота.

DOI: 10.31857/S0024114824040081, EDN: PDECAI

Изучение цикличности долговременных рядов численности — важное направление анализа данных в различных областях. В структуре временного ряда присутствуют компоненты: тренд, циклическая составляющая, случайная компонента и т. д. Циклическая компонента характеризует периодические колебания ряда (Перепелица и др., 2005; Шубат, Блинов, 2018). Одним из интереснейших и до сих пор до конца не разгаданных вопросов в окружающей нас среде является повторяемость природных процессов — цикличность. Все воздействия внешней среды (космические, климатические, гидрологические и т. д.) цикличны (Исаев и др., 1984; Переясловец и др., 2019; Фрисман и др.,

2020). Природные циклы не однородны, а различны по продолжительности, мощности и накладываются один на другой. Ряд исследователей выражают гипотезы о внутривековой периодичности погодных явлений на Земле: 3–4, 7–11, 35–45 и 70–90 лет (Шнитников, 1950; Дроздов, Григорьева, 1971; Castro et al., 2021). Появляется все больше исследований, посвященных анализу и моделированию изменчивости природных экосистем (Nowinszky, Puskas, 2017). В последнее время накопился значительный объем эмпирических данных по динамике численности популяций насекомых (Колтунов, Ермаков, 2013; Frisman et al., 2016; Barraquand et al., 2017; Bertram, Masel, 2019).

¹ Работа осуществлена при выполнении государственного задания ФГБУ «Объединенная дирекция Баргузинского государственного природного биосферного заповедника и Забайкальского национального парка», а также частично профинансирована в рамках выполнения государственного задания ИОЭБ СО РАН, проект 121030900138-8.

Долговременное слежение за состоянием природных комплексов — одна из главных задач заповедников в России. В Баргузинском государственном природном биосферном заповеднике герпетобионтные насекомые, в том числе жужелицы, с 1988 г. используются для целей биологического мониторинга.

За основу наших исследований природной цикличности в долговременных численных рядах жужелиц мы приняли «Концепцию природной циклическости...» В. Г. Кривенко (2005, 2010), согласно которой в природной среде присутствует самостоятельный многослойный природный цикл. Формирование природных циклов происходит следующим образом: гелиокосмические циклы (первый слой), воздействуя на атмосферу Земли, оказывают влияние на характер и развитие погодных циклов (второй слой), а те, в свою очередь, на циклы экологических процессов (третий слой), к которым отнесены популяционные циклы и циклы сообществ (Максимов, 1989; Ананина, 2019). Как результат, популяции видов должны синхронизировать свою цикличность численности с природными циклами (Телепнев, Ердаков, 2014; Ердаков, 2018). Периодические изменения численности также могут происходить и по другим причинам, например, из-за межвидовых взаимоотношений, хищничества (Неверова, Фрисман, 2020). Изменение численности одного из рядом живущих видов сообщества может привести к синхронным изменениям численности других видов.

Цель исследования — рассмотрение характера цикличности долговременных рядов численности жужелиц в горных условиях Баргузинского хребта на примере *Calathus micropterus* Duft.

В процессе анализа долговременных численных рядов нас интересовал вопрос об особенностях цикличности в популяции модельного вида в разных частях высотного экологического профиля.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводили на территории Баргузинского государственного природного биосферного заповедника, на ключевом участке в срединной части западного макросклона одноименного хребта. Баргузинский хребет протянулся на 300 км вдоль северо-восточного побережья оз. Байкал. Основными климатообразующими факторами данного региона являются: солнечная радиация, циркуляция атмосферы в бассейне оз. Байкал и горный рельеф. Совокупность радиационных и погодных условий определяет особенности теплового режима исследуемой территории. Климат в районе исследования резко-континентальный. Радиационный баланс составляет на исследуемой территории 700—800 Мдж/м², а на сопредельных территориях — 1300—1400 Мдж/м² (Экологический атлас, 2015). Среднегодовая температура в 1988—2023 гг. была отрицательная (–2.5 °С), уровень годовых осадков составил 429 мм. Тренды в изменении

среднегодовой температуры воздуха ($R^2 = 0.0969$) и уровня атмосферных осадков ($R^2 = 0.028$) за период исследования не обнаружены. В то же время замечено изменение в сроках начала фенологических сезонов года — весна стала приходить раньше, а осень — позднее (Ananina et al., 2021).

Трансекта, где размещены стационарные энтомологические площадки, пересекает следующие высотные выделы: *побережный* (0—5 км от берега оз. Байкал, 460—480 м над ур. м., биотопы: кедровник черничный, пл. 1; сосняк березовый, пл. 2; луг закустаренный, пл. 3); *предгорный* (6—15 км, 482—535 м над ур. м., луг разнотравный, пл. 4; лиственничник сосновый, пл. 5; ельник осоковый, пл. 6; сосняк брусничный, пл. 7); *низкогорный* (16—19 км, 536—990 м над ур. м., кедровник бадановый, пл. 8; осинник бадановый, пл. 9); *среднегорный* (20—26 км, 1000—1280 м над ур. м., стланик кедровый, пл. 10; пихтарник черничный, пл. 11); *высокогорный* (27—30 км, 1281—1700 м над ур. м., березняк парковый, пл. 12; тундра черничная, пл. 13; тундра лишайниковая, пл. 14).

Метеоусловия высотных выделов определяются особенностями рельефа, высотой над уровнем моря и удаленностью от оз. Байкал. Высотные выделы различаются по терморегиму и увлажненности. Наиболее теплообеспеченными и оптимальными местообитаниями для жизни жужелиц выступают предгорный и низкогорный высотные выделы, а на побережье оз. Байкал, в среднегорном и в высокогорном выделах, формируются наименее теплообеспеченные условия (табл. 1) (Ананина, 2010).

В качестве объекта исследования выбран *Calathus micropterus* Duft. — один из фоновых видов на территории Баргузинского заповедника. Вид экологически пластичен к тепловым условиям местообитания и встречается практически во всех биотопах Баргузинского хребта (Ананина, 2006). Это бореальный транспалеарктический вид, область его распространения: север и центр Европейской части — Дальний Восток. По типу увлажнения — мезофил, по типу жизненной формы — стратобионт подстилочный, бескрылый. По длительности размножения и характеру репродуктивного периода отнесен к одногодичному жизненному циклу с зимующими имаго (Шиленков, 1978). В горных условиях Северного Прибайкалья, по нашим исследованиям и наблюдениям Б. Ю. Филиппова (2006), возможно удлинение жизненного цикла этого вида до двухлетнего.

Количественный учет герпетобионтов проводили по общепринятой методике почвенных ловушек (Barber, 1931). В качестве фиксатора использовали 4%-ный раствор формалина. Ловушки выставлялись на 14 стационарных площадках 30-километровой высотной трансекты в долине р. Давша. На каждой площадке вкапывали по 5 ловушек через 5 м, сбор насекомых проводили еженедельно 5, 15, 25 числа с мая по сентябрь. Статистическая обработка материала включала расчет среднегодовой численности

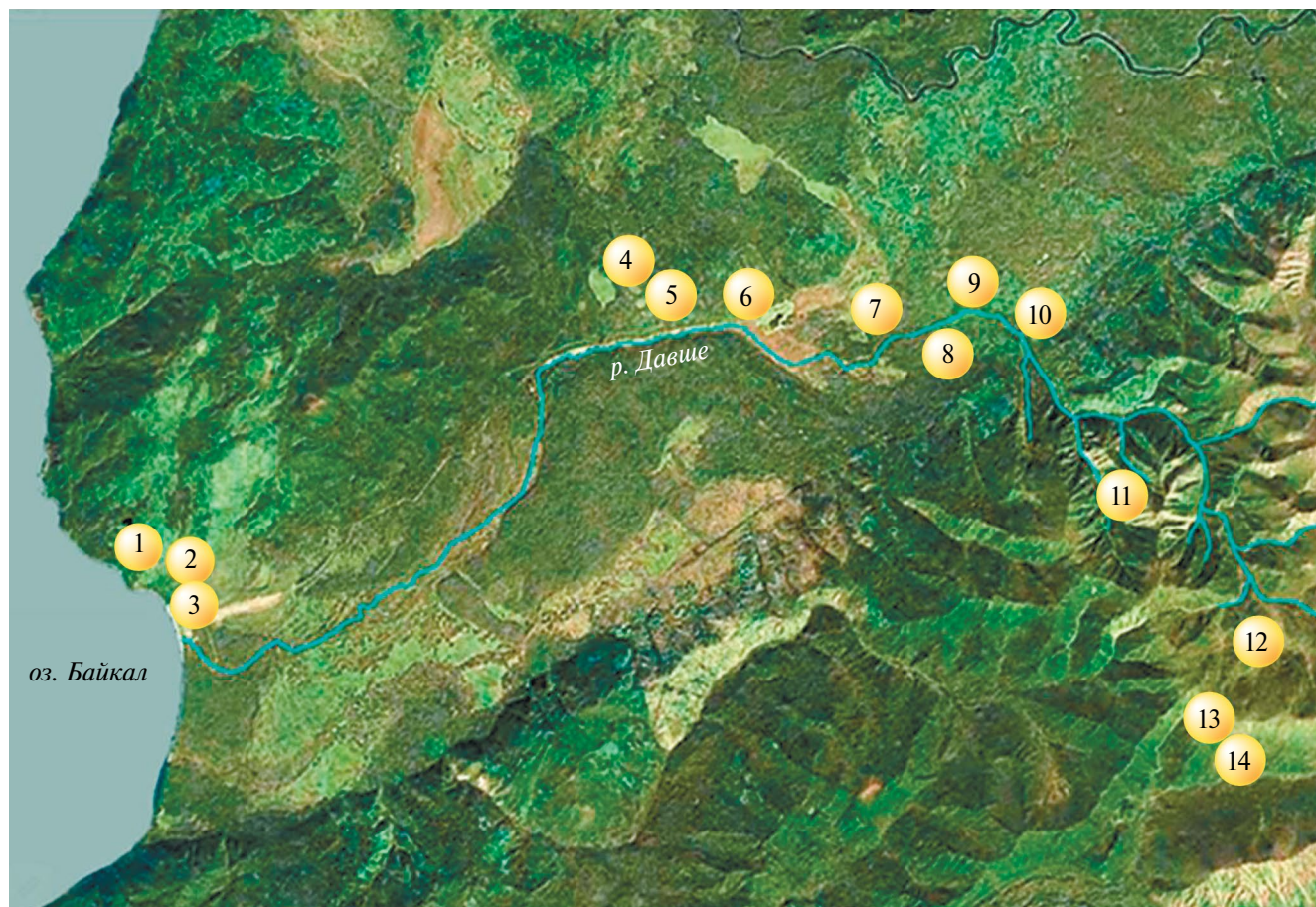


Рис. Расположение учетных энтомологических площадей на высотной трансекте западного макросклона Баргузинского хребта.

S. micropterus на каждой площадке, в экземплярах на 100 ловушко-суток. Для реализации поставленных целей использовали долговременные численные ряды *S. micropterus*: три ряда продолжительностью по 20 лет (2004—2023 гг.) в выделе побережье оз. Байкал и девять рядов продолжительностью по 33 года (1988—2020 гг.) в высотных выделениях предгорья, низкогогорья, среднегогорья и высокогорья. Для обобщения данных рядов динамики численности и получения типической характеристики рассчитывали следующие статистические показатели: среднегодовую численность (M) (экземпляров на 100 ловушко-суток), ошибку средней m , стандартное отклонение от среднегодовой численности σ , коэффициент вариации численности ряда ($C.v.$).

Для рассмотрения характера цикличности и интерпретации полученных данных были использованы специализированные методы анализа — спектральный анализ Фурье в пакете Statistica 6.0 и анализ данных в пакете Excel 7.0. Сущность этих методов анализа состоит в преобразовании временных численных рядов. Выявить информацию о цикличности можно путем преобразования данных об изменениях численности с временной шкалы на частотную, при

этом изменения численности будут выглядеть как спектр некоторого количества периодов. Однако в результатах анализа данные о самой численности не будут представлены (Телепнев, Ермаков, 2014). Спектральный метод быстрого преобразования Фурье позволяет выявить набор скрытых периодических составляющих, невидимых на графиках динамики численности, получить мощности значимых пиков и соответствующие им периоды (Коросов, 2007). Недостатком спектрального метода анализа мы считаем сокращение первоначальной длины долговременного числового ряда до четных значений, а преимуществом — отсутствие ограничений на длину ряда. Достоинство специализированного метода анализа данных (например, сглаживание ряда взвешенной скользящей средней) состоит в том, что позволяет исключить случайные периодические составляющие (Перепелица и др., 2005; Ермаков, 2018; Шубат, Блинов, 2018). Характеристика долговременных численных рядов модельного вида представлена в табл. 1.

На основе оригинальных данных за исследуемый период также был выполнен спектральный анализ Фурье долговременных рядов метеопараметров — среднегодовых температуры воздуха и суммы

Таблица 1. Статистическая характеристика долговременных численных рядов *C. micropterus* на высотной трансекте Баргузинского хребта

№ пл.	Высотный выдел	Биотоп	<i>n</i>	$M \pm m$	σ	C.v., %
Побережье						
1		Кедровник черничный	20	5.1 ± 1.0	4.3	84.7
2		Сосняк березовый	20	7.0 ± 1.3	5.7	82.0
3		Луг закустаренный	20	4.1 ± 0.6	2.7	66.8
Предгорье						
4		Луг разнотравный	33	11.5 ± 2.1	11.9	103.2
5		Лиственничник сосновый	33	2.8 ± 0.4	2.3	80.7
6		Ельник осоковый	33	1.2 ± 0.3	1.5	120.8
7		Сосняк брусничный	33	1.5 ± 0.4	2.2	149.3
Низкогорье						
8		Кедровник бадановый	33	8.7 ± 2.0	11.6	133.1
9		Осинник бадановый	33	9.2 ± 1.8	10.2	111.2
Среднегорье						
10		Стланик кедровый	33	3.9 ± 1.0	5.8	148.7
11		Пихтарник черничный	33	4.8 ± 0.8	4.7	98.5
Высокогорье						
12		Березняк парковый	33	9.7 ± 1.3	7.2	74.4
13		Тундра черничная	33	1.3 ± 0.3	1.7	127.7
14		Тундра лишайниковая	33	1.8 ± 0.5	2.9	158.3

атмосферных осадков. В спектрограммах этих параметров выявлено 11 полных периодов (циклов). Для удобства оперирования данными мы округляли значения периодов до целых чисел. В среднегодовой температуре воздуха чаще проявились 3- и 4-летние циклы (18.8 % и 16.6 %). В сумме годовых осадков чаще всего обнаруживались 2-летние циклы (18.2 %). Отмечено присутствие мощных 11-летних циклов в долговременных рядах как суммы годовых осадков (8.4 %), так и среднегодовой температуры (9.8 %).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В нашем исследовании, прежде всего, интересовала циклическая компонента в долговременных численных рядах жулици *C. micropterus*. В результате спектрального преобразования получены сведения о доле (в %) периодических составляющих динамики численности этого вида на постоянных пробных площадках во всех высотных выделах ключевого участка Баргузинского государственного природного биосферного заповедника — в центральной части западного макросклона Баргузинского хребта (табл. 2). В итоговой таблице спектрального анализа мы ограничились такими параметрами, как период, частота и плотность, так как именно эти характеристики вносят значительный вклад в циклическое поведение ряда. Периодограмма помогает исследовать частотные компоненты и выявлять особенности долговременного ряда. В спектрограмме большие

пики указывают на присутствие периодической компоненты. Спектральная плотность мощности (СПМ) позволяет анализировать спектральные характеристики временных рядов, показывает распределение мощности периодов по частотам. Мы провели анализ статистически достоверных значений периодов (Т), которые минимум два или три раза укладывались в длину анализируемого ряда.

В общей сложности в долговременных рядах численности *C. micropterus* было выявлено 7 основных циклическостей, за счет которых достигается сложная многолетняя динамика. На более коротких рядах побережья оз. Байкал проявилось 5 циклическостей, главные из них — 3- и 4-летние, а также 5- и 8-летние периодические составляющие. В длинных рядах выделов предгорье, низкогорье, среднегорье и высокогорье наибольшую долю составляют короткие 2- и 3-летние, дополнительно выявлены 6- и 11-летние периоды.

Доминируют по доле участия циклы в 2-летней (25 %) и в 3—5-летней (19.1—14.1 %) полосе частот. Немаловажное значение имеет 8-летний цикл (12.6 %). Периоды в 6- и 11-летней полосе частот второстепенны (табл. 2).

Для того чтобы популяция *C. micropterus* сохраняла устойчивость своих ритмов численности, каждый из ее циклов должен иметь близкий по периоду природный ритм и к нему подстраиваться (Телепнев, Ермаков, 2014). Возможно, 2—3-летний ритм

Таблица 2. Спектральная плотность мощности (ед. спектральной плотности — доля участия, %) периодических составляющих долговременных численных рядов динамики численности жужелицы *C. micropterus* на вертикальной трансекте ключевого участка в Баргузинском государственном природном биосферном заповеднике

№ пл.	Период, лет						
	11	8	6	5	4	3	2
Побережье							
1	0	39.4	0	26.8	16.4	15.3	2.1
2	0	22	0	11.8	20.3	40	5.9
3	0	14.1	0	21.2	24.6	34.9	5.2
Предгорье							
4	13.4	11.6	7.9	8.5	4.5	20.7	33.4
5	5.4	4.3	6.1	12.9	2.3	12.9	56.1
6	13.9	11.6	8.4	14	12	14	26.1
7	26.7	24.5	15.2	15.6	9.6	3.6	4.8
Низкогорье							
8	7.1	5.2	5.6	11.9	13.7	19.3	37.2
9	8.4	6.3	4.8	9.6	6.1	15	49.8
Среднегорье							
10	20.5	18.7	11.7	11.8	19.6	11.9	5.8
11	7.8	6.5	7.4	19.3	15	13.6	30.4
Высокогорье							
12	3.9	2.9	3.8	12.3	18.5	21.4	37.2
13	5.8	5.4	6.1	16.3	12.5	28.8	25.1
14	4.3	3.8	5.1	17.8	21.7	16.1	31.2

динамики численности этого вида может поддерживаться ритмами осадков (Дроздов, Григорьева, 1971), 4—5-летний цикл — температурной цикличностью (Дружинин, 1987; Кривенко, 2010), 11—12-летний цикл сопряжен с гелиокосмической ритмикой (Бялко, Гамбургцев, 2000; Бухарицын, Андреев, 2007).

Какие же факторы влияют на цикличность жужелицы в Северном Прибайкалье? Ряд ученых для видов с коротким жизненным циклом и высокой скоростью роста, которым является и *C. micropterus*, рассматривают погодные факторы ключевыми, оказывающими решающее влияние на цикличность популяций (Фрисман и др., 2014; Неверова, Фрисман, 2020).

В высотных выделах процессы периодичности несколько различаются — циклы в 2-летней полосе частот на побережье оз. Байкал очень слабо выражены и практически отсутствуют, в то время как во всех остальных высотных выделах они проявляются достаточно ярко. Циклы в 3—5-летней полосе частот представлены во всех выделах. Циклы в 8- и 11-летней полосе частот в наибольшей степени проявились в предгорном и среднегорном выделах, особенно в хорошо освещенных и наиболее теплообеспеченных луговых (пл. 3) и лесных (пл. 7) местообитаниях.

Оценка статистической значимости с использованием методов непараметрической статистики не подтверждает линейной тенденции в рядах динамики

цикличности на высотной трансекте. Определяющая роль в характере цикличности динамики численности модельного вида жужелиц принадлежит особенностям тепло- и влагообеспеченности исследованных местообитаний (постоянных пробных площадок), что в целом подтверждает гипотезу определяющего влияния погодных факторов на цикличность популяций (Неверова, Фрисман, 2020).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в долговременных численных рядах жужелицы *C. micropterus* присутствует определенная временная организация — цикличность. Ведущими для этого вида выступают короткие 2- и 3—4-летние циклы, которые синхронизируются с цикличностью метеорологических параметров — уровнем атмосферных осадков и среднегодовой температурой воздуха. Также присутствует 8- и 11-летние циклы, связанные с периодичностью атмосферных характеристик и солнечной активности. Исследуемый вид синхронизирует свою динамику численности преимущественно с цикличностью метеопараметров — температурой воздуха и атмосферными осадками.

