

На правах рукописи



Ермолов Сергей Александрович

**ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
КОМПЛЕКСОВ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ
(OLIGOSCHAETA, LUMBRICIDAE)
СВЕТЛОХВОЙНЫХ И МЕЛКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ
ЛЕСОСТЕПНОГО ПРИОБЬЯ НОВОСИБИРСКОЙ ОБЛАСТИ**

1.5.15. Экология (биологические науки)

А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Пенза 2025

Работа выполнена в лаборатории климаторегулирующих функций лесов Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов имени А. С. Исаева Российской академии наук».

Научный руководитель – кандидат биологических наук
Гераськина Анна Петровна

Официальные оппоненты: **Гонгальский Константин Брониславович**,
доктор биологических наук, доцент,
профессор РАН, ФГБУН «Институт проблем
экологии и эволюции имени А. Н. Северцова
РАН», главный научный сотрудник лаборатории
изучения экологических функций почв;

Рапопорт Ирина Борисовна,
кандидат биологических наук, ФГБУН
«Институт экологии горных территорий имени
А. К. Темботова РАН», старший научный
сотрудник, заведующий лабораторией
экологии видов и сообществ беспозвоночных
животных

Ведущая организация – Федеральное государственное бюджетное
учреждение науки «Федеральный научный
центр биоразнообразия наземной биоты
Восточной Азии» Дальневосточного отделения
Российской академии наук (г. Владивосток)

Защита диссертации состоится 24 декабря 2025 г. в ____ часов на заседании объединенного диссертационного совета 99.2.071.03 на базе ФГБОУ ВО «Пензенский государственный университет», ФГБОУ ВО «Национальный исследовательский Мордовский государственный университет имени Н. П. Огарёва», ФГБОУ ВО «Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского» по адресу: 440026, г. Пенза, ул. Красная, 40.

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке ФГБОУ ВО «Пензенский государственный университет» и на сайте <https://dissov.pnzgu.ru/ecspertiza/biolog/ermolov>

Автореферат разослан « ____ » _____ 2025 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



Леонова Наталья Алексеевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. В настоящее время дождевых червей принято считать одними из «экосистемных инженеров» лесных биогеоценозов, поскольку комплексы их жизненных форм функционируют как своеобразные «конвейеры» по образованию и трансформации органического вещества почв: подстилочные и почвенно-подстилочные черви измельчают и потребляют растительные останки у поверхности почвы, норные переносят их в более глубокие слои почвы, собственно-почвенные потребляют непосредственно гумус, способствуя минерализации органики и перемещению соединений С и N, а также все дождевые черви обогащают почву копролитами, тем самым предотвращая вымывание азотных соединений и осуществляя «посевы» микроорганизмов (Перель, 1975; Всеволодова-Перель, Карпачевский, 1987; Lavelle et al., 1997; Jouquet et al., 2006; Johnson et al., 2012; Lemtiri et al., 2014). При этом распространение разных видов и жизненных форм дождевых червей в лесных экосистемах довольно неоднородно, что обусловлено не только разнообразием типов леса и физико-химическими свойствами их почв, но и влиянием лесной мозаичности – наличием микросайтов (микроместообитаний), нередко различающихся по условиям среды. Это далеко не всегда учитывают в современных исследованиях (Смирнова, 1998; Аккумуляция..., 2018; Гераськина, 2022). Сравнительно немного сведений и о вертикальном распределении дождевых червей в лесных почвах, что не позволяет полноценно охарактеризовать почвообразующую деятельность жизненных форм дождевых червей на разных онтогенетических стадиях (Горизонтова, 1957; Козулько, 1998).

Неотъемлемым компонентом лесных экосистем является валежник, который формирует запас углерода, служит субстратом для возобновления растительности и местообитанием многих животных, в том числе дождевых червей (Коош, 2012; Воробейчик и др., 2020; Гераськина, 2016г). Но большинство исследований сообществ дождевых червей в валежнике ограничено только оценкой их обилия и разнообразия, поэтому вопрос о роли валежника как «рефугиума» для дождевых червей при переживании неблагоприятных условий, из которых наиболее существенна засуха (Кошманова, 2008; Plum, Filser, 2005; Singh et al., 2019), до сих пор остается открытым.

Особо следует отметить, что население дождевых червей было детально изучено во многих лесных экосистемах Центральной России, Северо-Западного Кавказа, Урала и Дальнего Востока, в то время как на территории Новосибирской области, в частности, в лесостепном Приобье, которое считается наиболее сложным и разнообразным природным комплексом региона, подобных исследований до недавнего времени не проводили.

Цель работы – дать эколого-фаунистическую характеристику комплексов дождевых червей в преобладающих группах типов светлохвойных и мелколиственных лесов лесостепного Приобья Новосибирской области с учетом лесной мозаичности.