В континентальных условиях Баргузинского хребта определяющую роль в динамике многолетней численности жужелиц имеют условия местообитания — теплообеспеченность и увлажненность,

а абсолютная высота выделов на трансекте оказывает косвенное влияние.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананина Т. Л. Жужелицы западного макросклона Баргузинского хребта. Улан-Удэ: БНЦ СО РАН, 2006. 201 с.
- Ананина Т. Л. Динамика численности жужелиц в горных условиях Северо-Восточного Прибайкалья. Улан-Удэ: Изд-во Бурятского госуниверситета, 2010. 136 с.
- Ананина Т. Л. Влияние солнечных циклов на природно-климатические процессы в Северном Прибайкалье // Глобальные климатические изменения: региональные эффекты, модели, прогнозы: Мат-лы Междунар. науч.-практ. конф. Воронеж: Цифровая полиграфия, 2019. Т. 1. С. 134—137.
- Бухарицын П. И., Андреев А. Н. Ритмы солнечной активности и ожидаемые экстремальные климатические события в Северо-Каспийском регионе на период 2007—2017 гг. // Экстремальные гидрологические события в Арало-Каспийском регионе: Труды Междун. науч. конф. М., 2007. С. 137—143.
- Бялко А. В., Гамбургцев А. Г. Статистика погоды // Природа. № 12. 2000. С. 6—10.
- Дроздов О. В., Григорьева А. С. Многолетние циклические колебания атмосферных осадков на территории СССР. Л.: Гидрометеиздат, 1971. 316 с.
- Дружинин И. П. Долгосрочный прогноз и информация. Новосибирск: Наука, 1987. 246 с.
- Ердаков Л. Н. Биологические ритмы в популяционной регуляции (приглашение к дискуссии) // Успехи современной биологии. 2018. Т. 138. № 3. С. 312—320.
- Исаев А. С., Хлебопос Р. Г., Недорезов Л. В., Кондаков Ю. П., Киселев В. В. Динамика численности лесных насекомых. Новосибирск: Наука, 1984. 224 с.
- Колтунов Е. В., Ердаков Л. Н. Цикличность в многолетней динамике численности шелкопряда-монашенки (*Lymantria monacha* L.) в Зауралье // Евразийский энтомологический журнал. 2013. № 12(6). С. 587—593.
- Коросов А. В. Специальные методы биометрии. Петрозаводск: ПетрГУ, 2007. 364 с.
- Кривенко В. Г. Концепция природной циклики и некоторые задачи хозяйственных стратегий России // Аграрная Россия. 2005. № 6. С. 41—47.
- Кривенко В. Г. Природная циклика нашей планеты // Вестник Российской Академии естественных наук. 2010. № 3. С. 25—29.
- Неверова Г. П., Фрисман Е. Я. Режимы динамики численности популяции биологического вида с перекрывающимися поколениями и стадийным развитием особей // Информатика и системы управления. 2020. № 3. С. 38—50.
- Максимов А. А. Природные циклы: Причины повторяемости экологических процессов. Л.: Наука, 1989. 236 с.
- Перепелица В. А., Тебеева Ф. Б., Эбзеева Н. С., Овчаренко Н. Ф. Использование долговременной памяти временных рядов для их предпрогнозного анализа // Известия вузов Северо-Кавказского региона. Общие науки. Приложение. 2005. № 8. С. 43—54.
- Переясловец В. М., Ердаков Л. Н., Хидекель В. В. Динамика и циклы численности в некоторых популяциях лесного северного оленя // Принципы экологии. 2019. Т. 8. № 2. С. 88—97.
- Телепнев В. Г., Ердаков Л. Н. Описание цикличности динамики численности в популяции глухаря (*Tetrao urogallus* L., 1758) при многолетнем ее мониторинге // Сибирский экологический журнал. 2014. Т. 21. № 5. С. 703—710.
- Филиппов Б. Ю. Сезонные аспекты жизненных циклов жужелиц *Calathus melanocephalus* и *C. micropterus* (Coleoptera, Carabidae) в северной тайге // Зоологический журнал. 2006. Т. 10. С. 1196—1204.
- Фрисман Е. Я., Неверова Г. П., Кулаков М. П., Жигальский О. А. Смена динамических режимов в популяциях видов с коротким жизненным циклом: результаты аналитического и численного исследования // Математическая биология и биоинформатика. 2014. Т. 9. № 2. С. 414—429.
- Фрисман Е. Я., Колобов А. Н., Ревуцкая О. Л., Неверова Г. П., Фетисов Д. М. Прогнозирование изменений биологического разнообразия и разработка подходов к управлению его устойчивостью: анализ и моделирование пространственно-временной естественной и антропогенной динамики экосистем на примере Среднего Приамурья // Вестник РФФИ. 2020. № 2(106). С. 60—77.
- Шиленков В. Г. Особенности биологии массовых видов жужелиц (Coleoptera, Carabidae) фауны Южного Прибайкалья // Энтомологическое обозрение. 1978. Т. 57. № 2. С. 290—301.
- Шнитников А. В. Внутривековые колебания уровня степных озер Западной Сибири и Северного Казахстана и их зависимость от климата // Труды лаборатории озераведения АН СССР. 1950. Т. 1. 129 с.
- Шубат О. М., Блинов Д. В. Исследование рядов динамики в экономике и менеджменте // Учебный электронный текстовый ресурс. Екатеринбург, 2018. 65 с. (Информационный портал УрФУ <https://urfu.ru>).
- Экологический атлас бассейна оз. Байкал. Иркутск: Институт географии им. В. Б. Сочавы СО РАН, 2015. 145 с.
- Ananina T., Ananin A. and Aiurzanaeva I. The impact of climate warming on the phenology of ground beetles in the Northern Baikal region // MDPI Proceedings. <https://doi.org/10.3390/IECE-10413>
- Barber H. Traps for cave-inhabiting insects // J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 1931. V. 46. P. 259—266.

- Barraquand F., Louca S., Abbott K. C., Cobbold C. A., Cordoleani F., DeAngelis D. L., Elderer B. D., Fox J. W., Greenwood P., Hilker F. M., Murray D. L., Stieha C. R., Taylor R. A., Vitense K., Wolkowicz G. S. K., Tyson R. C. Moving forward in circles: challenges and opportunities in modelling population cycles // *Ecology letters*. 2017. V. 20. № 8. P. 1074—1092.
- Bertram J., Masel J. Density-dependent selection and the limits of relative fitness // *Theoretical Population Biology*. 2019. V. 129. P. 81—92.
- Castro K. C., Palomino A. C., Ladera G. F., Rojas A. P., Aburto N. M. Analysis of the influence of solar cycles on meteorological variables in the central inter-Andean valley of Peru in the period 1986—2019 // *The 8th International Conference on Energy and Environment Research. ICEER*. 2021. P. 89—94.
<https://doi.org/10.1016/j.egy.2022.01.084>
- Frisman E. Y., Neverova G. P., Kulakov M. P. Change of dynamic regimes in the population of species with short life cycles: Results of an analytical and numerical study // *Ecological Complexity*. 2016. V. 27. P. 2—11.
- Nowinszky L., Puskás J. Light-Trap Catch of Insects in Connection with Environmental Factors // *Biological Control of Pest and Vector Insects*. 2017. doi: 10.5772/66251.

Cyclical Processes Within *Calathus Micropterus* Ground Beetle Populations of the Northern Baikal Region

T. L. Ananina^{1, *}, A. A. Ananin^{1, 2}

¹ Federal State Budgetary Institution “Zapovednoye Podlemorye”,
Lenina st., 71, Ust-Barguzin stl., 671624, Buryat Republic

² Institute of general and experimental biology of the Siberian Branch of the RAS,
Sakhyanovoy st., 6, Ulaan-Ude, 670047, Buryat Republic

* E-mail: t.l.ananina@mail.ru

Analysis of long-term observational series of biota representatives is one of the most important tasks of modern ecology. The subject of the study in this article is the identification of the cyclic component in the long-term series of the ground beetle *Calathus micropterus* Duft. numbers. The purpose of the study is a comparative analysis of the cyclicity of long-term series of population dynamics of the model species in mountain conditions. The studies were carried out in characteristic biotopes of the high-altitude transect on the western macroslope of the Barguzinsky ridge. The results of one-dimensional Fourier spectral analysis of 14 numerical series for the model species with a duration of 20 and 33 years are presented. Spectral analysis made it possible to detect hidden periods, calculate their power, and the moving average smoothing method allowed us to eliminate random periodic components. It has been established that the abundance spectra of *C. micropterus* in strata of the altitudinal transect contain a total of 7 cycles of varying power, with 2-year cycles dominating in frequency. The periods in the 6- and 11-year frequency groups associated with the rhythm of climate change and solar activity are secondary. The shorter numerical series of the Baikal Lake coast are found to have 5 cycles, the main ones being 3- and 4-year cycles, which are synchronized with the cyclicity of weather parameters. The 8-year and 5-year cycles have considerable power as well. The studied species coordinates its population dynamics mainly with the cyclicity of meteorological parameters — air temperature and precipitation.

Keywords: ground beetles, Barguzin ridge, spectral analysis, numbers, cyclicity, period, frequency.

Acknowledgement: The study has been carried out within the framework of the State contract with the Federal State Budgetary Institution “Unified directorate of the Barguzin state natural biospheric reserve and Baikal national park” and partially financed by the State contract with the Institute of general and experimental biology of the Siberian Branch of the RAS.

REFERENCES

Ananina T., Ananin A., Aiurzanaeva I., The impact of climate warming on the phenology of ground beetles in the Northern Baikal region, *MDPI Proceedings*.
<https://doi.org/10.3390/IECE-10413>

Ananina T. L., *Dinamika chislennosti zhuzhelits v gornykh usloviyakh Severo-Vostochnogo Pribaikal'ya* (Abundance dynamics of ground beetles in the mountainous conditions of the North-Eastern Baikal region), Ulan-Ude: Izd-vo Buryatskogo gosuniversiteta, 2010, 136 p.

- Ananina T. L., Vliyanie solnechnykh tsiklov na prirodno-klimaticheskie protsessy v Severnom Pribaikal'e (The influence of solar cycles on natural and climatic processes in the Northern Baikal region), *Global'nye klimaticheskie izmeneniya: regional'nye efekty, modeli, prognozy* (Global climate change: regional effects, models, forecasts), Voronezh, Proc. of the international scientific and practical conf., October 3—5, 2019, Voronezh: Tsifrovaya poligrafya, 2019, Vol. 1, pp. 134—137.
- Ananina T. L., *Zhuzhelitsy zapadnogo makrosklona Barguzinskogo khrebtu* (Ground beetles of the western macroslope of the Barguzin Range), Ulan-Ude: BNTs SO RAN, 2006, 201 p.
- Barber H., Traps for cave-inhabiting insects, *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.*, 1931, Vol. 46, pp. 259—266.
- Barraquand F., Louca S., Abbott K. C., Cobbold C. A., Cordoleani F., DeAngelis D. L., Elderer B. D., Fox J. W., Greenwood P., Hilker F. M., Murray D. L., Stieha C. R., Taylor R. A., Vitense K., Wolkowicz G. S. K., Tyson R. C., Moving forward in circles: challenges and opportunities in modelling population cycles, *Ecology letters*, 2017, Vol. 20, No. 8, pp. 1074—1092.
- Bertram J., Masel J., Density-dependent selection and the limits of relative fitness, *Theoretical Population Biology*, 2019, Vol. 129, pp. 81—92.
- Bukharitsyn P. I., Andreev A. N., Ritmy solnechnoi aktivnosti i ozhidaemye ekstremal'nye klimaticheskie sobytiya v Severo-Kaspiiskom regione na period 2007—2017 gg (Solar activity rhythms and expected extreme climate events in the North Caspian region for the period 2007—2017), *Ekstremal'nye gidrologicheskie sobytiya v Aralo-Kaspiiskom regione* (Extreme hydrological events in the Aral-Caspian region), Proc. of the International. scientific Conf., Moscow, 2007, pp. 137—143.
- Byalko A. V., Gamburtsev A. G., Statistika pogody (Weather statistics), *Priroda*, 2000, No. 12, pp. 6—10.
- Castro K. C., Palomino A. C., Ladera G. F., Rojas A. P., Aburto N. M., Analysis of the influence of solar cycles on meteorological variables in the central inter-Andean valley of Peru in the period 1986—2019, *The 8th International Conference on Energy and Environment Research*, ICEER, 2021, pp. 89—94.
- <https://doi.org/10.1016/j.egy.2022.01.084>
- Drozdov O. V., Grigor'eva A. S., *Mноголетние циклические колебания атмосферных осадков на территории СССР* (Long-term cyclical fluctuations of atmospheric precipitation on the territory of the USSR), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1971, 316 p.
- Druzhinin I. P., *Dolgosrochnyi prognoz i informatsiya* (Long-term forecast and information), Novosibirsk: Nauka, 1987, 246 p.
- Ekologicheskii atlas basseina oz. Baikal* (Ecological atlas of the Lake Baikal basin), Irkutsk: Institut geografii im. V. B. Sochavy SO RAN, 2015, 145 p.
- Erdakov L. N., Biologicheskie ritmy v populyatsionnoi regulatsii (priglasenie k diskussii) (Biological Rhythms in Population Regulation (to Discussion)), *Uspekhi sovremennoi biologii*, 2018, Vol. 138, No. 3, pp. 312—320.
- Filippov B. Y., Sezonnye aspekty zhiznennykh tsiklov zhuzhelits *Calathus melanocephalus* i *C. micropterus* (Coleoptera, Carabidae) v severnoi taige (Seasonal aspects of life cycles in the ground beetles *Calathus melanocephalus* and *C. micropterus* (Coleoptera, Carabidae) in the Northern taiga), *Zoologicheskii zhurnal*, 2006, Vol. 10, pp. 1196—1204.
- Frisman E. Y., Kolobov A. N., Revutskaya O. L., Neverova G. P., Fetisov D. M., Prognozirovaniye izmenenii biologicheskogo raznoobraziya i razrabotka podkhodov k upravleniyu ego ustoychivost'yu: analiz i modelirovaniye prostranstvenno-vremennoi estestvennoi i antropogennoi dinamiki ekosistem na primere Srednego Priamur'ya (Forecasting dynamics of biodiversity and the development of approaches to the control of its stability: analysis and simulation of spatio-temporal dynamics of ecosystems through the example of the middle Amur region), *Vestnik RFFI*, 2020, No. 2 (106), pp. 60—77.
- Frisman E. Y., Neverova G. P., Kulakov M. P., Change of dynamic regimes in the population of species with short life cycles: Results of an analytical and numerical study, *Ecological Complexity*, 2016, Vol. 27, pp. 2—11.
- Frisman E. Y., Neverova G. P., Kulakov M. P., Zhiagal'skii O. A., Smena dinamicheskikh rezhimov v populyatsiyakh vidov s korotkim zhiznennym tsiklom: rezul'taty analiticheskogo i chislennogo issledovaniya (Change of dynamic regimes in populations of species with short life cycles: results of analytical and numerical research), *Matematicheskaya biologiya i bioinformatika*, 2014, Vol. 9, No. 2, pp. 414—429.
- Isaev A. S., Khlebopros R. G., Nedorezov L. V., Kondakov Y. P., Kiselev V. V., *Dinamika chislennosti lesnykh nasekomykh* (Population dynamics of forest insects), Novosibirsk: Nauka, 1984, 223 p.
- Koltunov E. V., Erdakov L. N., Tsiklichnost' v mnogoletnei dinamike chislennosti shelkopryada-monashenki (*Lymantria monacha* L.) v Zaural'e (Long-term population dynamic cycling of the nun moth (*Lymantria monacha* (L.)) in the Urals, Russia), *Evrasiyskii entomologicheskii zhurnal*, 2013, No. 12(6), pp. 587—593.
- Korosov A. V., *Spetsial'nye metody biometrii* (Special biometric methods), Petrozavodsk: PetrGU, 2007, 364 p.
- Krivenko V. G., Kontseptsiya prirodnoi tsikliki i nekotorye zadachi khozyaistvennykh strategii Rossii (The concept of the natural cycle and some tasks of Russian economic strategies), *Agrarnaya Rossiya*, 2005, No. 6, pp. 41—47.
- Krivenko V. G., Prirodnaya tsiklika nashei planety (The natural cycle of our planet), *Vestnik Rossiiskoi Akademii estestvennykh nauk*, 2010, No. 3, pp. 25—29.
- Maksimov A. A., *Prirodnye tsikly: Prichiny povtoryaemosti ekologicheskikh protsessov* (Natural cycles: reasons of recurrence of ecological processes), Leningrad: Nauka, 1989, 236 p.
- Neverova G. P., Frisman E. Y., Rezhimy dinamiki chislennosti populyatsii biologicheskogo vida s neperekryvayushchimisya pokoleniyami i stadiinym razvitiem osobei

- (Dynamics modes of structured populations with non-overlapping generations), *Informatika i sistemy upravleniya*, 2020, No. 3, pp. 38—50.
- Nowinszky L., Puskás J. Light-Trap Catch of Insects in Connection with Environmental Factors, *Biological Control of Pest and Vector Insects*, 2017. DOI: 10.5772/66251.
- Perepelitsa V. A., Tebueva F. B., Ebzeeva N. S., Ovcharenko N. F., Ispol'zovanie dolgovremennoi pamyati vremennykh ryadov dlya ikh predprognostnogo analiza (Using long-term memory of time series for their pre-forecast analysis), *Izvestiya vuzov Severo-Kavkazskogo regiona. Obshchestvennye nauki. Prilozhenie*, 2005, No. 8, pp. 43—54.
- Pereyaslovets V. M., Erdakov L. N., Khidekel' V. V., Dinamika i tsikly chislennosti v nekotorykh populyatsiyakh lesnogo severnogo olenya (Dynamics and long-term cyclic changes in the number of some populations of forest subspecies of the reindeer), *Printsipy ekologii*, 2019, Vol. 8, No. 2, pp. 88—97.
- Shilenkov V. G., Osobennosti biologii massovykh vidov zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) fauny Yuzhnogo Pribaikal'ya (Peculiarities of biology of common species of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of the fauna of the Southern Baikal region), *Entomologicheskoe obozrenie*, 1978, Vol. 57, No. 2, pp. 290—301.
- Shnitnikov A. V., Vnutrivenkovye kolebaniya urovnya stepnykh ozer Zapadnoi Sibiri i Severnogo Kazakhstana i ikh zavisimost' ot klimata (Intracentury fluctuations in the level of steppe lakes in Western Siberia and Northern Kazakhstan and their dependence on climate), *Trudy laboratorii ozerovedeniya AN SSSR*, 1950, Vol. 1, 129 p.
- Shubat O. M., Blinov D. V., *Issledovanie ryadov dinamiki v ekonomike i menedzhmente* (Study of time series in economics and management), Ekaterinburg, Informatsionnyi portal UrFU, 2018, 65 p., available at: <https://urfu.ru>.
- Telepnev V. G., Erdakov L. N., Opisanie tsiklichnosti dinamiki chislennosti v populyatsii glukharya (*Tetrao urogallus* L., 1758) pri mnogoletnem ee monitoringe (Description of the Cyclic Dynamics of the Number of Specimens in the Population of Wood Grouse (*Tetrao urogallus* L.) under Long-Term Monitoring), *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*, 2014, Vol. 21, No. 5, pp. 703—710.

УДК 57.574.58

БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ — ДЕСТРУКТОРЫ ЛИСТОВОГО ОПАДА В ЛЕСНЫХ ВОДОТОКАХ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ¹

© 2024 г. Т. С. Вшивкова^{а, б, *}^а ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, пр-т 100-летия Владивостока, д. 159/1, Владивосток, 690022, Россия^б Владивостокский государственный университет, ул. Гоголя, д. 41, Владивосток, 690014, Россия

* E-mail: vshivkova@biosoil.ru

Поступила в редакцию 06.03.2024

После доработки 09.04.2024

Принята к публикации 08.07.2024

Малонарушенные лесные территории (МЛТ) являются важной частью ценных природных территорий. Они представляют крупные участки дикой природы в пределах лесной зоны и выполняют защитные, климаторегулирующие функции, уменьшают концентрацию парниковых газов, поддерживают сохранение биоразнообразия, играют важную роль в углеродном круговороте. На Дальнем Востоке России процессы круговорота углерода до настоящего времени изучены недостаточно, особенно в пределах лесных речных экосистем. Одним из первых этапов исследований, позволяющих понять закономерности трансформации и транспорта углерода в речных экосистемах, должно стать изучение видовой и трофической структуры речных сообществ, выявление организмов — первичных деструкторов органического вещества и алгоритмов последовательной переработки автохтонной и аллохтонной органики, продуцируемой в речных и прилежащих наземных экосистемах. В работе приведены результаты анализа структуры донных сообществ 22 водотоков (44 местообитания), расположенных на лесных и обезлесенных территориях, и выделено 5 типов сообществ (с 10 подтипами), соответствующих продольным зонам реки и основным параметрам, обуславливающим архитектуру и «экономику» речной экосистемы в соответствии с концепцией речного континуума. Установлено, что основным первичным деструктором листового опада в верховьях рек на юге Дальнего Востока РФ являются ракообразные гаммариды. Показано, что нарушение лесного покрова приводит к изменению коренной структуры речных сообществ и ведет к необратимым изменениям в экосистеме.

Ключевые слова: речные экосистемы, концепция речного континуума, видовая и трофическая структуры донных сообществ, функционально-трофические группировки (FFG).

DOI: 10.31857/S0024114824040096, EDN: PDCXXP

В России площадь малонарушенных лесов (МЛТ) составляет около 290 млн га. В Восточной Сибири, наименее затронутой современным природопользованием, 39 % территории к югу от северной границы лесной зоны относится к малонарушенным лесам; за ней следуют Дальний Восток (31 %), Западная Сибирь (25 %) и европейская часть страны (9 %) (Карта... 2001). В последние годы лесные экосистемы стали рассматриваться как центры связывания (депонирования) атмосферного углерода, позволяющие хотя бы частично сбалансировать мощные антропогенные выбросы углекислого газа в атмосферу. Значительная часть углерода депонируется именно малонарушенными, старовозрастными лесами. Такие леса способны служить стоками углерода в течение столетий. Они являются поставщиками

легкоокисляемых (листовой опад, отмерший перифитон) и трудноминерализуемых органических веществ (гумус, лигносодержащие растительные остатки), а также растворенных минеральных веществ и взвесей, являющихся важным звеном в трофической структуре наземных и водных экосистем.

Малонарушенные кедрово-широколиственные леса Дальнего Востока России сохраняют большие объемы органического углерода — более 200 т/га. Суммарные объемы депонирования углерода лесами России оцениваются в 261.64 млн т в год, что эквивалентно 959 млн т углекислого газа (Исаев и др., 1995). Однако в результате антропогенных факторов (пожары, сведение лесов при масштабных рубках, создание инфраструктуры, горнодобывающая деятельность и т. д.) территории этих ценных лесов сокращаются.

¹ Работа выполнена по теме государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (№ 121031 000 147-6).

По некоторым данным, в России в последние годы исчезает до 4.4 тысячи га в день. Рубки, особенно сплошные, помимо изъятия древесной биомассы оказывают и другое воздействие на баланс углерода — идет разложение порубочных остатков, а повреждение почвы приводит к вымыванию запасенного в ней углерода (Чугунов, 2019).

Особенно серьезные последствия сведения лесов проявляются на верхних участках речных бассейнов, в пределах малых и средних водотоков, являющихся питающими элементами более крупных рек. В таких водотоках транспорт органического вещества носит специфический характер. Первичная продукция здесь образуется за счет аллохтонного органического материала, поступающего в водотоки в виде листового опада с прибрежных участков, и эпилитонных водорослей (автохтонная органика). Роль аллохтонного материала особенно велика в верховьях, на лесных участках с плотно сомкнутыми кронами деревьев, которые затеняют зеркало водотока и препятствуют массовому развитию водорослей. Именно здесь листовая опад становится главным источником питания для большого числа водных беспозвоночных, разрушается ими, минерализуется водными микроорганизмами, превращаясь в результате в более доступный пищевой ресурс для сообществ водных организмов, расположенных ниже по течению (Tank et al., 2010; Lin, Webster, 2013; Aguiar et al., 2018). При снижении количества поступающего листового опада в результате сведения лесной растительности (вырубки, лесные пожары) происходит снижение численности и биоразнообразия листогрызущих беспозвоночных — измельчителей (shredders), которые служат кормовой базой рыб. Это особенно важно понимать при проведении природоохранной деятельности в тихоокеанском регионе (бассейн Тихого океана), где малые реки в большом числе являются лососевыми. Ниже по течению реки, при увеличении ширины русла, происходит уменьшение затененности лесным пологом (затенение кронами деревьев остается только в прибрежной зоне), что сказывается на изменении условий освещенности водотоков и приводит к активному развитию автохтонной водной растительности (перифитонные водоросли), в результате чего происходит изменение баланса между продукционными и деструкционными процессами в водотоке (Ulrich et al., 1993; Sinsabaugh, 1997; Ferreira et al., 2020), меняются структура сообществ и функциональные связи в них (Vannote et al., 1980; Doretto et al., 2020).

Малонарушенные лесные территории в ДВФО занимают в основном территории в пределах 60—40° широты и 120—165° долготы (рис. 1). Наиболее ценными считаются кедрово-широколиственные леса — 3.3 млн га (1.2 %), растущие только на юге Дальнего Востока. Особую ценность имеют **чернопихово-кедрово-широколиственные леса**, это самая сложная по структуре и функциям лесная экосистема Российской Федерации — часть биома умеренных

хвойно-широколиственных лесов мира. Они обладают сложной структурой и высоким биоразнообразием. Площадь этих лесов в настоящее время крайне мала. В основном они распространены в северной части Корейского полуострова и в самой южной части российского Дальнего Востока до северной широты 44 градуса, лишь незначительно заходя на территорию северо-восточного Китая и на территории Южного Приморья, где они составляют около 30 % от общего ареала. Почти все они находятся на особо охраняемых природных территориях (Манько, Жильцов, 1998; Манько, 2000; Корякин, 2007; Кожевникова, Дюкарев, 2011).

Для понимания закономерностей круговорота углерода в малонарушенных старовозрастных лесах необходимо знать закономерности его движения в различных структурных частях лесных экосистем, включающих наземные и водные (речные, озерные, болотные) субъединицы. На Дальнем Востоке России такие исследования находятся на начальном этапе. До сих пор изучению трансформации и транспортировки аллохтонного органического вещества в речных экосистемах региона, особенно на первых этапах его деструкции, производимой организмами макрозообентоса в верховьях водотоков, уделялось недостаточно внимания (Тиунова, 2001; Тиунова и др., 2003; Богатов, 2014; Bogatov et al., 2021, 2024). Однако история исследования структурных и функциональных характеристик донных сообществ беспозвоночных в речных экосистемах малых рек Дальнего Востока насчитывает уже более пятидесяти лет, что является хорошей теоретической базой для организации современных направлений по изучению круговорота углерода в экосистемах малых рек, расположенных в пределах МЛТ Дальневосточного региона РФ (Богатов, 1913, 1914; Леванидов, 1976, 1977, 1981; Леванидов, Вшивкова, 1978; Леванидов и др., 1978, 1979; Леванидова, 1982; Тесленко, 1986; Вшивкова, 1988; Кочарина и др., 1988; Леванидова и др., 1989; Кочарина, Тиунова, 1997; Вшивкова, Рязанова, 1998; Тиунова, 2001, 2008; Кочарина, 2005; Леман и др., 2005; Чебанова, 2009; Богатов и др., 2010; Богатов, Федоровский, 2017; Вшивкова и др., 2021a, 2021b; и др.).

Цель настоящей работы — анализ видовой и трофической структуры донных сообществ беспозвоночных, развивающихся в верховьях речных экосистем, расположенных в ненарушенных лесных формациях (МЛТ) Дальнего Востока РФ и тестирование концепции речного континуума (River Continuum Concept) в применении к дальневосточным водотокам.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Район наших исследований ограничен территорией Тихоокеанской России (Бакланов, Романов, 2009; Бакланов, 2015) и относится в основном к зоне широколиственно-хвойных лесов. Основное внимание

уделялось изучению верхних участков лесных водотоков, в качестве сравнения были рассмотрены донные сообщества безлесных территорий северной части ДВО (рис. 1).

Для анализа видовой и трофической структуры речных донных сообществ выбрали 22 водотока и 44 точки (места отбора проб, станции); из них 17 водотоков (39 станций) расположены в лесной зоне и 5 водотоков (5 станций) — в безлесной, тундровой зоне (табл. 1).

В работе использовали как неопубликованные ранее собственные данные (в табл. 2 они отмечены астерiskом), так и опубликованные (приведены источники). Типы лесных формаций, в которых расположены места отбора проб, приведены по Б. П. Колесникову (1956). В качестве сравнения рассматриваются альтернативные примеры донных

сообществ безлесных тундровых территорий северной части ДВФО.

Методы сбора водных беспозвоночных при осуществлении собственных сборов и во всех цитируемых статьях были одинаковы и выполнены по стандартным методикам и стандартными пробоотборниками, предназначенными для сбора бентоса на галечно-каменистых и крупнокаменистых грунтах (Вшивкова и др., 2019). Количественные пробы отбирали рамочными пробоотборниками: малым бентометром Сарбера (модификация): площадь охвата дна $25 \times 25 \text{ см} = 0.0625 \text{ м}^2$ (Surber, 1937) и бентометром В. Я. Леванидова ($40 \times 30 \text{ см} = 0.12 \text{ м}^2$) (Леванидов, 1976). При отборе условно количественных проб применяли метод принудительного дрейфа с использованием стандартного донного сачка (D-net) (Вшивкова и др., 2019). Донный сачок (D-frame deep net, D-net) имеет ширину 0.3 м и высоту 0.3 м;

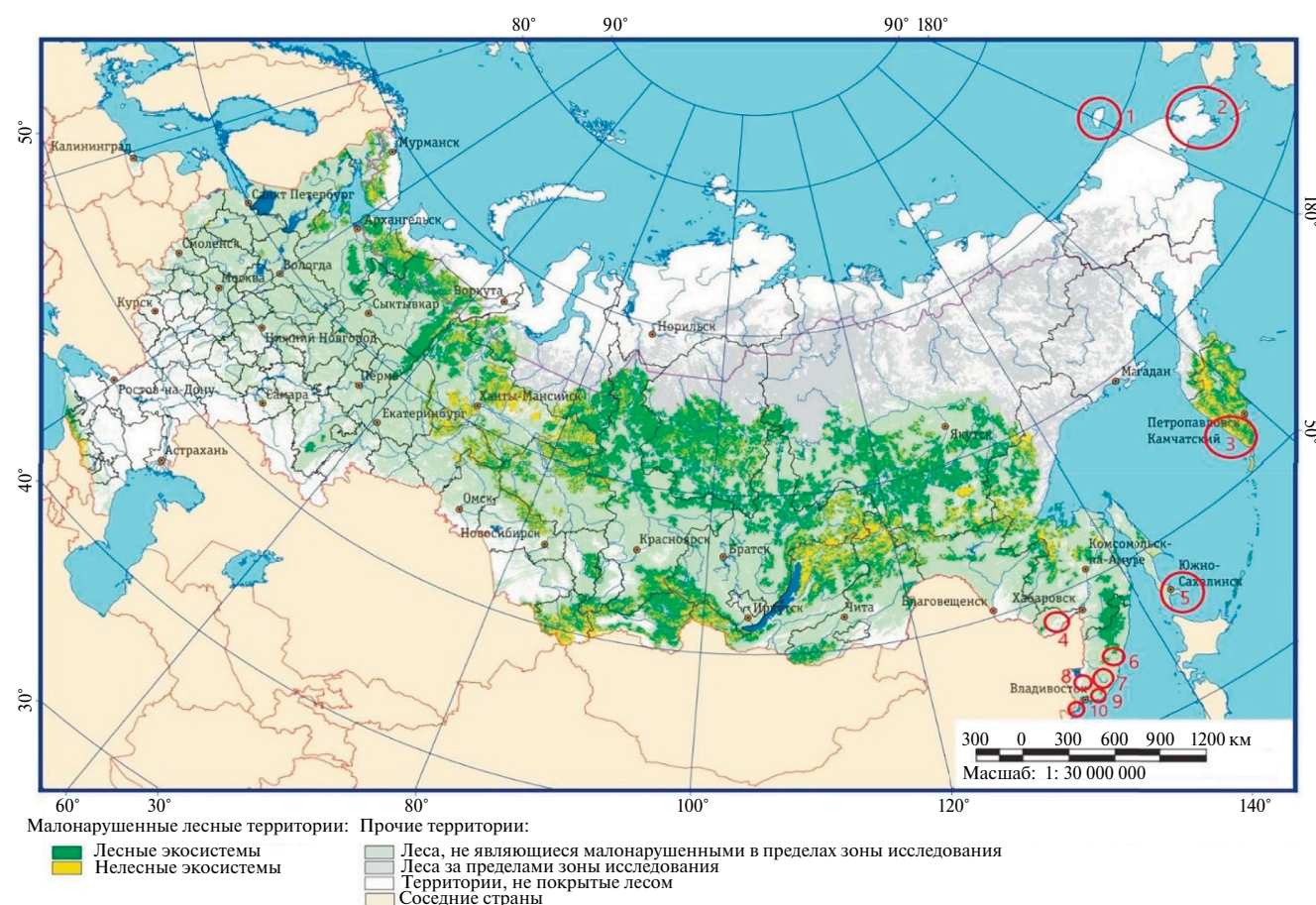


Рис. 1. Карта малонарушенных лесов России (по www.transparentworld). *Безлесные зоны:* 1 — о. Врангеля, 2 — Чукотский АО. *Лесные зоны:* 3 — каменно-березовые леса Западно-Камчатской провинции; 4 — кедрово-широколиственные леса Маньчжурской материковой провинции (центральный кластер заповедника «Бастак»); 5 — пихтово-еловые леса с примесью лиственных пород (юго-восточная часть Сахалина, бас. р. Найбы); 6 — северные кедрово-широколиственные леса Амурско-Уссурийской провинции (восточная часть Сихотэ-Алинского заповедника); 7 — типичные кедрово-широколиственные леса Приморско-Уссурийской лесорастительной провинции кедрово-широколиственные, дубовые и широколиственные (липовые) леса (Верхне-Уссурийский стационар); 8 — южные кедрово-широколиственные леса Южно-Приморской лесорастительной провинции (Уссурийский заповедник); 9 — черно-пихтовые-широколиственные леса; 10 — реликтовые лиановые чернопихтово-широколиственные леса (заповедник «Кедровая падь»).

Таблица 1. Список проанализированных речных участков на 22 избранных водотоках Дальнего Востока РФ и краткая информация условий обитания

№	Название водотока	Регион/ район	Дата	Зона реки	Ширина русла, м	В*	L, баллы	F, %
1	Руч. Горайский, ст. «11»	ПК, ЗКп	Лето 1972—3	U-Er	2—3	11	0	100
2	Р. Кедровая, ст. 5	ПК, ЗКп	23.06.2008	U-Er	2—3	10—11	0	100
3	Р. Кедровая, ст. 6	ПК, ЗКп	23.06.2008	Er	3—3.5	10—11	1	100
4	Р. Кедровая, ст. 9	ПК, ЗКп	23.06.2008	Er	4—4.5	10—11	3	100
5	Р. Кедровая, ст. 10	ПК, ЗКп	23.06.2008	Er	4	10—11	1	100
6	Р. Кедровая, ст. 11	ПК, ЗКп	23.06.2008	U-Mr	5—7	10—11	1—2	100
7	Р. Кедровая, ст. 12 («3»)	ПК, ЗКп	06—08. 1972	Mr	15	10—11	3	100
8	Р. Кедровая, ст. 12	ПК, ЗКп	13.10.2023	Mr	15—17	9—10	3	100
9	Р. Кедровая, ст. 13	ПК, ЗКп	23.06.2008	MR	12—15	9—10	3	90
10	Р. Кедровая, ст. 14	ПК, ЗКп	23.06.2008	L—Mr	12—14	8	5	50
11	Р. Фроловка, ст. 3	ПК, Прт	06—08. 1984	HCr	1—1.5	11	0	100
12	Р. Фроловка, ст. 9	ПК, Прт	06—08. 1984	Mr	6.6	10—11	4	100
13	Р. Фроловка, ст. 10	ПК, Прт	06—08. 1984	Mr	6.1	10	4	100
14	Р. Ключ Толстый, ст. 2	ПК, Прт	19.10.2023	U-Mr	2.5	9—10	3	50
15	Р. Комаровка, ст. 3	ПК, Усс	06.07.1984	U-Er	4—4.5	11	0	100
16	Р. Комаровка, ст. 7	ПК, Усс	05.07.1984	U-Mr	7—10	10—11	1—2	100
17	Р. Черная Речка, ст. 1	ПК, Влк	04.11.2014	HCr	0.5—1.0	11	2	80
18	Р. Черная Речка, ст. 1	ПК, Влк	18.07.2016	HCr	0.5—0.6	11	2	70
19	Р. Черная Речка, ст. 2	ПК, Влк	18.07..2016	U-Er	3—4	10—11	4	70
20	Р. Вторая Речка, ст. 1	ПК, Влк	14.10.2008	HCr-U-Er	0.8—1.0	11	0	100
21	Р. Вторая Речка, ст. 1	ПК, Влк	23.10.2020	HCr-U-Er	1.1	11	1	80
22	Р. Вторая Речка, ст. 1	ПК, Влк	26.08.2021	HCr-U-Er	0.65	11	1	80
23	Руч. Академический, ст. 1	ПК, Влк	18.09.2017	U-Er	0.5	10	0	100
24	Руч. Академический, ст. 2	ПК, Влк	18.09.2017	U-Er	1.5—2.0	10	0—1	80
25	Руч. Океанский, ст. 1	ПК, Влк	22.09.2009	U-Er	2.0	10	0	100
26	Руч. Океанский, ст. 1	ПК, Влк	06.09.2015	U-Er	2.35	10	0—1	70
27	Руч. Океанский, ст. 1	ПК, Влк	27.06.2022	U-Er	1.8	10	1	70
28	Р. Рудная, верховье	ПК, Длг	лето 1982—83	U-Mr	3—4	9—10	4	70
29	Р. Вилка, пгт. Терней	ПК, Трн	01.06.2021	Er	14.0	9—8	5	50
30	Р. Средний Сореннак	ЕО, Бст	21.07.2022	Er	8.0	10	3—4	100
31	Р. Бастак, ст. 7Ba	ЕО, Бст	21.07.2022	Mr	23.0	10—11	3—4	100
32	Р. Икура, ст. 2Ba	ЕО, Бст	04.08.2019	Er	4—5	10	2	100
33	Р. Икура, ст. 2Bb	ЕО, Бст	04.08.2019	Er	4—5	10	2	100
34	Р. Икура, ст. 2Bc, плёс	ЕО, Бст	04.08.2019	Er	4—5	6	0	100
35	Руч. Дубовая сопка	ЕО, Бст	06.08.2019	HCr	0.5—1.0	10	0	100
36	Р. Начилова, ст. 1	КМ, Зп	07.2003—2004	Er	6	10	4—5	100
37	Р. Начилова, ст. 2	КМ, Зп	07.2003—2004	Er	5—6	9—10	5	100
38	Р. Начилова, ст. 4	КМ, Зп	07.2003—2004	Mr	16—20	8—9	5	100
39	Р. Микочева, ст. 3	КМ, Зп	07.2003—2004	Mr	9—13	9	5	100
40	Руч. Геологический	ЧК, зК	20.07.1973	Er	2—4	9—10	5	0
41	Руч. Нырвакинотвеем	ЧК, зК	23.07.1973	Er	2—4	9	5	0
42	Руч. Лаврентьевский	ЧК, бЛ	26—28.07.1972	Er	2—3	10—11	5	0
43	Руч. Невидимка	ЧК, Ул	02.08.1972	Er	2	11	5	0
44	Р. Сомнительная	МГ, Врг	9—10.07.1979	Er	5	10—11	5	0

Примечание. ПК — Приморский край, ЕО — Еврейская АО, КМ — Камчатский край, ЧК — Чукотский АО, МГ — Магаданская область. ЗКп — Хасанский район, заповедник «Кедровая падь»; Прт — Партизанский район; Усс — Уссурийский район, Уссурийский заповедник; Влк — Владивосток; Длг — Дальнегорский район, г. Дальнегорск; Трн — Тернейский район, пгт. Терней; Бст — заповедник «Бастак»; Зп — юго-западная Камчатка; зК — бас. залива Креста, бЛ — бас. бухты Лаврентия; Ул — бас. Уэленской лагуны; Врг — о-в Врангеля. Продольные зоны русла: HCr — гипокреналь, U-Er — верхняя эпилитраль, Er — эпилитраль, U-Mr — верхняя метаритраль, Mr — метаритраль. В* — характер донного субстрата: 11 — валунный с галькой, 10 — галечно-гравийный с валунами, 9 — галечный, 8 — галечно-гравийный, 7 — гравийный, 6 — песчано-гравийно-илистый. L — освещенность русла: 0 — водоток полностью затенен, 1 — узкий просвет между кронами деревьев, 2 — умеренный просвет, 3 — значительный просвет, 4 — водоток затенен лишь у берега, 5 — полностью освещен. F — естественная залесенность, %.

нижняя часть сачка, которую прижимают к субстрату — прямая; верхняя — полуизогнутой формы; длина рукояти варьируется от 1.5 до 2 м. К металлической рамке прикрепляется конусная сеть или мешок для захвата организмов. Сбор при стандартной процедуре экспресс-мониторинга на водотоках производят следующим образом. Двое сборщиков становятся в русло водотока на место с наиболее сильным течением (стрезень), один прижимает донный сачок к поверхности грунта, другой выше по течению тщательно перемешивает грунт на протяжении 3 метров в течение 1 минуты. При отборе на однородных субстратах (протокол № 1) следует выбирать перекаты, типичные для исследуемого участка реки. Отбор проб производится в 3 повторностях по центру течения (стрезень): а) в начале переката; б) в середине и, в) на сливе (нижняя часть переката). Весь материал из 3 повторностей фиксируется в одну емкость, что отмечается в этикетке и регистрационном журнале. Таким образом, эта проба является комплексной. Данный подход учитывает мозаичность распределения бентоса, и проба является более репрезентативной.

Практически все изученные местообитания расположены в пределах речных русел, соответствующих категории «бродных» (weadable) рек (Barbour et al., 1999), к которым относятся малые реки и верхние участки средних рек. Ширина в местах отбора проб на избранных водотоках варьирует от 0.5 до 20 м. Продольные зоны и подзоны выделены в соответствии с классификацией И. Иллиеса и Л. Ботошаняну (Illies, Botosaneanu, 1963), в некоторых случаях участки подзон конкретизировали, выделяя, например, верхнюю эпилитраль, нижнюю метаритраль и т. д. (табл. 1).

При определении трофической структуры сообществ руководствовались концепцией речного континуума (River Continuum Concept, RCC) и классификацией водных беспозвоночных, разделяющих гидробионтов на функционально-трофические группы (гильдии) по типу питания и способу переработки автохтонного и аллохтонного органического материала (Vannote et al., 1980; Morse et al., 1994; Barbour et al., 1999; Вшивкова и др., 2019). Ниже приводим краткое изложение принципов концепции речного континуума.

Концепция речного континуума

Принцип трансформации и транспортирования органического материала по продольному профилю реки и закономерности формирования речных сообществ в зависимости от изменяющихся факторов среды и типов пищевого ресурса были сформулированы в 1980 году группой американских исследователей (Vannote et al., 1980) в виде концепции речного континуума (RCC) (рис. 2), которая получила широкое развитие в ритробиологических исследованиях во многих странах мира, в том числе на Дальнем Востоке России (Wallace, Merritt, 1980; Wallace et al., 1982, 2000, 2001; Dudgeon, 1982, 2008; Minshall et al.,

1983; Вшивкова, 1988; Леванидова и др., 1989; Cummins et al., 1989; Vshivkova, 1991; Morse et al., 1994, 2007; Wetzel, 1995; Wallace, Webster, 1996; Вшивкова, Рязанова, 1998; Dobson et al., 2002; Hauer et al., 2003; Thorp et al., 2008; Yule et al., 2009; Tank et al., 2010; Brown et al., 2011; Богатов, 2013; Aguiar, 2018; Makaka, 2018; Батурина, 2019; Doretto et al., 2020; и др.).

Суть концепции заключается в понимании целостности и устойчивости речной системы, детерминирующихся непрерывностью потока вещества и энергии, характер которого на всем протяжении водотока определяется влиянием континуума физических параметров среды. Процессы накопления, транспорта, утилизации и синтеза органического вещества происходят непрерывно и взаимосвязано вдоль русла реки. В каждой конкретной точке водотока органическое вещество, необходимое для формирования биологической продукции консументов, поступает из трех основных источников: локальные смывы органического вещества из прибрежных систем и листового опад, непосредственно поступающий в реку с древесных крон — аллохтонная продукция; первичная продукция водных растений (мох, водоросли, высшая водная растительность) — автохтонная продукция; транспорт взвешенного в потоке органического вещества с вышерасположенных участков — смешанное происхождение. Соотношение величин этих трех типов продукции меняется на протяжении русла.

RCC рассматривает бентосные сообщества как один из основных компонентов переработки и аккумуляции органического вещества. Структура бентосных сообществ зависит от соотношения типов органического вещества на каждом конкретном участке русла. Таким образом, количественные и качественные характеристики потока органического вещества детерминируют структуру биотических сообществ (Cummins, 1974; Vannote et al., 1980; Gregory et al., 2003; Thorp et al., 2008; и др.) (рис. 2). Глубокий анализ зависимостей в распределении речного бентоса авторами RCC максимально полно объяснил экономичное и эффективное устройство жизни в водотоках, дав основу для повышения прогностичности научных исследований в области ритробиологии и укрепив научную основу в планировании мониторинговых работ на реках.

Особенно важными при формировании градиентных сообществ являются: температура воды, тип субстрата, скорость и расход воды, морфология и освещенность водотока, характер прибрежной растительности, тип основного органического вещества и энергозатраты из аллохтонных и автохтонных источников — они являются определяющими факторами при формировании донных сообществ и дифференцируют их в рамках основных типов. Эти факторы изменяются предсказуемым образом от верховьев к устью и обуславливают предсказуемое изменение биоразнообразия (рис. 3а, б), а также распределение

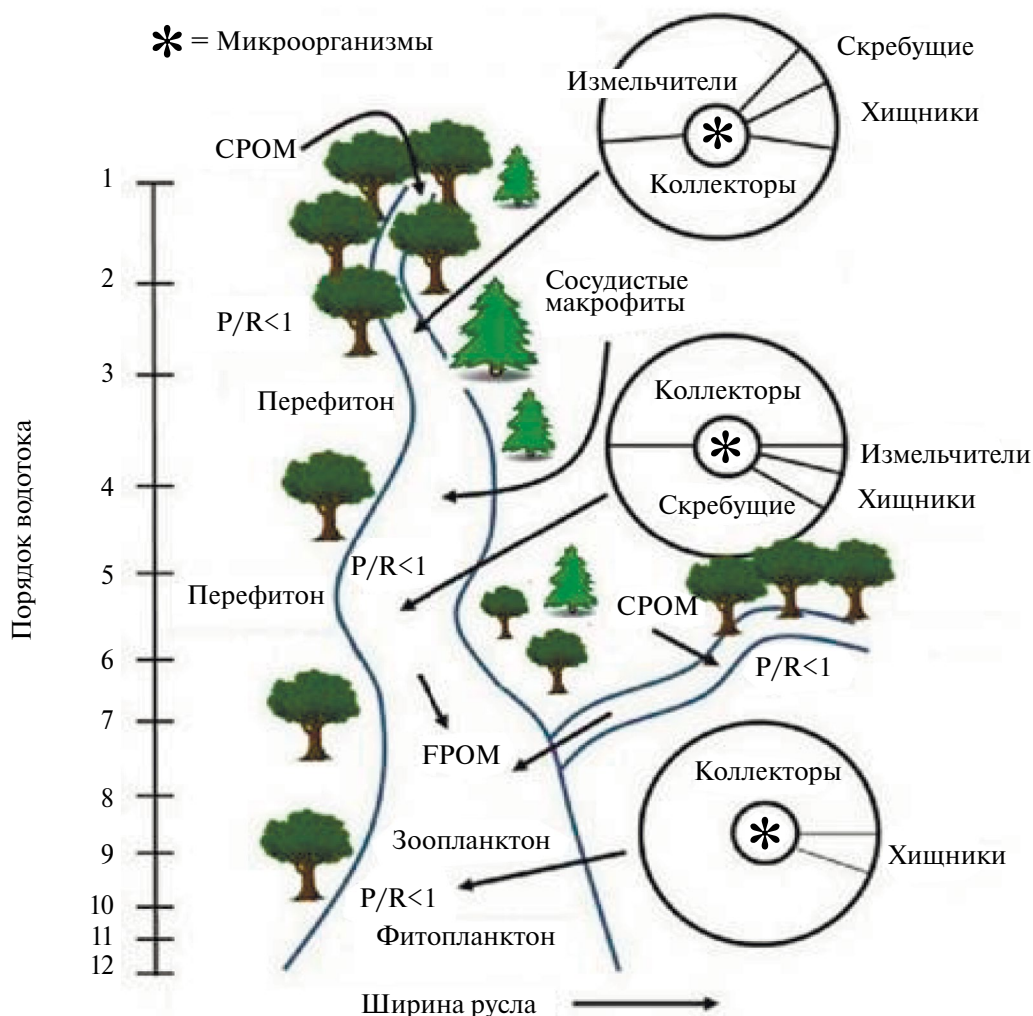


Рис. 2. Иллюстрация концепции речного континуума. Круговые диаграммы показывают относительную долю функционально-трофических группировок в донных сообществах, расположенных по продольному профилю реки; СРОМ — крупнодисперсное органическое вещество, FPOМ — мелкодисперсное органическое вещество; DOM — растворенное органическое вещество; $P/R < 1$ указывает, что дыхание превышает первичную продукцию (Vannote et al., 1980; модификация Wohl, 2018).

пищевых гильдий водных беспозвоночных — функционально-трофических группировок (functional feeding groups, FFG) вдоль речного континуума (рис. 2). Выделены 5 основных трофических группировок: измельчители (shredders), скребущие (scrapers), фильтраторы (collector-filterers), сборщики (collector-gatherers) и хищники (predators) (Vannote et al., 1980; Wallace, Merrit, 1980; Morse et al., 1994; и др.).

Органическое вещество в водотоках, как уже сказано выше, имеет разные источники происхождения. Различают органическое вещество *аллохтонного* (вне водоема) и *автохтонного* (внутри водоема) происхождения. *Аллохтонное органическое вещество* поступает в водоток как напрямую с прибрежных территорий, так и в результате занесения ветровыми потоками. Это может быть вещество растительного (листовой опад, ветки, фрукты) и животного (экскременты

животных или их мертвые тела) происхождения. Различают *крупнодисперсное органическое вещество* (СРОМ = coarse particulate organic matter), *мелкодисперсное* (FPOМ = fine particulate organic matter) и *растворенное органическое вещество* (DOM = dissolved organic matter). СРОМ подвергается определённому процессу деградации внутри водной системы. Например, разложение листовых пластин (широколиственный опад) происходит как в результате химических процессов, участвующих в разложении (выщелачивание), так и благодаря работе грибов, бактерий, а также беспозвоночных фито- и детритофагов (Petersen, Cummins, 1974; Findlay, Arsuffi, 1989; Gessner, Chauvet, 1994; Crowl et al., 2001; Li, Dudgeon, 2008; Nelson, 2011; Lin, Webster, 2013; Griffiths, Tiegs, 2016) (рис. 3в).

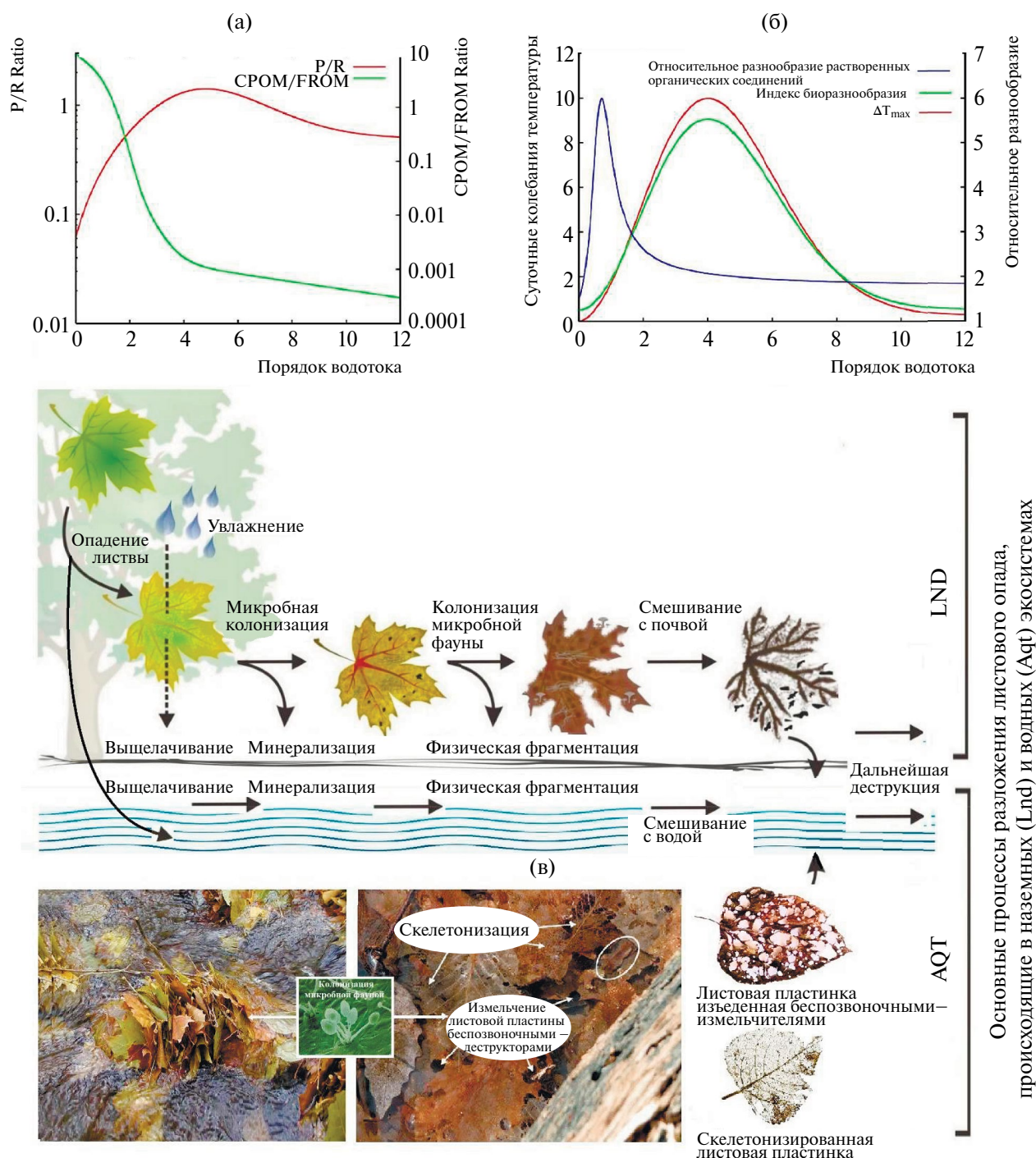


Рис. 3. Иллюстрация распределения основных параметров и процессов деструкции и транспортирования органического вещества в речных экосистемах: а, б — гипотетическое распределение выбранных параметров по речному континууму от истока к устью (по Vannote et al., 1980); в — схема деструкции листового опада в наземных и водных экосистемах (по Tennakoon et al., 2021 и ориг.).

На самых первых этапах в активной деструктуризации листового опада и других крупных растительных частей участвуют микробы и беспозвоночные — измельчители. Затем бактерии и грибы колонизируют лист, смягчая его, поскольку мицелий

гриба, внедряясь, «разрыхляет» листовую пластину. Отмечено, что состав микробного сообщества проявляет специфичность при колонизации различных видов деревьев. Комбинированное действие бактерий, грибов, животных и химических процессов ускоряет

процессы растительного разложения, и измельченное вещество в виде CPOM и FPOM поступает в толщу потока как новое по форме органическое вещество. Обогащение бактериями и грибами частиц грубого и тонкого органического вещества усиливает их пищевую (энергетическую) ценность — бактерии как бы становятся «слоем масла на кусочке хлеба» (Cummins, 1974; Petersen, Cummins, 1974; Dudgeon, 1982; Wallace et al., 1982, 2000, 2001; Meyer, O'Нор, 1983; Webster, Benfield, 1986; Findlay, Arsuffi, 1989; Gessner M., Chauvet E., 1994; Wallace, Webster, 1996; Ribblett et al., 2005; Yule et al., 2009; Pozo et al., 2011; Воронин, Черняковская, 2012; Swan, Kominoski, 2012; Вшивкова и др., 2019; Ferreira et al., 2020; Bogatov et al., 2021). Сходные процессы переработки листового опада происходят и в наземных лесных экосистемах (Tennakoon et al., 2021; и др.).

Верхние участки водотоков (ручьи 1—3 порядка) часто сильно затенены и получают большое количество органического вещества от прибрежной растительности, являясь гетеротрофными зонами, где соотношение валового фотосинтеза (P) к дыханию (R) меньше единицы (рис. 3а). Здесь преобладают каменисто-галечные грубые субстраты, поскольку градиенты потока и эрозионные процессы высоки, на них формируются сообщества с преобладанием измельчителей, являющихся первыми механическими деструкторами листового опада. Листовой опад и продукты его первичной деструкции измельчителями

относят к категории грубодисперсного органического вещества — CPOM (coarse particulate organic matter). При дальнейшем разложении CPOM в процессе выщелачивания, микробной колонизации и минерализации, физической фрагментации происходит его дальнейшее измельчение и превращение в тонкодисперсное органическое вещество — FPOM (fine particulate organic matter), которое экспортируется водным потоком на нижние этажи водотока и улавливается из потока фильтраторами, а при отложении на дно — коллекторами-сборщиками. Далее FPOM трансформируется в растворенное органическое вещество DOM (dissolved organic matter), которое, в конце концов, способно коагулироваться в желатинообразные пеллеты — пищевой ресурс коллекторов-сборщиков (рис. 4).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ видовой и трофической структуры исследованных водотоков показал высокое их соответствие концепции речного континуума. В зависимости от условий обитания формируются следующие сообщества: А — измельчителей, Б — скребущих, В — фильтраторов и Г — коллекторов-сборщиков (нумерация местообитаний, в том числе по датам сбора, приводится в соответствии с табл. 2).

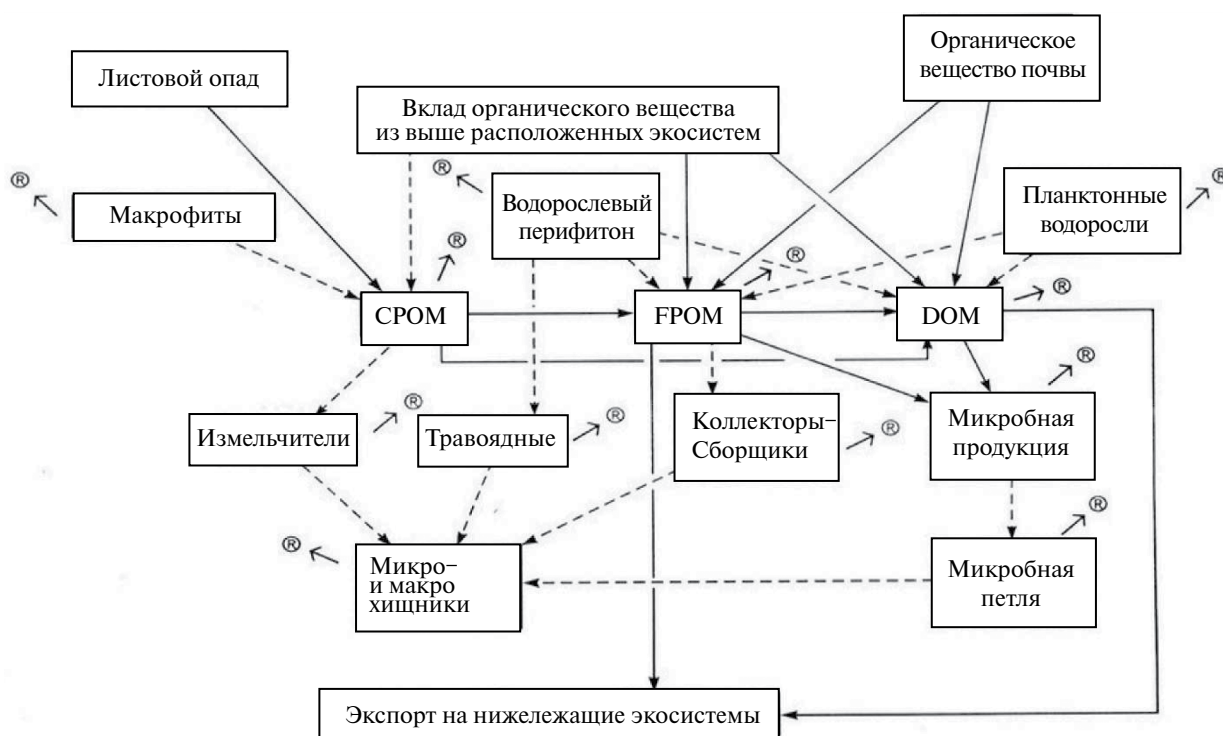


Рис. 4. Потоки углерода в речных экосистемах (по Merric, Richards, 2013)

Таблица 2. Видовая и трофическая структура донных сообществ водотоков Дальнего Востока РФ (рассчитаны по показателям численности, %)

Доминанты		Субдоминанты		Второстепенные виды	
1. Ручей Горайский, станция 11. Верхняя эфиритраль: пережат, медиаль (Леванидов, 1977)					
Gammarus koreanus (50.0) Shr		Drunella aculea (10.0) Scr		Ephemerella spp. (4.8) C-G	
				Cinygmula sp. (3.7) Scr	
				Heterotrissocladius sp. (2.3) C-G	
				Rhyacophila narvae (2.0) Prd	
				Виды с долей менее 2% = 27.2%	
Комплекс ЕРТ: 23.5%			ЕРТ+Gammarus: 73.5%		
Измельчители (Shr)		Сборщики (C-G)		Скребущие (Scr)	
50.0		11.7		9.7	
				Хищники (Prd)	
				7.0	
2. Река Кедровая, станция 5, ниже устья кл. Поперечка. Верхняя эфиритраль (23.06.2008)*					
Oligochaeta (25.6) C-G		Phagocata vivida (13.0) Prd		Chironomidae (1.3) C-G	
Gammarus koreanus (20.6) Shr		Coleoptera (6.0) C-G		Другие Diptera (1.0) C-G	
Комплекс ЕРТ: 32.5%			ЕРТ+Gammarus: 53.1%		
Измельчители (Shr)		Сборщики (C-G)		Хищники (Prd)	
33.0		32.9		14.0	
				Скребущие (Scr)	
				7.0	
				Фильтраторы (C-F)	
				2.0	
3. Река Кедровая, станция 6, 500 м ниже руч. Бортникова. Верхняя эфиритраль (23.06.2008)*					
Gammarus koreanus (26.5) Shr		Другие Diptera (10.8) C-G		Phagocata vivida (3.0) Prd	
Chironomidae (24.0) C-G				Другие (35.7)	
Комплекс ЕРТ: 35.8%			ЕРТ+Gammarus: 62.3%		
Измельчители (Shr)		Сборщики (C-G)		Хищники (Prd)	
41.5		35.0		10.0	
				Скребущие (Scr)	
				9.0	
				Фильтраторы (C-F)	
				4.5	
4. Река Кедровая, станция 9, у «Избушки». Эфиритраль (23.06.2008)*					
Gammarus koreanus (16.5) Shr		Chironomidae (12.1) C-G		Oligochaeta (2.2) C-G	
ЕРТ (57.1)		Другие Diptera (11.0) C-G		Phagocata vivida (1.1) Prd	
Комплекс ЕРТ: 57.1%			ЕРТ+Gammarus: 73.6%		
Измельчители (Shr)		Сборщики (C-G)		Скребущие (Scr)	
35.0		33.0		15.0	
				Фильтраторы (C-F)	
				10.0	
				Хищники (Prd)	
				7.0	
5. Река Кедровая, станция 10, 200 м ниже кл. Второй Золотой. Эфиритраль (23.06.2008)*					
Oligochaeta (31.6) C-G				Другие Diptera (0.5) C-G	
Gammarus koreanus (27.4) Shr				Chironomidae (0.5) C-G	
ЕРТ (39.5) Scr, C-F, Shr и др.				Mollusca (0.5) C-F	
Комплекс ЕРТ: 39.5%			ЕРТ+Gammarus: 66.9%		
Сборщики (C-G)		Измельчители (Shr)		Скребущие (Scr)	
32.6		30.0		25.0	
				Фильтраторы (C-F)	
				6.4	
				Хищники (Prd)	
				6.0	
6. Река Кедровая, станция 11, 200 м ниже кл. Первый Золотой. Эфиритраль (23.06.2008)*					
ЕРТ (69.8) Scr, C-F, Shr и др.		Gammarus koreanus (12.8) Shr		Coleoptera (1.9) C-G	
		Chironomidae (6.8) C-G		Другие Diptera (1.9) C-G	
		Oligochaeta (5.1) C-G		Simuliidae (1.7) C-F	
Комплекс ЕРТ: 69.8%			ЕРТ+Gammarus: 82.6%		
Скребущие (Scr)		Измельчители (Shr)		Фильтраторы (C-F)	
35.0		25.0		23.3	
				Сборщики (C-G)	
				10.2	
				Хищники (Prd)	
				6.5	
7. Река Кедровая, станция 12 («3»). Метаритраль: плес, рипаль (Леванидов, 1972)					
Gammarus koreanus (16.0) Shr		Baetis gr. thermicus (10.4) C-G		Diamesa gr. insignipes (4.5) Scr	
		Cinygmula sp. (7.0) Scr		Epeorus latifolium (4.4) Scr	
				Drunella aculea (3.7) Prd	
				Cinygmula grandifolia (3.4) Scr	
				Stavsolus japonicus (2.8) Prd	

Таблица 2. Продолжение

Доминанты		Субдоминанты		Второстепенные виды	
				<i>Stenopsyche marmorata</i> (2.6) C-F	
				Виды с долей менее 2% = 36.0%	
Комплекс ЕРТ: 60.3%				ЕРТ+ <i>Gammarus</i> : 76.3%	
Скребущие (Scr)	Измельчители (Shr)	Сборщики (C-G)	Хищники (Prd)	Фильтраторы (C-F)	
19.3	17.6	13.8	9.3	4.0	
8. Река Кедровая, станция 12. Метаритраль: пережат, медиаль (13.10.2023)*					
<i>Ecdyonurus</i> sp (16.6) Scr		<i>Stenopsyche marmorata</i> (11.71) C-F		<i>Arctopsyche palpata</i> (4.83) C-F	
		<i>Ephemerella tschernovae</i> (11.03) C-G		<i>Leptophlebia vladivostokica</i> (4.8) C-G	
		<i>Cinygmula</i> sp. (10.34) Scr		<i>Allonarcys sachalina</i> (2.76) Shr	
		<i>Epeorus</i> spp. (10.35) Scr		<i>Skwala pusilla</i> (2.76) Prd	
		<i>Hydropsyche orientalis</i> (7.59) C-F		<i>Apassus major</i> (2.07) Prd	
		<i>Drunella</i> sp. (5.52) C-G		Chironomidae (2.07) C-G	
				Виды с долей менее 2% = 7.57%	
Комплекс ЕРТ: 88.3%				ЕРТ+ <i>Gammarus</i> : 88.3%	
Скребущие (Scr)	Сборщики (C-G)	Фильтраторы (C-F)	Хищники (Prd)	Измельчители (Shr)	
37.29	26.18	24.13	7.6	4.8	
9. Река Кедровая, станция 13, у границы заповедника (выше моста). Метаритраль (23.06.2008)*					
ЕРТ (75.2) Scr, C-F и др.		<i>Gammarus koreanus</i> (10.9) Shr		Oligochaeta (2.8) C-G	
		Chironomidae (9.4) C-G		Виды с долей менее 2% = 1.7%	
Комплекс ЕРТ: 75.2%				ЕРТ+ <i>Gammarus</i> : 86.1%	
Фильтраторы (C-F)	Скребущие (Scr)	Измельчители (Shr)	Сборщики (C-G)	Хищники (Prd)	
34.0	25.5	15.5	15.0	10.0	
10. Река Кедровая, станция 14, 200 м выше устья. Нижняя метаритраль (23.06.2008)*					
ЕРТ (72.6)		<i>Gammarus koreanus</i> (8.7) Shr		Oligochaeta (1.4) C-G	
Chironomidae (15.9) C-G				Mollusca (1.4) C-G	
Комплекс ЕРТ: 72.6%				ЕРТ+ <i>Gammarus</i> : 81.3%	
Сборщики (C-G)	Скребущие (Scr)	Фильтраторы (C-F)	Измельчители (Shr)	Хищники (Prd)	
60.0	15.0	10.5	9.0	5.5	
11. Река Фроловка, станция 3. Гипокреналь — верхняя эпилитраль: медиаль (Леванидова и др., 1989)					
<i>Gammarus koreanus</i> (56.0) Shr		<i>Phagocata vivida</i> (12.5) Prd		Виды с долей менее 2% = 24.3%	
		<i>Pedicia</i> sp. (7.2) Prd			
Комплекс ЕРТ: 22%				ЕРТ+ <i>Gammarus</i> : 78%	
Измельчители (Shr)		Хищники (Prd)		FFG не определены	
56.0		19.7		24.3	
12. Река Фроловка, станция 9. Метаритраль: пережат, медиаль (Леванидова и др., 1989)					
<i>Arctopsyche palpata</i> (19.8) C-F		<i>Gammarus koreanus</i> (12.4) Shr		Виды с долей менее 2% = 40.6%	
		<i>Neophylax ussuriensis</i> (8.0) Scr			
		<i>Glossosoma</i> sp. (8.0) Scr			
		<i>Hydatophylax nigrovittatus</i> (6.0) Shr			
		<i>Phagocata vivida</i> (5.2) Prd			
Комплекс ЕРТ: 51.8%				ЕРТ+ <i>Gammarus</i> : 64.2%	
Фильтраторы (C-F)	Измельчители (Shr)	Скребущие (Scr)	Хищники (Prd)	FFG не определены	
19.8	18.4	16.0	5.2	40.6	
13. Река Фроловка, станция 10. Метаритраль: пережат, медиаль (Леванидова и др., 1989)					
<i>Stenopsyche marmorata</i> (21.0) C-F		<i>Neophylax ussuriensis</i> (14.4) Scr		<i>Dicosmoecus obscuripennis</i> (5.0) Shr	
		<i>Hexatoma</i> sp. (10.7) Prd		Виды с долей менее 2% = 39.3%	
		<i>Gammarus koreanus</i> (9.5) Shr			
		<i>Drunella aculea</i> (6.4) Prd			
Комплекс ЕРТ: 60%				ЕРТ+ <i>Gammarus</i> : 69.5%	
Фильтраторы (C-F)	Измельчители (Shr)	Хищники (Prd)	Скребущие (Scr)	FFG не определены	
21.0	14.5	13.8	11.4	39.3	

Таблица 2. Продолжение

Доминанты		Субдоминанты		Второстепенные виды	
14. Руч. Толстый Ключ. Верхняя метаритраль: пережат, медиаль (19.10.2023)*					
Glossosoma sp. (30.0) Scr		Gammarus koreanus (11.0) Shr		Ephemerella levanidovae (9.0) C-G	
Chironomidae (18.2) C-G		Epeorus (Iron) alexandri (10.0) Scr		Stenopsyche marmorata (4.5) C-F	
				Antocha sp. (3.0) C-G	
				Виды с долей менее 2 % = 14.5 %	
Комплекс ЕРТ: 60.5 %			ЕРТ+Gammarus: 71.5 %		
Скребущие (Scr)	Сборщики (C-G)	Измельчители (Shr)	Фильтраторы (C-F)	Хищники (Prd)	
41.5	34.2	12.3	9.0	3.0	
15. Река Комаровка, станция 3. Верхняя эпитритраль: пережат, медиаль (06.07.1984)*					
Gammarus koreanus (31.2) Shr		Oligochaeta (9.2) C-G		Orthocladius gr. olivaceus (4.0) C-G	
Anagapetus schmidi (30.4) Scr				Drunella cryptomeria (3.2) Prd	
				Baetis fuscatus (2.8) C-G	
				Baetis sp. (2.7) C-G	
				Виды с долей менее 2 % = 6.3 %	
Комплекс ЕРТ: 42.1 %			ЕРТ+Gammarus: 73.7 %		
Скребущие (Scr)	Измельчители (Shr)	Сборщики (C-G)	Хищники (Prd)	Фильтраторы (C-F)	
34.0	32.2	27.1	6.3	0.4	
16. Река Комаровка, станция 7. Верхняя метаритраль: пережат, медиаль (05.07.1984)*					
Psychomya spp. (42.7) Scr		Metalype uncatissima (8.5) Scr		Agapetinae spp. (4.4) Scr	
Chironomidae (21.5) C-G		Ecdyonurus kibunensis (8.0) Scr		Isonychia japonica (2.2) C-F	
		Epeorus smirnovi (5.1) Scr		Drunella cryptomeria (2.1) Prd	
				Serratella spp. (2.0) C-G	
				Leuctridae spp. (2.0) Shr	
				Виды с долей менее 2 % = 1.43 %	
				+ Gammarus koreanus (0,07) Shr	
Комплекс ЕРТ: 78.2 %			ЕРТ+Gammarus: 78.27 % (гаммарусы единичны)		
Скребущие (Scr)	Сборщики (C-G)	Хищники (Prd)	Фильтраторы (C-F)	Измельчители (Shr)	
68.7	24.5	2.4	2.3	2.1	
17. Река Черная Речка, станция 1. Гипокреналь (04.11.2014)*					
Gammarus koreanus (61.0) Shr		-		Lepidostoma spp. (3.5) Shr	
Heptageniidae (30.0) Scr		-		Виды с долей менее 2 % = 5.5 %	
Комплекс ЕРТ: 36.5 %			ЕРТ+Gammarus: 97.5 %		
Измельчители (Shr)	Скребущие (Scr)	Сборщики (C-G)	Хищники (Prd)		
66.1	30.0	2.5	1.4		
18. Река Черная Речка, станция 1. Гипокреналь (04.07.2014)*					
Gammarus koreanus (63.5) Shr		Chironomidae (8.6) C-G		Виды с долей менее 2 % = 0.5 %	
Heptageniidae (18.8) Scr		Coleoptera (5.1) C-G			
Комплекс ЕРТ: 18.8 %			ЕРТ+Gammarus: 82.3 %		
Измельчители (Shr)	Скребущие (Scr)	Сборщики (C-G)	Фильтраторы (C-F)	Хищники (Prd)	
67	18.8	14	0.1	0.1	
19. Река Чёрная Речка, станция 2. Верхняя эпитритраль: пережат, медиаль (18.07.2016)*(зона вырубки леса)					
Chironomidae indet. (58.8) C-G		Gammarus koreanus (10.5) Shr		Sweltsa-Suwallia (3.8) Prd	
		Ephemerella spp. (9.7) C-G		Lepidostoma spp. (3.1) Shr	
		Perlodidae indet. (5.3) Prd		Coleoptera (3.0) C-G	
				Виды с долей менее 2 % = 5.8 %	
Комплекс ЕРТ: 22 %			ЕРТ+Gammarus: 32.5 %		
Сборщики (C-G)	Измельчители (Shr)	Хищники (Prd)	Скребущие (Scr)	Фильтраторы (C-F)	
71.5	14.5	9.9	2.5	1.6	
20. Река Вторая Речка, станция 1. Гипокреналь-верхняя эпитритраль (14.10.2008)					
Gammarus koreanus (59.6) Shr		Ephemeroptera (6.2) Scr + C-G		Plecoptera (1.1) Prd	
Trichoptera (30.1) Scr+Shr				Виды с долей менее 2 % = 3 %	

Таблица 2. Продолжение

Доминанты		Субдоминанты		Второстепенные виды	
Комплекс ЕРТ: 37.4 %		ЕРТ+Gammarus: 97 %			
Измельчители (Shr)	Скребушие (Scr)	Сборщики (C-G)		Хищники (Prd)	
61.0	33.5	4.0		1.5	
21. Река Вторая Речка, станция 1. Гипокреналь — верхняя эфиритраль (23.10.2020)*					
Gammarus koreanus (77.2) Shr		Heptageniidae (16.2) Scr		Phagocata vivida (3.8) Prd	
				Виды с долей менее 2 % = 2.8 %	
Комплекс ЕРТ: 17.2 %		ЕРТ+Gammarus: 94.4 %			
Измельчители (Shr)	Скребушие (Scr)	Хищники (Prd)		Сборщики (C-G)	
77.8	16.4	3.9		1.5	
22. Река Вторая Речка, станция 1. Гипокреналь-верхняя эфиритраль (26.08.2021)*					
Gammarus koreanus (62.2) Shr		Oligochaeta (13.0) C-G		Baetis sp. (4.4) C-G	
		Chironomidae (7.6) C-G		Heptageniidae (2.5) Scr	
				Виды с долей менее 2 % = 12.8 %	
Комплекс ЕРТ: 18.9 %		ЕРТ+Gammarus: 81.1 %			
Измельчители (Shr)	Сборщики (C-G)	Скребушие (Scr)	Хищники (Prd)	Фильтраторы (C-F)	
65.1	25.0	5.6	1.8	0.3	
23. Ручей Академический, станция 1. Верхняя эфиритраль: перекал, медиаль (18.09.2017)*					
Gammarus koreanus (77.7) Shr		Baetis sp. (11.2) C-G		Oligochaeta (3.8) C-G	
				Cinygmula sp. (3.5) Scr	
				Phagocata vivida (2) Prd	
				Виды с долей менее 2 % = 1.8 %	
Комплекс ЕРТ: 16.5 %		ЕРТ+Gammarus: 94.2 %			
Измельчители (Shr)	Сборщики (C-G)	Скребушие (Scr)	Хищники (Prd)		
78.8	15.4	3.8	2.0		
24. Ручей Академический, станция 2. Верхняя эфиритраль (18.09.2017)*					
Gammarus koreanus (71.2) Shr				Phagocata vivida (1.1) Prd	
Cinygmula sp. (26.0) Scr				Виды с долей менее 2 % = 1.7 %	
Комплекс ЕРТ: 27.7 %		ЕРТ+Gammarus: 98.9 %			
Измельчители (Shr)	Скребушие (Scr)	Хищники (Prd)		Сборщики (C-G)	
72.3	26.0	1.4		0.3	
25. Ручей Океанский, станция 1. Верхняя эфиритраль (22.09.2009, до вырубки леса)*					
Gammarus koreanus (73.3) Shr				Glossosoma sp. (4.1) Scr	
Baetis sp. (15.2) C-G				Виды с долей менее 2 % = 7.4 %	
Комплекс ЕРТ: 24.37 %		ЕРТ+Gammarus: 97.6 %			
Измельчители (Shr)	Сборщики (C-G)	Скребушие (Scr)		Хищники (Prd)	
75.3	16.4	5.1		3.2	
26. Ручей Океанский, станция 1. Верхняя эфиритраль (06.09.2015, до вырубки леса)*					
Gammarus koreanus (57.6) Shr		Phagocata vivida (6.6) Prd		Coleoptera (4.1) C-G	
Cinygmula sp. (24.6) Scr				Oligochaeta (3.4) C-G	
				Виды с долей менее 2 % = 3.7 %	
Комплекс ЕРТ: 27.6 %		ЕРТ+Gammarus: 85.2 %			
Измельчители (Shr)	Скребушие (Scr)	Сборщики (C-G)		Хищники (Prd)	
58.2	24.7	10.2		6.9	
27. Ручей Океанский, станция 1. Верхняя эфиритраль (27.06.2022, после вырубки леса)*					
Chironomidae (66.8) C-G				Perlodidae (2.5) Prd	
Simuliidae (20.0) C-F				Виды с долей менее 1 % = 10.7 %	
Комплекс ЕРТ: 7.6 %		Гаммарусы отсутствуют! После вырубки леса			
Сборщики (C-G)	Фильтраторы (C-F)	Хищники (Prd)	Измельчители (Shr)	Скребушие (Scr)	
69.3	20.0	5.2	4.0	1.5	
28. Река Рудная, выше г. Дальнегорска. Верхняя метаритраль: перекал, медиаль (Тесленко, 1986)					
Neophylax ussuriensis (23) Scr		Cinygmula sp. (14) Scr		Megarcys ochracea (4.7) Prd	

Таблица 2. Продолжение

Доминанты		Субдоминанты		Второстепенные виды	
		<i>Glossosoma</i> sp. (7) Scr		<i>Baetis</i> sp. (4.0) C-G	
		<i>Pictetiella asiatica</i> (6.1) Prd		<i>Epeorus (Iron) aesculus</i> (3.7) Scr	
				<i>Swelta-Suwallia</i> (3) Prd	
				<i>Pagastia orientalis</i> (2.4) C-G	
				<i>Ephemerella aurivillii</i> (2.3) C-G	
				Виды с долей менее 2 % = 29.8 %	
Комплекс ЕРТ: 70.2 %			Гаммарусы отсутствуют, зона вырубki леса		
Скребущие (Scr)		Хищники (Prd)		Сборщики (C-G)	
56.3		23.8		19.9	
29. Река Вилка, пос. Терней. Метаритраль: пережат, медиаль (01.06.2021)*					
<i>Neophylax ussuriensis</i> (26.6) Scr		<i>Drunella</i> sp. (13.4) Prd-Scr		<i>Glossosoma</i> spp. (4.4) Scr	
Chironomidae (22.2) C-G		<i>Ephemerella</i> spp. (13.3) C-G		<i>Lepidostoma</i> spp. (4.4) Shr	
				<i>Hydatophylax</i> sp. (4.4) Shr	
				Simuliidae (4.4) C-F	
				Виды с долей менее 2 % = 6.9 %	
Комплекс ЕРТ: 69.5 %			Гаммарусы отсутствуют, зона вырубki леса		
Скребущие (Scr)	Сборщики (C-G)	Хищники (Prd)	Измельчители (Shr)	Фильтраторы (C-F)	
42.1	35.5	9.2	8.8	4.4	
30. Река Средний Сореннак, станция 2А. Эпиритраль: пережат, медиаль (21.07.2022)*					
Chironomidae (69.0) C-G				Simuliidae (2.1) C-F	
<i>Glossosoma</i> spp. (21.0) Scr				Capniidae (2.0) Shr	
				Виды с долей менее 2 % = 5.9 %	
Комплекс ЕРТ: 26.0 %			Гаммарусы отсутствуют		
Сборщики (C-G)	Скребущие (Scr)	Измельчители (Shr)	Фильтраторы (C-F)	Хищники (Prd)	
72.0	21.5	2.3	2.2	2.0	
31. Река Бастак, станция 7Ва. Метаритраль: пережат, медиаль (21.07.2022)*					
<i>Neophylax ussuriensis</i> (41.0) Scr		<i>Dicosmoecus jozankeanus</i> (12.0) Shr		<i>Epeorus (Iron)</i> sp. (4.0) Scr	
		<i>Lepidostoma</i> sp. (12.0) Shr		<i>Arctopsyche amurensis</i> (3.5) C-F	
		<i>Baetis</i> sp. (8.0) C-G		<i>Micrasema</i> sp. (3.4) Shr	
		<i>Cinygmula</i> sp. “wst” (8.0) Scr		<i>Glossosoma</i> spp. (3.0) Scr	
				Виды с долей менее 2 % = 7.0 %	
Комплекс ЕРТ: 97.9 %			Гаммарусы отсутствуют		
Скребущие (Scr)	Измельчители (Shr)	Сборщики (C-G)	Фильтраторы (C-F)	Хищники (Prd)	
60.0	27.5	8.0	3.5	1.0	
32. Река Икура, станция 2Ва. Эпиритраль: пережат (1), медиаль (04.08.2019)*					
<i>Simulium</i> gr. <i>malyshevi</i> (33.0) C-F		Oligochaeta (10.0) C-G		<i>Cinygmula</i> sp. “w.s” (2.5) Scr	
<i>Brachycentrus americanus</i> (27.0) C-F		Chironomidae (5.5) C-G		<i>Tipula</i> sp. (2.0) Shr	
<i>Glossosoma</i> sp. (18.0) Scr				Виды с долей менее 2 % = 2.0 %	
Комплекс ЕРТ: 49.5 %			Гаммарусы отсутствуют		
Фильтраторы (C-F)	Скребущие (Scr)	Сборщики (C-G)	Измельчители (Shr)	Хищники (Prd)	
60.0	19.5	15.5	3.0	2.0	
33. Река Икура, станция 2Вб. Эпиритраль: пережат (2), медиаль (04.08.2019)*					
<i>Glossosoma</i> sp. (38.0) Scr		<i>Brachycentrus americanus</i> (12.0) C-F		<i>Cinygmula/Ecdyonurus</i> (2.0) Scr	
Blephariceridae (15.0) Scr		Chironomidae (9.0) C-G		Виды с долей менее 2 % = 7.5 %	
		<i>Simulium</i> gr. <i>malyshevi</i> (8.5) C-F			
		<i>Anagapetus schmidi</i> (8.0) Scr			
Комплекс ЕРТ: 64.0 %			Гаммарусы отсутствуют		
Скребущие (Scr)	Фильтраторы (C-F)	Сборщики (C-G)	Хищники (Prd)	Измельчители (Shr)	
64.0	22.5	10.0	2.5	1.0	
34. Река Икура, станция 2Вс. Эпиритраль: плес, рипаль (04.08.2019)*					
<i>Ecclisomyia camtschatica</i> (43.0) Shr		<i>Lepidostoma</i> sp. (7.6) Shr		<i>Rhyacophila</i> gr. <i>sibirica</i> (2.1) Prd	

Таблица 2. Продолжение

Доминанты		Субдоминанты		Второстепенные виды	
Chironomidae (23.0) C-G				Sialis sp. (2.1) Prd	
Euglesa hensloviana (20.0) C-F				Виды с долей менее 2 % = 2.2 %	
Комплекс ЕРТ: 53.7 %			Гаммарусы отсутствуют		
Измельчители (Shr)	Сборщики (C-G)	Фильтраторы (C-F)	Хищники (Prd)		
51.6	24.0	21.0	3.4		
35. Безымянный ручей, кордон «Дубовая сопка», станция 1Вb. Гипокреналь (06.08.2019)*					
Gammarus sp. (36.5) Shr		Ecclisomyia camtschatica (13.0) C-G		Planariidae gen.sp. (3.2) Prd	
Tipulidae spp. (16.0) Shr		Oligochaeta (10.0) C-G		Goera sp. (3.2) Scr	
		Asellus sp. (6.5) C-G		Lepidostoma sp. (3.2) Shr	
				Dixella sp. (3.2) C-G	
				Other Diptera (3.2) C-G	
				Виды с долей менее 2 % = 2.0 %	
Комплекс ЕРТ: 20.4 %			ЕРТ+Gammarus: 56.9 %		
Измельчители (Shr)	Сборщики (C-G)	Скребущие (Scr)	Хищники (Prd)		
55.7	35.9	5.2	3.2		
36. Река Начилова, станция 1, Эпиритраль (Леман и др. 2004)					
Orthocladiinae (27.4) C-G		Chloroperlidae (6.7) Prd		Diamesinae (4.9) C-G	
Heptageniidae (21.7) Scr				Perlodidae (3.3) Prd	
Chironominae (17.7) C-G				Hirudinea (3.0) Prd	
				Oligochaeta (3.1) C-G	
				Hydracarina (2.9) Prd	
				Tricladida (2.6) Prd	
				Brachycentridae (2.5) C-F	
				Виды с долей менее 2 % = 4.2 %	
Комплекс ЕРТ: 38.4 %		Chironomidae: 50 %		ЕРТ+Chironomidae: 88.4 %	
Сборщики (C-G)		Скребущие (Scr)		Хищники (Prd)	
53.1		21.7		18.5	
				2.5	
37. Река Начилова, станция 2. Эпиритраль (Леман и др. 2004)					
Chironominae (25.9) C-G/Prd/Shr/C-F		Diamesinae (9.1) C-G		Oligochaeta (4.2) C-G	
Orthocladiinae (25.4) C-G/Shr		Chloroperlidae (5.0) Prd		Hydracarina (3.6) Prd	
Heptageniidae (17.3) Scr				Виды с долей менее 2 % = 9.5 %	
Комплекс ЕРТ: 35.4 %		Chironomidae: 60.4 %		ЕРТ+Chironomidae: 95.8 %	
Сборщики (C-G)		Скребущие (Scr)		Хищники (Prd)	
64.6		17.3		8.6	
38. Река Начилова, станция 4. Метаритраль (Леман и др. 2004)					
Chironominae (36.7) C-G/Prd/Shr/C-F		Simuliidae (14.5) C-F		Baetidae (4.6) C-G/Shr	
Orthocladiinae (26.9) C-G/Shr				Tanypodinae (3.6) Prd	
				Ephemerellidae (2.5) C-G/Shr	
				Виды с долей менее 2 % = 11.2	
Комплекс ЕРТ: 17.0 %		Chironomidae: 67.2 %		ЕРТ+Chironomidae: 84.2 %	
Сборщики (C-G)		Фильтраторы (C-F)		Хищники (Prd)	
70.7		14.5		3.6	
39. Река Микочева, станция 3. Метаритраль (Леман и др. 2004)					
Chironominae (41.4) C-G		Simuliidae (11.9) C-F		Ephemerellidae (3.3) C-G	
		Glossosomatidae (9.2) Scr		Hydracarina (2.9) Prd	
		Tanypodinae (9.1) Prd		Nemouridae (2.4) Shr	
		Orthocladiinae (6.8) C-G		Diamesinae (2.0) C-G	
		Baetidae (5.0) C-G		Виды с долей менее 2 % = 6.0 %	
Комплекс ЕРТ: 20 %		Chironomidae: 59.3 %		ЕРТ+Chironomidae: 79.3 %	

Таблица 2. Окончание

Доминанты		Субдоминанты		Второстепенные виды	
Сборщики (C-G)	Фильтраторы (C-F)	Хищники (Prd)	Скребущие (Scr)	Измельчители (Shr)	
26.2	26.0	25.0	13.0	9.8	
40. Руч. Геологический, бас. залива Креста, Чукотка. Эпиритраль: пережат, медиаль (Леванидов, 1976)					
Chironomidae (46.0) C-G		Nemoura arctica (8.7) Shr		Gymnops trifistulatus (2.0) C-F	
Mesocapnia sp. (35.5) Shr		Oligochaeta (7.0) C-G		Planariidae (0.1) Prd	
				Виды с долей менее 1 % = 0.7 %	
Комплекс ЕРТ: 44.5 %		Chironomidae: 46 %		ЕРТ+Chironomidae: 90.5	
Сборщики (C-G)	Измельчители (Shr)	Фильтраторы (C-F)	Хищники (Prd)		
52.8	44.6	2.0	0.6		
41. Руч. Нырвакинутеем, бас. залива Креста, Чукотка. Эпиритраль: пережат, медиаль (Леванидов, 1976)					
Chironomidae (67.9) C-G		Planariidae (8.5) Prd		Apatania zonella (4.2) Scr	
Oligochaeta (16.2) C-G				Cinygmula malaise (2.2) Scr	
				Виды с долей менее 2 % = 1.0 %	
Комплекс ЕРТ: 7.4 %		Chironomidae: 67.9 %		ЕРТ+Chironomidae: 75.3 %	
Сборщики (C-G)	Хищники (Prd)		Скребущие (Scr)		Измельчители (Shr)
84.2	9.1		6.4		0.3
42. Руч. Лаврентьевский, бас. бухты Лаврентия, Чукотка. Эпиритраль: пережат, медиаль (Леванидов, 1976)					
Baetis gr. vernus (31.0) C-G		Chironomidae (9.0) C-G		Metacnephia crassifistula (2.0) C-F	
Oligochaeta (29.0) C-G				Виды с долей менее 2 % = 4.5 %	
Pseudocleon sp. 1 (24.5) Scr					
Комплекс ЕРТ: 55.5 %		Chironomidae: 9 %		ЕРТ+Chironomidae: 64.5 %	
Сборщики (C-G)	Скребущие (Scr)	Фильтраторы (C-F)	Измельчители (Shr)	Хищники (Prd)	
69.0	24.5	3.2	2.6	0.7	
43. Руч. Невидимка, окрестности пос. Уэлен, Чукотка. Эпиритраль: пережат, медиаль (Леванидов, 1976)					
Chironomidae (56.2) C-G		Gymnops trifistulatus (7.2) C-F		Prosimulium macropiga (2.6) C-F	
Cinygmula malaise (23.7) Scr				Nemoura arctica (2.1) Shr	
				Arcynopteryx altaica (2.0) Prd	
				Ameletus camtschatica (1.1) C-G	
				Виды с долей менее 2 % = 5.1 %	
Комплекс ЕРТ: 30.9 %		Chironomidae: 56.2 %		ЕРТ+Chironomidae: 87.1 %	
Сборщики (C-G)	Скребущие (Scr)	Фильтраторы (C-F)	Измельчители (Shr)	Хищники (Prd)	
58.5	25.0	11.0	3.0	2.5	
44. Река Сомнительная, о. Врангель. Эпиритраль: пережат, медиаль (Макарченко, Макарченко, 1976)					
Orthocladus sp. (41.4) C-G		Diamesa davisi (5.67) C-G		Oligochaeta (4.48) C-G	
Nemoura arctica (28.02) Shr		Eukiefferiella lutethorax (5.5) C-G		Corynoneura scutellata (3.6) C-G	
				Mesocapnia sp. (2.45) Shr	
				Diamesa appendiculata (2.0) C-G	
				Simuliidae (1.12) C-F	
				Виды с долей менее 2 % = .5,76 %	
Комплекс ЕРТ: 33.5 %		Chironomidae: 58.2 %		ЕРТ+Chironomidae: 91.7 %	
Сборщики (C-G)	Измельчители (Shr)	Фильтраторы (C-F)	Хищники (Prd)		
68.2	30.2	1.5	0.1		

Примечание. C-G — коллекторы-сборщики; C-F — коллекторы-фильтраторы, Prd — хищники, Scr — скребушие; Shr — измельчители.

Типы сообществ макрозообентоса, формируемых на лесных и обезлесенных территориях (на примере исследованных водотоков)

Тип А. Сообщества измельчителей: формируются в верховьях водотоков, расположенных на лесных участках с высокой сомкнутостью крон деревьев и, как следствие, слабой освещенностью русла, в них доминируют консументы—измельчители, переработчики листового опада. Хотя пищевая ценность широколиственного опада не так велика для измельчителей, как считали раньше (для них в качестве пищи важнее микробные пленки, развивающиеся на гниющих листьях), их роль в первичной деструкции опавшей листвы чрезвычайно важна. К таким сообществам относятся малые лесные ручьи или верхние участки рек, расположенные в зонах кренали и эфиритрали. Выделяется два подтипа сообществ измельчителей:

А-1. Сообщества кренали и эфиритрали с доминированием ракообразных гаммарид из сем. Gammaridae. К ним относятся следующие местообитания: руч. Горайский (1) (номера в скобках соответствуют номеру местообитания в табл. 1 и 2), руч. Академический (23—24), руч. Океанский (25—26, до вырубки леса), руч. Безымянный (35), р. Фроловка (11), р. Черная Речка (17—18), р. Вторая Речка (20—22). Следует отметить, что гаммарусовые сообщества вообще характерны для верховьев чистых лесных ручьев Приморского края (Леванидов, 1977; Леванидова и др. 1989). В других регионах юга Дальнего Востока может наблюдаться иная ситуация. Так, в аналогичных лесных водотоках Еврейской АО, по крайней мере, в тех, что расположены в пределах основного кластера заповедника «Бастак», где с 2018 года проводятся интенсивные исследования макрозообентоса (Вшивкова, 2022), гаммарид мы практически не встречали, за исключением единичных родниковых ручьев (табл. 2). Поэтому вопрос, кто выполняет роль основного первичного деструктора листового опада в таких экосистемах, пока остается открытым.

А-2. Сообщества эфиритрали, расположенные в прибрежных затишных участках, с доминированием личинок ручейников, часто представленных сем. Limnephilidae и Lepidostomatidae: р. Икура (34).

Тип Б. Сообщества скребущих (часто с кодоминантами-измельчителями): к ним относятся сообщества эфиритрали и метаритрали, расположенные на хорошо освещенных участках русла, где оптимальны условия для развития перифитонных водорослей: р. Кедровая (7, 8), руч. Толстый Ключ (14), р. Комаровка (15, 16), р. Рудная (28), р. Вилка (29), р. Бастак (31), р. Икура (33). Такие сообщества характерны для чистых рек с быстротекущей прозрачной водой, каменисто-галечными грунтами, небольшими глубинами. Здесь доминантами обычно являются ручейники сем. Glossosomatidae, Thremmatidae (*Neophylax*), Psychomyidae

(*Metalype*, *Psychomyia*), а также поденки сем. Heptageniidae (*Cinygmula*, *Ecdyonurus*, *Epeorus*).

Тип В. Сообщества фильтраторов: к этому типу относятся сообщества, расположенные в местообитаниях с быстрым течением, каменисто-галечными грунтами, постоянным (слабым или значительным) расходом воды. Можно выделить два подтипа на основании интенсивности и объемов расхода воды, которые обуславливают формирование определенных сообществ с характерными видами — доминантами:

В-1. Сообщества эфиритрали, расположенные в местообитаниях с относительно невысоким расходом воды, низкими летними температурами воды, каменисто-галечными грунтами: р. Икура (32). В таких сообществах доминируют ручейники Brachycentridae, сетеплетущие ручейники сем. Arctopsychidae, многочисленны личинки мошек из семейства Simuliidae.

В-2. Сообщества метаритрали, формирующиеся на участках водотоков со значительным расходом воды, валунно-галечным грунтом, турбулентными перекатами: р. Фроловка (12, 13). Доминируют здесь сетеплетущие ручейники из сем. Stenopsychidae, являющиеся эдификаторами сообщества.

Тип Г. Сообщества коллекторов-сборщиков южных широколиственных лесов: такие сообщества могут развиваться на различных этажах водотоков — как в верховьях, так и на среднем и нижнем участках русла. Главная характерная черта местообитаний, где образуются сообщества сборщиков, — небольшая скорость течения, преобладание седиментационных процессов над эрозионными, обилие тонкодисперсного органического вещества, относительно высокие температуры воды.

Г-1. Сообщества верхних участков рек в зонах антропогенного воздействия: доминирование сборщиков на верхних участках рек может быть следствием антропогенного вмешательства в результате вырубки естественных лесных насаждений и механического повреждения русла. Такая ситуация сложилась на водотоках, расположенных на территории ВДЦ «Океан». До вырубки леса и берегоукрепительных работ, повлекших серьезное изменение русла, в сообществе руч. Океанский (27) доминировали измельчители с эдификаторным видом *Gammarus koreanus*, позже, после сведения лесного покрова, гаммарусы исчезли из сообщества и доминантным таксоном стали двукрылые хирономиды из категории сборщиков.

Г-2. Сообщества мелководных и прибрежных (рипальных) участков эфиритрали и метаритрали: р. Черная Речка (19), р. Средний Сореннак (30). В таких сообществах иногда сборщики и скребущие представлены почти в равных долях. В сообществах доминируют хирономиды и часто совместно с ручейниками сем. Glossosomatidae.

Г-3. Сообщества гипоритрали: к этому типу относятся сообщества, формирующиеся на участках рек при переходе из горной области на равнинную,

в качестве примера можно привести сообщества р. Комаровка, расположенные в районе пос. Дубовый Ключ (Вшивкова, 1988).

Тип Д. Сообщества коллекторов — сборщиков северных лесных и тундровых зон: характерной особенностью таких сообществ является доминирование хирономид, кодоминантами и субдоминантами часто выступают личинки поденок сем. *Heptageniidae*.

Д-4. Сообщества ритрали рек Камчатки: отличительной чертой многих камчатских рек является численное преобладание хирономид, например, в реках Начилова и Микочева (36—39).

Д-5. Сообщества безлесных (тундровых) зон северных территорий ДВ России: все водотоки тундровой зоны Чукотского полуострова характеризуются преобладанием хирономид в структуре донных сообществ (водотоки 40—43), кодоминантами и субдоминантами могут быть поденки семейств *Baetidae* и *Heptageniidae* (сборщики или скребущие) или личинки мошек (фильтраторы). В р. Сомнительной (о. Врангеля) кодоминантом являются веснянки сем. *Nemouridae* (измельчители).

Роль измельчителей и амфибиотических насекомых комплекса ЕРТ в градиентных донных сообществах лесной ненарушенной реки (р. Кедровая, заповедник «Кедровая падь»)

Выше были рассмотрены донные сообщества разных рек на локальных участках русла. Представилось интересным проследить изменение структуры сообществ в пределах единой экосистемы малой реки. В качестве модельного водотока была выбрана р. Кедровая, бассейн которой полностью лежит в пределах ненарушенной, естественной территории.

В составе сообществ, как видно из табл. 3, на верхних участках реки (зона эпилитрали) по численности доминируют ракообразные гаммариды — *Gammarus*

koreanus, доля которого здесь часто высока, и они входят в число доминантов или субдоминантов (12.8—50 %). Ниже по течению, в метаритрали, численность гаммарид уменьшается (2.7—10.9 %), но они стабильно встречаются до самого устья.

Доля личинок амфибиотических насекомых из комплекса ЕРТ также высока и увеличивается от 25 % в верховьях до 72—75 % в нижнем течении. Доля хирономид на всех участках русла невелика, не превышает 15 %, за исключением приустьевых участка, где составляет 15.9 %. Доля олигохет на самых верхних станциях, в зоне верхней эпилитрали, достигает иногда 25—30 %, но в среднем и нижнем течении (метаритраль) — стабильно низка, около 1.4—9.1 %.

Общая доля численности личинок насекомых комплекса ЕРТ вместе с гаммарусами может служить хорошим индикатором здоровья и целостности экосистемы лесной реки, так как все эти организмы чрезвычайно чувствительны к широкому спектру поллютантов. В р. Кедровая их общая доля в донных сообществах, расположенных по продольному профилю реки от истока до устья, составляла от 53 до 86.3 %, причем доля гаммарид постепенно уменьшалась к устью (от 50 до 8—2.3 %), а доля ЕРТ закономерно увеличивалась (от 25 — в верховьях до 73—75 % — в устье). Уменьшение же доли гаммарид при одновременном сохранении в сообществах организмов ЕРТ может свидетельствовать о нарушениях лесного покрова, которые происходят при рубках леса, строительных работах и иных экологических нарушениях, вызывающих сокращения объемов листового опада.

Таким образом, при исследовании продольного распределения бентоса в реке, расположенной в ненарушенной лесной зоне юга Дальнего Востока, также подтверждаются основные положения РСС и выявляется важная роль ракообразных гаммарид в функционировании речной экосистемы как основного деструктора листового опада.

Таблица 3. Роль измельчителей *Gammarus koreanus* и амфибиотических насекомых комплекса ЕРТ в структуре ненарушенных градиентных донных сообществ лесной реки (р. Кедровая, национальный парк «Земля леопарда») (по показателям плотности, %)

Доминанты	Субдоминанты	Второстепенные виды
1. Ручей Горайский. Верхняя эпилитраль		
<i>Gammarus koreanus</i> (50)	Chironomidae (5.8)	Oligochaeta (0.01)
Комплекс ЕРТ (24.6)		Другие беспозвоночные (19.59)
ЕРТ+ <i>Gammarus</i> = 74.6 %		
2. Река Кедровая, станция 5, ниже устья кл. Поперечка. Верхняя эпилитраль		
Комплекс ЕРТ (32.5)	<i>Phagocata vivida</i> (13.0)	Chironomidae (1.3)
Oligochaeta (25.6)	Coleoptera (6.0)	Другие беспозвоночные (1.0)
<i>Gammarus koreanus</i> (20.6)		
ЕРТ+ <i>Gammarus</i> = 53.1 %		
3. Река Кедровая, станция 6, 500 м ниже руч. Бортникова. Верхняя эпилитраль		
Комплекс ЕРТ (35.8)	Другие Diptera (10.7)	<i>Phagocata vivida</i> (3.0)
<i>Gammarus koreanus</i> (26.5)		

Таблица 3. Окончание

Доминанты	Субдоминанты	Второстепенные виды
Chironomidae (24.0)		
ЕРТ+ <i>Gammarus</i> = 62.3 %		
4. Река Кедровая, станция 9, у «Избушки». Эпиритраль		
Комплекс ЕРТ (57.2)	Chironomidae (12)	Oligochaeta (2.2)
<i>Gammarus koreanus</i> (16.5)	Другие Diptera (11.0)	<i>Phagocata vivida</i> (1.1)
ЕРТ+ <i>Gammarus</i> = 73.7 %		
5. Река Кедровая, станция 10, 200 м ниже кл. Второй Золотой. Эпиритраль		
Комплекс ЕРТ (39.6)		Другие Diptera (0.5)
Oligochaeta (31.5)		Chironomidae (0.5)
<i>Gammarus koreanus</i> (27.4)		Mollusca (0.5)
ЕРТ+ <i>Gammarus</i> = 67 %		
6. Река Кедровая, станция 11, 200 м ниже кл. Первый Золотой. Эпиритраль		
Комплекс ЕРТ (69.8)	<i>Gammarus koreanus</i> (12.8)	Coleoptera (1.7)
	Chironomidae (6.8)	Другие Diptera (1.7)
	Oligochaeta (5.1)	Simuliidae (1.7)
ЕРТ+ <i>Gammarus</i> = 82.6 %		
7. Река Кедровая, станция 12, 100 м выше бани (база заповедника). Метаритраль		
Комплекс ЕРТ (68.2)	Chironomidae (13.6)	<i>Gammarus koreanus</i> (2.3)
	Oligochaeta (9.1)	Coleoptera (2.3)
		Hydracarina (2.3)
		Apterygota (2.3)
ЕРТ+ <i>Gammarus</i> = 70.5 %		
8. Река Кедровая, станция 13, у границы заповедника. Метаритраль		
Комплекс ЕРТ (75.2)	<i>Gammarus koreanus</i> (10.9)	Oligochaeta (2.8).
	Chironomidae (9.4)	<i>Phagocata vivida</i> (0.3)
		Coleoptera (0.3)
		Другие Diptera (0.3)
		Hydracarina (0.3)
		Mollusca (0.3)
		Simuliidae (0.3)
ЕРТ+ <i>Gammarus</i> = 86.1 %		
9. Река Кедровая, станция 14, 200 м выше устья. Нижняя метаритраль.		
Комплекс ЕРТ (72.6)	<i>Gammarus koreanus</i> (8.7)	Oligochaeta (1.4)
Chironomidae (15.9)		Mollusca (1.4)
ЕРТ+ <i>Gammarus</i> = 86.3 %		

ВЫВОДЫ

1. В результате подтверждено, что сообщества верховьев лесных водотоков МЛТ Дальнего Востока РФ характеризуются доминированием функционально-трофической группы измельчителей, в которых большую роль играют ракообразные гаммариды — первичные деструкторы листового опада. В лесных водотоках они достигают высоких показателей численности, их доля составляет 50—70 %, иногда — даже более высоких значений.
2. На основе анализа видовой и трофической структуры донных сообществ выделено пять основных типов: А — сообщества с доминированием измельчителей (зоны кренали и верхней эпиритрали);

- Б — сообщества скребущих (часто с кодоминированием измельчителей) (зоны эпиритрали и верхней метаритрали), В — сообщества фильтраторов (зона метаритрали), Г — сообщества коллекторов-сборщиков, с различными кодоминантами на разных продольных участках водотока. Отдельно выделены сообщества коллекторов-сборщиков северных территорий (тип Д): расположенные в каменно-березовых лесах Камчатки и на безлесных тундровых территориях. В них доминирующую роль играют личинки амфибиотических насекомых комплекса ЕРТ и двукрылые семейства Chironomidae.
3. Выявлены таксоны — основные переработчики листового опада на МЛТ Дальнего Востока, среди

которых главным актором деструкционных процессов являются ракообразные — гаммариды.

4. Отмечено, что при нарушении лесного покрова, морфологии русла и донных субстратов происходит изменение структуры сообществ, формируются неестественные для верховьев формации беспозвоночных, что приводит к необратимым изменениям всей экосистемы в целом (например, в верховьях руч. Океанский после вырубki леса практически полностью исчезли гаммарусы и изменился тип сообщества: вместо сообщества измелъчителей (тип А) образовалось сообщество с доминированием коллекторов-сборщиков (тип Г).

5. Отмечено различие в структуре донных сообществ беспозвоночных лесных зон юга Дальнего Востока и северных территорий ДВФО. В лесных ненарушенных речных экосистемах юга Дальнего Востока доминируют измелъчители гаммариды и личинки амфибиотических насекомых комплекса ЕРТ, их совместная доля превышает 60 % (тип сообществ А); в экосистемах бродных водотоков тундровых территорий и Камчатки (каменно-березовые леса Западно-Камчатской провинции) преобладают двукрылые сем. Chironomidae и личинки насекомых комплекса ЕРТ, их совместная доля достигает более 90 %, а трофическая структура сообществ относится к типу Д с доминированием коллекторов-сборщиков.

6. Установлено, что показатель «ЕРТ+*Gammarus*» (общая доля численности гаммарид и личинок насекомых ЕРТ в процентах) можно использовать как индикатор при определении целостности экосистем лесных водотоков на юге ДВФО. В условиях антропогенных нарушений, связанных со сведением лесного покрова, данный показатель отразит уменьшение измелъчителей — гаммарид и деструктивные изменения структуры коренных сообществ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Лесные водотоки с их уникальной водной системой требуют комплексного изучения разнообразных природных и антропогенных факторов, влияющих на все компоненты водной биоты. Особенно важным это становится в последнее время при увеличении интереса к процессам углеродной динамики, происходящих на лесных малонарушенных территориях. Для понимания круговорота углерода в дальневосточных лесах, для расчетов общего углеродного баланса необходимо проведение исследований структурно-функциональных характеристик речных сообществ, их динамики в пространственно-временном аспекте, зависимости их формирования от факторов среды. Такие исследования позволяют достоверно выявлять основных участников переработки первичного органического вещества, определять их роль в процессах трансформации, транспортировки и утилизации органического вещества в различных

типах лесов и в различных градиентных сообществах, формирующихся в пределах речного континуума.

Автор благодарит коллег из Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН: к. б. н., с. н. с. Т. С. Никулину и к. с.-х. н., с. н. с. Л. А. Сибирину за различную помощь в работе и при подготовке статьи. Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 124012400285-7).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бакланов П. Я., Романов М. Т. Экономико-географическое и геополитическое положение Тихоокеанской России. Владивосток: Дальнаука, 2009. 168 с.
- Бакланов П. Я. Тихоокеанская Россия: географические и геополитические факторы развития // Известия РАН. Серия географическая. 2015. № 5. С. 8—19.
- Батурина Н. С. Закономерности организации речных экосистем: ретроспектива становления современных концепций (обзор) // Биология внутренних вод. 2019. № 1. С. 3—11.
- Богатов В. В. О закономерностях функционирования речных экосистем в свете базовых научных концепций // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2013. № 4. С. 90—99.
- Богатов В. В. Роль лесной растительности в сохранении биоразнообразия речных экосистем горнолесных районов юга Дальнего Востока России // Чтения памяти В. Я. Леванидова. 2014. Вып. 6. С. 99—103.
- Богатов В. В., Никулина Т. В., Вишкова Т. С. Соотношение биоразнообразия фито- и зообентоса в континууме модельной горной реки Комаровки (Приморский край, Россия) // Экология. 2010. № 2. С. 134—140.
- Богатов В. В., Федоровский А. С. Основы речной гидрологии и гидробиологии. Владивосток: Дальнаука, 2017. 384 с.
- Вишкова Т. С. Продольное распределение зообентоса ритрали реки Комаровка (Южное Приморье) // Фауна, систематика и биология пресноводных беспозвоночных. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 76—85.
- Вишкова Т. С. Биоразнообразие пресноводных беспозвоночных государственного природного заповедника «Бастак» // Региональные проблемы. 2022. Т. 25. № 2. С. 34—37.
- Вишкова Т. С., Рязанова Н. Б. Пространственное распределение и структура ассамблей ручейников (Insecta, Trichoptera) в бассейне р. Белая (Южный Сахалин) // Чтения памяти А. И. Куренцова. 1998. Вып. 8. С. 5—20.
- Вишкова Т. С., Иваненко Н. В., Якименко Л. В., Дроздов К. А. Введение в биомониторинг пресных вод. Владивосток: ВГУЭС, 2019. 240 с.

- Вшивкова Е. С., Никулина Т. В., Клышевская С. В., Дроздов К. А., Жарикова Е. А. Проблемы загрязнения водотоков урбанизированных территорий и пути их решения на примере реки Вторая Речка (Владивосток, Приморский край) // Чтения памяти В. Я. Леванидова. 2021а. Вып. 9. С. 43–59.
- Вшивкова Т. С., Никулина Т. В., Дроздов К. А., Иваненко Н. В., Чернышов И. В., Сазонов Е. О. Оценка качества вод реки Вторая Речка, расположенной на урбанизированной территории мегаполиса Владивосток (Приморский край), по показателям макрозообентоса // Чтения памяти В. Я. Леванидова. 2021б. Вып. 9. С. 60–70.
- Воронин Л. В., Черняковская Т. Ф. Грибная и бактериальная деструкция отмерших растений в пресноводных экосистемах // Ярославский педагогический вестник. 2012. Т. 3 (Естественные науки). № 3. С. 102–109.
- Исаев А. С., Коровин Г. Н., Сухих В. И., Титов С. П., Уткин А. И., Голуб А. А., Замолотчиков Д. Г., Пряжников А. А. Экологические проблемы поглощения углекислого газа посредством лесовосстановления и лесоразведения в России. М.: Центр экологической политики, 1995. 156 с.
- Карта малонарушенных лесных территорий России [Электронный ресурс]. 2001. URL: http://transparent-world.info/netcat_files/176/221/russia_ifl_map_r_0.pdf (дата обращения: 09.10.2023).
- Кожевникова Н. К., Дюкарев В. Н. Эколого-защитные свойства лесного покрова верхнего пояса гор (Южный Сихотэ-Алинь) // Проблемы региональной экологии. 2011. № 4. С. 31–38.
- Колесников Б. П. Кедровые леса Дальнего Востока. М.—Л.: АН СССР, 1956. 262 с.
- Корякин В. Н. Кедрово-широколиственные леса Дальнего Востока России. Хабаровск: ДальНИИЛХ, 2007. 387 с.
- Кочарина С. Л. Трофическая структура сообществ беспозвоночных некоторых водотоков бассейна реки Правая Соколовка (Верхнеуссурийский стационар, Приморский край) // Чтения памяти В. Я. Леванидова. 2005. Вып. 3. С. 49–61.
- Кочарина С. Л., Макаренченко Е. А., Макаренченко М. А., Николаева Е. А., Тиунова Т. М., Тесленко В. А. Донные беспозвоночные в экосистеме лососевой реки юга Дальнего Востока СССР // Фауна, систематика и биология пресноводных беспозвоночных. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 86–108.
- Кочарина С. Л., Тиунова Т. М. Структура сообществ донных беспозвоночных реки Бикин // Экосистемы бассейна реки Бикин: Среда. Человек. Управление. Владивосток: Дальнаука, 1997. С. 116–125.
- Леванидов В. Я. Биомасса и структура донных биоценозов малых водотоков Чукотского полуострова // Пресноводная фауна Чукотского полуострова. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. Т. 36 (139). С. 104–122.
- Леванидов В. Я. Биомасса и структура донных биоценозов реки Кедровой // Пресноводная фауна запovedника «Кедровая падь». Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977. Т. 45 (148). С. 126–159.
- Леванидов В. Я. Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 3–21.
- Леванидов В. Я., Вшивкова Т. С. Донные сообщества двух водотоков в окрестностях Чаплинских минеральных источников (бухта Провидения) // Систематика и биология пресноводных организмов Северо-Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978. Т. 49 (152). С. 37–45.
- Леванидов В. Я., Вшивкова Т. С., Кочарина С. Л. Биомасса и структура донных биоценозов лесных ручьев в верхних бассейнах р. Уссури // Систематика и экология рыб континентальных водоемов Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979. Т. 49 (152). С. 27–35.
- Леванидов В. Я., Леванидова И. М., Николаева Е. А. Бентические сообщества рек Корякского нагорья, Пенжины и Северо-Западной Камчатки // Систематика и биология пресноводных организмов северо-востока Азии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978. С. 3–26.
- Леванидова И. М. Амфибиотические насекомые горных областей Дальнего Востока СССР. Фаунистика, экология, зоогеография Ephemeroptera, Plecoptera и Trichoptera. Л.: Наука, 1982. 215 с.
- Леванидова И. М., Лукьянченко Т. И., Тесленко В. А., Макаренченко М. А., Семенченко А. Ю. Экологические исследования лососевых рек Дальнего Востока // Систематика и экология речных организмов. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 74–111.
- Леман В. Н., Есин С. Р., Чалов В. В., Чебанова. Продольное зонирование малой лососевой реки по характеру русловых процессов, макрозообентосу и ихтиофауне (Река Начилова, Западная Камчатка) // Чтения памяти В. Я. Леванидова. 2005. Вып. 3. С. 18–35.
- Манько Ю. И. Темнохвойные леса Дальнего Востока в свете задач устойчивого природопользования // Переход к стратегии устойчивого управления лесами Дальневосточного экорегиона в XXI веке. Хабаровск: ХГТУ, 2000. С. 70–73.
- Манько Ю. И., Жильцов А. С. 1998. Основные направления использования лесов центрального Сихотэ-Алиня // Вестник ДВО РАН. № 1. С. 38–45.
- Тесленко В. А. Оценка гидробиологического режима р. Рудная по составу донных беспозвоночных // Донные организмы пресных вод Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 116–127.
- Тиунова Т. М. Современное состояние и перспективы изучения экосистем лососевых рек юга российского Дальнего Востока // Чтения памяти В. Я. Леванидова. 2001. Вып. 1. С. 25–30.
- Тиунова Т. М. Состав и структура сообществ зообентоса микробиотопов в метаритрали малой предгорной реки умеренно холодноводного типа // Чтения памяти В. Я. Леванидова. 2008. Вып. 4. С. 31–45.
- Тиунова Т. М., Хлебородов А. С., Тиунов И. М. Некоторые аспекты питания и распределения *Gammarus koreanus* Ueno, 1991 (Crustacea, Amphipoda) в реке

- Кедровая (Южное Приморье) // Чтения памяти В. Я. Леванидова. 2003. Вып. 2. С. 117—126.
- Чебанова В. В. Бентос лососевых рек Камчатки. М.: ВНИРО, 2009 172 с.
- Чугунов А. Связанные одной целью. Как влияют друг на друга леса и климат? [Электронный ресурс] // Эковики. URL: <https://ecowiki.ru/articles/svyazannyye-odnoj-tselyu-kak-vliyayut-drug-na-druga-lesa-i-klimat/> (дата обращения: 08.10.2023).
- Aguiar A. C. F., Neres-Lima V., Moulton T. P. Relationships of shredders, leaf processing and organic matter along a canopy cover gradient in tropical streams // *Journal of Limnology*. 2018. V. 77. № 1. P. 109—120.
- Barbour M. T., Gerritsen J., Snyder B. D., & Stribling J. B. Rapid bioassessment protocols for use in streams and wadeable rivers: Periphyton, benthic macroinvertebrates and fish (2nd edn). EPA 841-B-99-002. Washington, DC: US Environmental Protection Agency, 1999.
- Bogatov V. V., Sushchik N. N., Makhutova O. N., Kolmakova A. A., Gladyshev M. I. Allochthonous and Autochthonous Food Sources for Zoobenthos in a Forest Stream // *Russian Journal of Ecology*. 2021. V. 52. № 3. P. 253—256.
- Bogatov V. V., Sushchik N. N., Kolmakova A. A., Gladyshev M. I. Allochthonous versus autochthonous carbon subsidies in small river food webs depend on seasonality and riparian tree species // *Aquatic Science*. 2024. V. 86. № 41. P. 1—22.
- Brown B. L., Swan C. M., Auerbach D. A., Campbell Grant E. H., Hitt N. P., Maloney K. O., Patrick C. Metacomunity theory as a multispecies, multiscale framework for studying the influence of river network structure on riverine communities and ecosystems // *Journal of the North American Benthological Society*. 2011. V. 30. № 1. P. 310—327.
- Crowl T. A., McDowell W. H., Covich A. P., Johnson S. L. Freshwater shrimp effects on detrital processing and nutrients in a tropical headwater stream // *Ecology*. 2001. V. 82. P. 775—783.
- Cummins K. W. Structure and function of stream ecosystems // *BioScience*. 1974. V. 24. P. 631—641.
- Cummins K. W., Wilzbach M. A., Gates D. M., Perry J. B., Taliaferro W. B. Shredders and Riparian Vegetation // *BioScience*. 1989. V. 39. № 1. P. 24—30.
- Datry T., Bonada N., Heino J. Towards understanding the organisation of metacomunities in highly dynamic ecological systems // *Oikos*. 2016. V. 125. № 2. P. 149—159.
- Dobson M., Mathooko J. M., Magana A., Ndegwa F. K. Macroinvertebrate assemblages and detritus processing in Kenyan highland streams: more evidence for the paucity of shredders in the tropics? // *Freshwater Biology*. 2002. V. 47. P. 909—919.
- Doretto A., Piano E., Larson C. E. The River Continuum Concept: lessons from the past and perspectives for the future // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2020. V. 77. P. 1853—1864.
- Dudgeon D. Spatial and seasonal variations in the standing crop of periphyton and allochthonous detritus in a forest stream in Hong Kong, with notes on the magnitude and fate of riparian leaf fall // *Archiv für Hydrobiologie*. 1982. V. 64. P. 189—220.
- Dudgeon D. *Tropical Stream Ecology*. Academic Press, London, 2008. 316 p.
- Ferreira V., Eloisei A., Tiegs S. D., Schiller D., Young R. Organic Matter Decomposition and Ecosystem Metabolism as Tools to Assess the Functional Integrity of Streams and Rivers — A Systematic Review // *Water*. 2020. V. 12. P. 1—40.
- Findlay S. E. G., Arsuffi T. L. Microbial growth and detritus transformations during decomposition of leaf litter in a stream // *Freshwater Biology*. 1989. V. 21. № 2. P. 261—269.
- Illies I., Botosaneanu L. Problems et Methodes de la Classification et de la Zonation Ecologique des Eaux Courantes, Considerees surtout du Point de vue Faunistique // *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*. 1963. V. 12. P. 1—57.
- Gregory S. V., Boyer K. L., Curnell A. M. The ecology and management of wood in world rivers. Bethesda, Maryland: American Fisheries Society, 2003. 431 p.
- Gessner M., Chauvet E. Importance of stream microfungi in controlling breakdown rates of leaf litter // *Ecology*. 1994. V. 75. № 6. P. 1807—1817.
- Griffiths N. A., Tiegs S. D. Organic-matter decomposition along a temperature gradient in a forested headwater stream // *Freshwater Science*. 2016. V. 35. № 2. P. 518—533.
- Hauer F. R., Dahm C. N., Lamberti G. A., Stanford J. A. Landscapes and Ecological variability of rivers in North America: factors affecting restoration strategies // *Strategies for restoring river ecosystems: sources of variability and uncertainty in natural and managed systems*. Bethesda, Maryland: American Fisheries Society, 2003. P. 81—105.
- Li A. O. Y., Dudgeon D. Food resources of shredders and other benthic macroinvertebrates in relation to shading conditions in tropical Hong Kong streams // *Freshwater Biology*. 2008. V. 53. № 10. P. 2011—2025.
- Lin L., Webster J. R. Detritus decomposition and nutrient dynamics in a forested headwater stream // *Ecological Modeling*. V. 293. P. 58—68.
- Makaka C., Muteveri T., Makoni P., Phiri C., Dube T. Longitudinal distribution of the functional feeding groups (FFGs) of aquatic macroinvertebrates and ecosystem integrity of Tokwe River, Zimbabwe // *Journal of Biodiversity and Environmental Sciences (JBES)*. 2018. V. 13. № 1. P. 16—33.
- Minshall G. W., Petersen R. C., Cummins K. W., Bott T. L., Sedell J. R., Cushing C. E., Vannote R. L. Interbiome comparison of stream ecosystem dynamics // *Ecological Monographs*. 1983. V. 53. № 1. P. 1—25.
- Morse J. C., Yang L. F., Tian L. X. Aquatic insects of China useful for monitoring water quality. Nanjing, China: Hohai University Press, 1994. 570 p.
- Morse J. C., Bae Y. J., Munkhjargal G., Sangpradub N., Tanida K., Vshivkova T. S., Wang B., Yang L., Yule C. M. Freshwater biomonitoring with macroinvertebrates in East Asia // *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2007. V. 5. № 1. P. 33—42.
- Nelson D. *Gammarus-Microbial Interactions: A Review* [Электронный ресурс] // International

- Journal of Zoology. 2011. P. 1–6. URL: <https://doi.org/10.1155/2011/295026> (дата обращения: 08.10.2023).
- Petersen R. C., Cummins K. W. Leaf processing in a woodland stream // *Freshwater Biology*. 1974. V. 4. P. 343–368.
- Pozo J., Casas J., Menendez M., Mollá S., Arostegui I., Baraguren A., Casado C., Descals E., García-Avilés J., González J. M., Larrañaga A., López E., Lusi M., Moya O., Pérez J., Riera T., Roblas N., Salinas M. J. Leaf-litter decomposition in headwater streams: a comparison of the process among four climatic regions // *Journal of the North American Benthological Society*. 2011. V. 30. P. 935–950.
- Ribblett S. G., Palmer M. A., Coats D. W. The importance of bacterivorous protists in the decomposition of stream leaf litter // *Freshwater Biology*. 2005. V. 50. P. 516–526.
- Swan C. M., Kominoski J. S. Biodiversity and Ecosystem Function of Decomposition. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester. 2012. P. 1–7.
- Sinsabaugh R. L. Large-scale trends for stream benthic respiration // *Journal of the North American Benthological Society*. 1997. V. 16. P. 119–122.
- Surber E. W. Rainbow trout and bottom fauna production in one mile of stream // *Transactions of the American Fisheries Society*. 1937. V. 66. P. 193–202.
- Tank J. L., Rosi-Marshall E. J., Griffiths N. A., Entekin S. A., Stephen M. L. A review of allochthonous organic matter dynamics and metabolism in streams // *Journal of the North American Benthological Society*. 2010. V. 29. P. 118–146.
- Tennakoon D. S., Gentekaki E., Jeewon R., Kuo C. H., Promputtha I., Hyde K. D. Life in leaf litter: Fungal community succession during decomposition // *Mycosphere*. 2021. V. 12. № 1. P. 406–429.
- Thorp J. H., Thoms M. C., Delong M. D. The riverine ecosystem synthesis: Towards conceptual cohesiveness in river science. San Diego, CA: Elsevier Academic Press, 2008. 208 p.
- Ulrich K. E., Burton T. M., Oemke M. P. Effects of whole-tree harvest on epilithic algal communities in head-water streams // *Journal of Freshwater Ecology*. 1993. V. 8. № 2. P. 83–92.
- Vannote R. L., Minshall G. W., Cummins K. W., Sedell J. R., Cushing C. E. The River Continuum concept // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1980. V. 37. P. 130–137.
- Vshivkova T. S. The longitudinal distribution of Trichoptera in a salmon river of South Primorye. // *Proceedings of the VI International Symposium on Trichoptera, Lodz-Zakopane, 12–16 September 1989, Lodz*. 1991. P. 41–51.
- Wallace J. B., Merritt R. W. Filter-feeding ecology of aquatic insects // *Annual Review of Entomology*. 1980. V. 25. P. 103–132.
- Wallace J. B., Webster J. R. The role of Macroinvertebrates in stream ecosystem function // *Annual Review of Entomology*. 1996. V. 41. № 1. P. 115–139.
- Wallace J. B., Webster J. R., Cuffney T. F. Stream detritus dynamics: Regulation by invertebrate consumers // *Oecologia*. 1982. V. 53. P. 197–200.
- Wallace J. B., Webster J. R., Eggert S. L., Meyer J. L. Small wood dynamics in a headwater stream // *Verhandlungen – Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*. 2000. V. 27. P. 1361–1365.
- Wallace J. B., Webster J. R., Eggert S. L., Meyer J. L., Siler E. S. Large woody debris in a headwater stream: long-term legacies of forest disturbance. *International Review of Hydrobiology*. 2001. V. 86. P. 501–513.
- Webster J. R., Benfield E. F. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems // *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1986. V. 17. P. 567–594.
- Wetzel R. G. Death, detritus, and energy flow in aquatic ecosystems // *Freshwater Biology*. 1995. V. 33. P. 83–89.
- Yule C. M., Leong M. Y., Liew K. C., Ratnarajah L., Schmidt K., Wong H. M., Pearson R. G., Boyero L. Shredders in Malaysia: abundance and richness are higher in cool upland tropical streams // *Journal of the North American Benthological Society*. 2009. V. 28. P. 404–415.

Invertebrates — Destructors of Leaf Litter in Waterways of the Russia's Far East

T. S. Vshivkova^{1, 2, *}

¹ Federal Scientific Centre for Biodiversity of the Far Eastern Branch of the RAS,
100-let Vladivostoka ave. 159, Vladivostok, 690022, Russian Federation

² Vladivostok State University
Gogolya st., 41, Vladivostok, 690014, Russian Federation

* E-mail: vshivkova@biosoil.ru

Intact forest areas (IFA) are an important part of valuable natural areas. They represent large areas of wilderness within the forest zone and perform protective, climate-regulating functions, reduce the concentration of greenhouse gases, maintain biodiversity and play an important role in the carbon cycle. In the Russia's Far East, the processes of carbon cycling have so far been insufficiently studied, especially within forest river ecosystems. One of the first stages of research to understand the patterns of transformation and transport of carbon in river ecosystems should be the study of the species

and trophic structure of river communities, the identification of organisms — primary destructors of organic matter and algorithms for the sequential processing of autochthonous and allochthonous organic matter produced in river and adjacent terrestrial ecosystems. The paper presents the results of an analysis of the structure of benthic communities of 22 waterways (44 habitats) located in forested and deforested areas, and identifies 5 types of communities (with 10 subtypes), corresponding to the longitudinal zones of the river and the main parameters determining the architecture and “economy” of the river ecosystem in accordance with the concept of river continuum. It has been established that the main primary destructor of leaf litter in the upper reaches of rivers in the south of the Russian Far East are gammarid crustaceans. It has been shown that forest cover disturbance leads to changes in the fundamental structure of river communities and leads to irreversible changes in the ecosystem.

Keywords: river ecosystems, river continuum concept, species and trophic structures of benthic ecosystems, functional-trophic groups.

Acknowledgements: The study has been carried out within the framework of the State contract from the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (№ 121031 000 147-6).

REFERENCES

- Aguiar A. C. F., Neres-Lima V., Moulton T. P., Relationships of shredders, leaf processing and organic matter along a canopy cover gradient in tropical streams, *Journal of Limnology*, 2018, Vol. 77, No. 1, pp. 109—120.
- Baklanov P. Y., Romanov M. T., *Ekonomiko-geograficheskoe i geopoliticheskoe polozhenie Tikhookeanskoi Rossii* (Economic-geographical and geopolitical situation of the Pacific region of Russia), Vladivostok: Dal'nauka, 2009, 168 p.
- Baklanov P. Y., Tikhookeanskaya Rossiya: geograficheskie i geopoliticheskie faktory razvitiya (Pacific Russia: Geographical and Geopolitical Factors of Development), *Izvestiya RAN. Seriya geograficheskaya*, 2015, No. 5, pp. 8—19.
- Barbour M. T., Gerritsen J., Snyder B. D., & Stribling J. B., *Rapid bioassessment protocols for use in streams and wadeable rivers: Periphyton, benthic macroinvertebrates and fish*, EPA 841-B-99-002, Washington, DC: US Environmental Protection Agency, 1999.
- Baturina N. S., Functional structure of river ecosystems: retrospective of the development of contemporary concepts (review), *Inland Water Biology*, 2019, Vol. 12, No. 1. DOI: 10.1134/S1995082919010048
- Bogatov V. V., Fedorovskii A. S., *Osnovy rechnoi gidrologii i gidrobiologii* (Basics of river hydrology and hydrobiology), Vladivostok: Dal'nauka, 2017, 384 p.
- Bogatov V. V., Nikulina T. V., Vshivkova T. S., Relationship between the biodiversity of phyto- and zoobenthos in the continuum of the model mountain river Komarovka (Primorye, Russia), *Russian Journal of Ecology*, 2010, Vol. 41, No. 2, pp. 167—172.
- Bogatov V. V., O zakonomernostyakh funktsionirovaniya rechnykh ekosistem v svete bazovykh nauchnykh kontseptsii (Lows of river ecosystem functioning in the light of basic scientific concepts), *Vestnik SVNTs DVO RAN*, 2013, No. 4, pp. 90—99.
- Bogatov V. V., Rol' lesnoi rastitel'nosti v sokhranении bio-raznoobraziya rechnykh ekosistem gornolesnykh raionov yuga Dal'nego Vostoka Rossii (Role of the woodland vegetation in preservation of the river ecosystems' biodiversity of the mountain-forest areas in the south of the Russian Far East), *Chleniya pamyati V. Ya. Levanidova*, 2014, Issue 6, pp. 99—103.
- Bogatov V. V., Sushchik N. N., Kolmakova A. A., Gladyshev M. I., Allochthonous versus autochthonous carbon subsidies in small river food webs depend on seasonality and riparian tree species, *Aquatic Science*, 2024, Vol. 86, No. 41, pp. 1—22.
- Bogatov V. V., Sushchik N. N., Makhutova O. N., Kolmakova A. A., Gladyshev M. I., Allochthonous and Autochthonous Food Sources for Zoobenthos in a Forest Stream, *Russian Journal of Ecology*, 2021, Vol. 52, No. 3, pp. 253—256.
- Brown B. L., Swan C. M., Auerbach D. A., Campbell Grant E. H., Hitt N. P., Maloney K. O., Patrick C., Meta-community theory as a multispecies, multiscale framework for studying the influence of river network structure on riverine communities and ecosystems, *Journal of the North American Benthological Society*, 2011, Vol. 30, No. 1, pp. 310—327.
- Chebanova V. V., *Bentos lososevykh rek Kamchatki* (Benthos of salmon rivers of Kamchatka), Moscow: VNIRO, 2009, 172 p.
- Chugunov A., Svyazannye odnoi tsel'yu. Kak vliyayut drug na druga lesa i klimat? (Connected by one goal. How do forests and climate influence each other?), available at: <https://ecowiki.ru/articles/svyazannye-odnoj-tselyu-kak-vliyayut-drug-na-dru-ga-lesa-i-klimat/> (October 08, 2023).
- Crowl T. A., McDowell W. H., Covich A. P., Johnson S. L., Freshwater shrimp effects on detrital processing and nutrients in a tropical headwater stream, *Ecology*, 2001, Vol. 82, pp. 775—783.
- Cummins K. W., Structure and function of stream ecosystems, *BioScience*, 1974, Vol. 24, pp. 631—641.
- Cummins K. W., Wilzbach M. A., Gates D. M., Perry J. B., Taliaferro W. B., Shredders and Riparian Vegetation, *BioScience*, 1989, Vol. 39, No. 1, pp. 24—30.

- Datry T., Bonada, N., Heino J., Towards understanding the organisation of metacommunities in highly dynamic ecological systems, *Oikos*, 2016, Vol. 125, No. 2, pp. 149–159.
- Dobson M., Mathooko J. M., Magana A., Ndegwa F. K., Macroinvertebrate assemblages and detritus processing in Kenyan highland streams: more evidence for the paucity of shredders in the tropics?, *Freshwater Biology*, 2002, Vol. 47, pp. 909–919.
- Doretto A., Piano E., Larson C. E., The River Continuum Concept: lessons from the past and perspectives for the future, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2020, Vol. 77, pp. 1853–1864.
- Dudgeon D., Spatial and seasonal variations in the standing crop of periphyton and allochthonous detritus in a forest stream in Hong Kong, with notes on the magnitude and fate of riparian leaf fall, *Archiv für Hydrobiologie*, 1982, Vol. 64, pp. 189–220.
- Dudgeon D., *Tropical Stream Ecology*, London: Academic Press, 2008, 316 p.
- Ferreira V., Eloisei A., Tiegs S. D., Schiller D., Young R., Organic Matter Decomposition and Ecosystem Metabolism as Tools to Assess the Functional Integrity of Streams and Rivers — A Systematic Review, *Water*, 2020, Vol. 12, pp. 1–40.
- Findlay S. E. G., Arsuffi T. L., Microbial growth and detritus transformations during decomposition of leaf litter in a stream, *Freshwater Biology*, 1989, Vol. 21, No. 2, pp. 261–269.
- Gessner M., Chauvet E., Importance of stream micro-fungi in controlling breakdown rates of leaf litter, *Ecology*, 1994, Vol. 75, No. 6, pp. 1807–1817.
- Gregory S. V., Boyer K. L., Curnell A. M., *The ecology and management of wood in world rivers*, Bethesda, Maryland: American Fisheries Society, 2003, 431 p.
- Griffiths N. A., Tiegs S. D., Organic-matter decomposition along a temperature gradient in a forested headwater stream, *Freshwater Science*, 2016, Vol. 35, No. 2, pp. 518–533.
- Hauer F. R., Dahm C. N., Lamberti G. A., Stanford J. A., Landscapes and Ecological variability of rivers in North America: factors affecting restoration strategies, In: *Strategies for restoring river ecosystems: sources of variability and uncertainty in natural and managed systems*, Bethesda, Maryland: American Fisheries Society, 2003, pp. 81–105.
- Illies I., Botosaneanu L., Problems et Methodes de la Classification et de la Zonation Ecologique des Eaux Courantes, Consideres surtout du Point de vue Faunistique, *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 1963, Vol. 12, pp. 1–57.
- Isaev A. S., Korovin G. N., Sukhikh V. I., Titov S. P., Utkin A. I., Golub A. A., Zamolodchikov D. G., Pryazhnikov A. A., *Ekologicheskie problemy pogloshcheniya uglek-isloga gaza posredstvom lesovosstanovleniya i lesorazvedeniya v Rossii* (Environmental challenges of carbon dioxide absorption following reforestation and afforestation in Russia), Moscow: Tsentr ekologicheskoi politiki, 1995, 155 p.
- Karta malonarushennykh lesnykh territorii Rossii* (Map of intact forest areas of Russia), 2001, available at: http://transparentworld.info/netcat_files/176/221/russia_ifl_map_r_0.pdf (October 09, 2023).
- Kocharina C. L., Tiunova T. M., Struktura soobshchestv donnykh bespozvonochnykh reki Bikin (Community structure of benthic invertebrates of Bikin River), In: *Ekosistemy basseina reki Bikin: Sreda. Chelovek. Upravlenie* (Ecosystems of the Bikin River Basin: Environment. Human. Control), Vladivostok: Dal'nauka, 1997, pp. 116–125.
- Kocharina S. L., Makarchenko E. A., Makarchenko M. A., Nikolaeva E. A., Tiunova T. M., Teslenko V. A., Donnye bespozvonochnye v ekosisteme lososevoi reki yuga Dal'nego Vostoka SSSR (Bottom invertebrates in the ecosystem of the salmon river in the south of the USSR Far East), In: *Fauna, sistematika i biologiya presnovodnykh bespozvonochnykh* (Fauna, systematics and biology of freshwater invertebrates), Vladivostok: DVO AN SSSR, 1988, pp. 86–108.
- Kocharina S. L., Troficheskaya struktura soobshchestv bespozvonochnykh nekotorykh vodotokov basseina reki Pravaya Sokolovka (Verkhneussuriiskii statsionar, Primorskii krai) (Trophic structure of the bottom invertebrates in the some streams of the Pravaya Sokolovka River basin (the Verkhneussuriysky station, Primorye region)), *Chteniya pamyati V. Ya. Levanidova*, 2005, Issue 3, pp. 49–61.
- Kolesnikov B. P., *Kedrovye lesa Dal'nego Vostoka* (Stone pine forests in the Far East), Moscow-Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1956, 262 p.
- Koryakin V. N., *Kedrovo-shirokolistvennye lesa Dal'nego Vostoka Rossii* (Montane pine — broadleaved forests of the Russian Far East), Khabarovsk: Izd-vo Dal'NIILKh, 2007, 359 p.
- Kozhevnikova N. K., Dyukarev V. N., Ekologo-zashchitnye svoystva lesnogo pokrova verkhnego poyasa gor (Yuzhnyi Sikhote-Alin') (Environmental-protective properties of forest cover in the upper mountains zone (Southern Sikhote-Alin')), *Problemy regional'noi ekologii*, 2011, No. 4, pp. 31–38.
- Leman V. N., Esin S. R., Chalov V. V., Chebanova V. V., Prodol'noe zonirovaniye maloi lososevoi reki po kharakteru ruslovykh protsessov, makrozoobentosu i ikhtiofaune (Reka Nachilova, Zapadnaya Kamchatka) [Longitudinal zonation of salmon stream by the character of the stream bed processes, macrozoobenthos and ichthyofauna (the Nachilova river, West Kamchatka)], *Chteniya pamyati V. Ya. Levanidova*, 2005, Issue 3, pp. 18–35.
- Levanidov V. Y., Biomassa i struktura donnykh biotsenozov malykh vodotokov Chukotskogo poluostrova (Biomass and structure of bottom biocenoses of small watercourses of the Chukotka Peninsula), In: *Presnovodnaya fauna Chukotskogo poluostrova* (Freshwater fauna of the Chukotka Peninsula), Vladivostok: DVNTs AN SSSR, 1976, Vol. 36(139), pp. 104–122.
- Levanidov V. Y., Biomassa i struktura donnykh biotsenozov reki Kedrovoy (Biomass and structure of bottom biocenoses of the Kedrovaya River), In: *Presnovodnaya fauna zapovednika "Kedrovaya pad'"* (Freshwater fauna of the Kedrovaya Pad nature reserve), Vladivostok: DVNTs AN SSSR, 1977, Vol. 45(148), pp. 126–159.
- Levanidov V. Y., Ekosistemy lososevykh rek Dal'nego Vostoka (Ecosystems of salmon rivers of the Far East), In: *Bespozvonochnye zhivotnye v ekosistemakh lososevykh rek*

- Dal'nego Vostoka* (Invertebrate animals in the ecosystems of salmon rivers of the Far East), Vladivostok: DVNTs AN SSSR, 1981, pp. 3–21.
- Levanidov V. Y., Levanidova I. M., Nikolaeva E. A., Bentsheskie soobshchestva rek Koryakskogo nagor'ya, Penzhiny i Severo-Zapadnoi Kamchatki (Benthic communities of the rivers of the Koryak Highlands, Penzhina and North-Western Kamchatka), In: *Sistematika i biologiya presnovodnykh organizmov severo-vostoka Azii* (Systematics and biology of freshwater organisms of north-east Asia), Vladivostok: DVNTs AN SSSR, 1978, pp. 3–26.
- Levanidov V. Y., Vshivkova T. S., Donnye soobshchestva dvukh vodotokov v okrestnostyakh Chaplinskikh mineral'nykh istochnikov (bukhta Provideniya) (Bottom communities of two watercourses in the vicinity of the Chaplinsky mineral springs (Provideniya Bay)), In: *Sistematika i biologiya presnovodnykh organizmov Severo-Vostoka* (Systematics and biology of freshwater organisms of the North-East), Vladivostok: DVNTs AN SSSR, 1978, Vol. 49(152), pp. 37–45.
- Levanidov V. Y., Vshivkova T. S., Kocharina S. L., Biomassa i struktura donnykh biotsenozov lesnykh ruch'ev v verkhov'yakh basseina r. Ussuri (Biomass and structure of bottom biocenoses of forest streams in the upper reaches of the Ussuri river basin), In: *Sistematika i ekologiya ryb kontinental'nykh vodoemov Dal'nego Vostoka* (Systematics and ecology of fish in continental water bodies of the Far East), Vladivostok: DVNTs AN SSSR, 1979, Vol. 49(152), pp. 27–35.
- Levanidova I. M., *Amfibioteskie nasekomye gornyykh oblastei Dal'nego Vostoka SSSR, Faunistika, ekologiya, zoogeografiya Ephemeroptera, Plecoptera i Trichoptera* (Amphibiotic insects of the mountain regions of the Far East of the USSR, Faunistics, ecology, zoogeography of Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera), Leningrad: Nauka, 1982, 215 p.
- Levanidova I. M., Luk'yanchenko T. I., Teslenko V. A., Makarchenko M. A., Semenchenko A. Y., *Ekologicheskie issledovaniya lososevykh rek Dal'nego Vostoka* (Ecological studies of salmon streams of the Far East), In: *Sistematika i ekologiya rechnykh organizmov* (Systematics and ecology of river organisms), Vladivostok: DVO AN SSSR, 1989, pp. 74–111.
- Li A. O. Y., Dudgeon D., Food resources of shredders and other benthic macroinvertebrates in relation to shading conditions in tropical Hong Kong streams, *Freshwater Biology*, 2008, Vol. 53, No. 10, pp. 2011–2025.
- Lin L., Webster J. R., Detritus decomposition and nutrient dynamics in a forested headwater stream, *Ecological Modelling*, Vol. 293, pp. 58–68.
- Makaka C., Muteveri T., Makoni P., Phiri C., Dube T., Longitudinal distribution of the functional feeding groups (FFGs) of aquatic macroinvertebrates and ecosystem integrity of Tokwe River, Zimbabwe, *Journal of Biodiversity and Environmental Sciences (JBES)*, 2018, Vol. 13, No. 1, pp. 16–33.
- Man'ko Y. I., *Temnokhvoinye lesa Dal'nego Vostoka v svete zadach ustoichivogo prirodoopol'zovaniya* (Dark coniferous forests of the Far East in the light of the tasks of sustainable environmental management), In: *Perekhod k strategii ustoichivogo upravleniya lesami Dal'nevostochnogo ekoregiona v XXI veke* (Transition to a strategy for sustainable forest management of the Far Eastern ecoregion in the 21st century), Khabarovsk: KhGTU, 2000, pp. 70–73.
- Man'ko Y. I., Zhil'tsov A. S., *Osnovnye napravleniya ispol'zovaniya lesov tsentral'nogo Sikhote-Alinya* (The main directions of use of forests of central Sikhote-Alin), *Vestnik DVO RAN*, 1998, No. 1, pp. 38–45.
- Minshall G. W., Petersen R. C., Cummins K. W., Bott T. L., Sedell J. R., Cushing C. E., Vannote R. L., Interbiome comparison of stream ecosystem dynamics, *Ecological Monographs*, 1983, Vol. 53, No. 1, pp. 1–25.
- Morse J. C., Bae Y. J., Munkhjargal G., Sangpradub N., Tanida K., Vshivkova T. S., Wang B., Yang L., Yule C. M., Freshwater biomonitoring with macroinvertebrates in East Asia, *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2007, Vol. 5, No. 1, pp. 33–42.
- Morse J. C., Yang L. F., Tian L. X., *Aquatic insects of China useful for monitoring water quality*, Nanjing, China: HoHai University Press, 1994, 570 p.
- Nelson D., *Gammarus-Microbial Interactions: A Review*, *International Journal of Zoology*, 2011, pp. 1–6, available at: <https://doi.org/10.1155/2011/295026> (October 08, 2023).
- Petersen R. C., Cummins K. W., Leaf processing in a woodland stream, *Freshwater Biology*, 1974, Vol. 4, pp. 343–368.
- Pozo J., Casas J., Menendez M., Mollá S., Arostegui I., Baraguren A., Casado C., Descals E., García-Avilés J., González J. M., Larrañaga A., López E., Lusi M., Moya O., Pérez J., Riera T., Roblas N., Salinas M. J., Leaf-litter decomposition in headwater streams: a comparison of the process among four climatic regions, *Journal of the North American Benthological Society*, 2011, Vol. 30, pp. 935–950.
- Ribblett S. G., Palmer M. A., Coats D. W., The importance of bacterivorous protists in the decomposition of stream leaf litter, *Freshwater Biology*, 2005, Vol. 50, pp. 516–526.
- Sinsabaugh R. L., Large-scale trends for stream benthic respiration, *Journal of the North American Benthological Society*, 1997, Vol. 16, pp. 119–122.
- Surber E. W., Rainbow trout and bottom fauna production in one mile of stream, *Transactions of the American Fisheries Society*, 1937, Vol. 66, pp. 193–202.
- Swan C. M., Kominoski J. S., *Biodiversity and Ecosystem Function of Decomposition*, John Wiley & Sons, Ltd: Chichester, 2012, pp. 1–7.
- Tank J. L., Rosi-Marshall E. J., Griffiths N. A., Entekin S. A., Stephen M. L., A review of allochthonous organic matter dynamics and metabolism in streams, *Journal of the North American Benthological Society*, 2010, Vol. 29, pp. 118–146.
- Tennakoon D. S., Gentekaki E., Jeewon R., Kuo C. H., Promputtha I., Hyde K. D., Life in leaf litter: Fungal community succession during decomposition, *Mycosphere*, 2021, Vol. 12, No. 1, pp. 406–429.
- Teslenko V. A., *Otsenka gidrobiologicheskogo rezhima r. Rudnaya po sostavu donnykh bespozvonochnykh* (Assessment of the hydrobiological regime of the river. Rudnaya according to the composition of benthic invertebrates), In: *Donnye organizmy presnykh vod Dal'nego Vostoka* (Bottom

- organisms of fresh waters of the Far East), Vladivostok: DVNTs AN SSSR, 1986, pp. 116–127.
- Thorp J. H., Thoms M. C., DeLong M. D., *The riverine ecosystem synthesis: Towards conceptual cohesiveness in river science*, San Diego, CA: Elsevier Academic Press, 2008, 208 p.
- Tiunova T. M., Khleborodov A. S., I. M. T., Nekotorye aspekty pitaniya i raspredeleniya Gammarus koreanus Ueno, 1991 (Crustacea, Amphipoda) v reke Kedrovaya (Yuzhnoe Primor'ye) [Some aspects of feeding and distribution of Gammarus Koreanus ueno, 1991 (Crustacea, Ampipoda) of the Kedrovaya River (Southern Primorye)], *Chteniya pamyati V. Ya. Levanidova*, 2003, Issue 2, pp. 117–126.
- Tiunova T. M., Sostav i struktura soobshchestv zoobentosa mikrobiotopov v metaritrally maloi predgornoi reki umerenno kholodnovodnogo tipa (Composition and the structure of zoobenthos communities of microbiotopes in the metarhithral of small foothill river the temperate-cold-water type), *Chteniya pamyati V. Ya. Levanidova*, 2008, Issue 4, pp. 31–45.
- Tiunova T. M., Sovremennoe sostoyanie i perspektivy izucheniya ekosistem lososevykh rek yuga rossiiskogo Dal'nego Vostoka (Current state and prospects for studying the ecosystems of salmon rivers in the south of the Russian Far East), *Chteniya pamyati V. Ya. Levanidova*, 2001, Issue 1, pp. 25–30.
- Ulrich K. E., Burton T. M., Oemke M. P., Effects of whole-tree harvest on epilithic algal communities in head-water streams, *Journal of Freshwater Ecology*, 1993, Vol. 8, No. 2, pp. 83–92.
- Vannote R. L., Minshall G. W., Cummins K. W., Sedell J. R., Cushing C. E., The River Continuum concept, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1980, Vol. 37, pp. 130–137.
- Voronin L. V., Chernyakovskaya T. F., Gribnaya i bakteriálnaya destruktivnaya otmershikh rastenii v presnovodnykh ekosistemakh (Fungal and Bacterial Decomposition of Dead Plants in Freshwater Ecosystems), *Yaroslavskii pedagogicheskii vestnik*, 2012, Vol. 3 (Natural Sciences), pp. 102–109.
- Vshivkova E. S., Nikulina T. V., Klyshevskaya S. V., Drozdov K. A., Zharikova E. A., Problemy zagryazneniya vodotokov urbanizirovannykh territorii i puti ikh resheniya na primere reki Vtoraya Rechka (Vladivostok, Primorskii krai) (Problems of stream pollution located in urbanized territories and ways of solution on the Vtoraya Rechka river example (Vladivostok, Primorye territory)), *Chteniya pamyati V. Ya. Levanidova*, 2021, Issue 9, pp. 43–59.
- Vshivkova T. S., Bioraznoobrazie presnovodnykh bespozvonochnykh gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika "Bastak" (Biodiversity of freshwater invertebrates of the Bastak State Nature Reserve), *Regional'nye problemy*, 2022, Vol. 25, No. 2, pp. 34–37.
- Vshivkova T. S., Ivanenko N. V., Yakimenko L. V., Drozdov K. A., *Vvedenie v biomonitoring presnykh vod* (Introduction to freshwater biomonitoring), Vladivostok: VGUES, 2019, 240 p.
- Vshivkova T. S., Nikulina T. V., Drozdov K. A., Ivanenko N. V., Chernyshov I. V., Sazonov E. O., Otsenka kachestva vod reki Vtoraya Rechka, raspolozhennoi na urbanizirovannoi territorii megapolisa Vladivostok (Primorskii krai), po pokazatelyam makrozoobentosa (Estimation of water quality of the Vtoraya Rechka river located in Vladivostok urbanized area (Primorye territory) according to macrozoobenthos indicators), *Chteniya pamyati V. Ya. Levanidova*, 2021, Ussue 9, pp. 60–70.
- Vshivkova T. S., Prodol'noe raspredelenie zoobentosa ritali reki Komarovka (Yuzhnoe Primor'ye) (Longitudinal distribution of zoobentos in Komarovka river rhithral zone), In: *Fauna, sistematika i biologiya presnovodnykh bespozvonochnykh* (Fauna, systematics and biology of freshwater invertebrates), Vladivostok: DVO AN SSSR, 1988, pp. 76–85.
- Vshivkova T. S., Ryazanova N. B., Prostranstvennoe raspredelenie i struktura assamblei rucheinikov (Insecta, Trichoptera) v basseine r. Belaya (Yuzhnyi Sakhalin) (Longitudinal distribution and structure of caddisfly assemblages (Insecta, Trichoptera) in Belaya river basin (South Sakhalin)), *Chteniya pamyati A. I. Kurentsova*, 1998, Issue 8, pp. 5–20.
- Vshivkova T. S., The longitudinal distribution of Trichoptera in a salmon river of South Primorye, *Proceedings of the VI International Symposium on Trichoptera*, Lodz-Zakopane, 12–16 September 1989, Lodz, 1991, pp. 41–51.
- Wallace J. B., Merritt R. W., Filter-feeding ecology of aquatic insects, *Annual Review of Entomology*, 1980, Vol. 25, pp. 103–132.
- Wallace J. B., Webster J. R., Cuffney T. F., Stream detritus dynamics: Regulation by invertebrate consumers, *Oecologia*, 1982, Vol. 53, pp. 197–200.
- Wallace J. B., Webster J. R., Eggert S. L., Meyer J. L., Siler E. S., Large woody debris in a headwater stream: long-term legacies of forest disturbance, *International Review of Hydrobiology*, 2001, Vol. 86, pp. 501–513.
- Wallace J. B., Webster J. R., Eggert S. L., Meyer J. L., Small wood dynamics in a headwater stream, *Verhandlungen — Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 2000, Vol. 27, pp. 1361–1365.
- Wallace J. B., Webster J. R., The role of Macroinvertebrates in stream ecosystem function, *Annual Review of Entomology*, 1996, Vol. 41, No. 1, pp. 115–139.
- Webster J. R., Benfield E. F., Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems, *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1986, Vol. 17, pp. 567–594.
- Wetzel R. G., Death, detritus, and energy flow in aquatic ecosystems, *Freshwater Biology*, 1995, Vol. 33, P. 83–89.
- Yule C. M., Leong M. Y., Liew K. C., Ratnarajah L., Schmidt K., Wong H. M., Pearson R. G., Boyero L., Shredders in Malaysia: abundance and richness are higher in cool upland tropical streams, *Journal of the North American Benthological Society*, 2009, Vol. 28, pp. 404–415.