Задачи:

1. Изучить видовой состав дождевых червей в почве и валежнике основных групп типов светлохвойных и мелколиственных лесов лесостепного Приобья Новосибирской области.

2. Сравнить структуру комплексов жизненных форм дождевых червей в разных лесных микросайтах с помощью показателей их плотности населения и биомассы.

3. Провести сравнительный анализ вертикального распределения дождевых червей в почве лесных микросайтов и оценить стабильность закономерностей распределения на протяжении летнего сезона.

4. Дать оценку роли валежника как специфического местообитания дождевых червей и выявить изменения структуры обитающих в нем комплексов червей в благоприятный и засушливый летние сезоны.

Научная новизна работы. Впервые проведено подробное исследование видового и функционального разнообразия комплексов дождевых червей в основных группах типов леса лесостепного Приобья Новосибирской области с учетом лесной мозаичности. Впервые в лесных почвах показано вертикальное распределение плотности населения и биомассы онтогенетических стадий дождевых червей разных жизненных форм. Впервые для данного региона выявлены ключевые различия комплексов дождевых червей в валежнике наиболее распространенных видов деревьев и оценена роль валежника как местообитания дождевых червей при переживании засушливого периода.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные данные могут быть использованы при дальнейших комплексных исследованиях биоразнообразия и продуктивности лесных экосистем юга Сибири, а также в зоологической диагностике лесных почв. Фаунистический список дождевых червей, обитающих в лесостепном Приобье Новосибирской области, вносит вклад в инвентаризацию фауны беспозвоночных Западной Сибири. Исследование вертикального распределения дождевых червей в лесных почвах наглядно показывает роль разных жизненных форм в процессах почвообразования и трансформации органического вещества почвы. По собранному зоологическому материалу составлены региональные определители взрослых и ювенильных дождевых червей. Также часть зоологического материала используется в качестве учебного пособия для студентов биологического отделения факультета естественных наук НГУ в рамках проведения лабораторных занятий на летней практике по зоологии беспозвоночных.

Положения, выносимые на защиту:

1. В мелколиственных лесах лесостепного Приобья Новосибирской области преобладают космополитные виды дождевых червей, а в светлохвойных лесах значительная часть населения приходится на азиатские виды и подвиды.

2. Комплексы дождевых червей сосняков разнотравных и осиново-березовых папоротниковых лесов различаются по соотношению, плотности населения и биомассе доминирующих жизненных форм, при этом лесная мозаичность не влияет на структуру комплексов дождевых червей в пределах одной группы типов леса.

3. Исследованным группам типов леса присущи различные варианты вертикального распределения дождевых червей в почве: в сосняках разнотравных дождевые черви в основном населяют верхние слои почвы до глубины 5 см, а в осиново-березовых папоротниковых лесах обильно встречаются до 30 см; у трех жизненных форм наблюдается закономерное распределение онтогенетических стадий по разным слоям почвы.

4. Валежник *Betula pendula* – более предпочтительное местообитание для дождевых червей, чем валежник *Pinus sylvestris*, что подтверждается наличием в нем полночленного комплекса жизненных форм дождевых червей, в том числе во время засушливого периода.

Апробация работы. Результаты исследования были представлены на следующих конференциях: IV Всероссийская научная конференция «Научные основы устойчивого управления лесами» (Москва, 2020); IV Всероссийская молодежная научная школа-конференция «Молодежь и наука на Севере – 2022» (Сыктывкар, 2022); V Всероссийская научная конференция «Научные основы устойчивого управления лесами, посвященная 30-летию ЦЭПЛ РАН» (Москва, 2022); XIX Всероссийское совещание по почвенной зоологии (Улан-Удэ, 2022); XXX Всероссийская молодежная научная конференция «Актуальные проблемы биологии и экологии» (с элементами научной школы) (Сыктывкар, 2023); Всероссийская конференция молодых ученых «Экология: факты, гипотезы, модели» (Екатеринбург, 2023); XXXIII Научно-практическая конференция «Биологические науки в школе и вузе» (Смоленск, 2023); XXXI Всероссийская молодежная научная конференция «Актуальные проблемы биологии и экологии» (с элементами научной школы) (Сыктывкар, 2024); Всероссийская научная конференция с международным участием «Продуктивность лесов в условиях меняющегося климата, посвященная 100-летию со дня рождения Н. И. Казиминова» (Петрозаводск, 2024). Также результаты работы обсуждались в ходе промежуточных отчетов во время обучения в аспирантуре ЦЭПЛ РАН в 2020–2024 гг.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 12 научных работ, из них 4 статьи – в изданиях, рекомендованных ВАК при Минобрнауки России, 2 из которых также индексируются в базах данных Web of Science/Scopus.

Личный вклад автора. Автор лично проводил учеты дождевых червей на протяжении всего периода исследования: отбор почвенно-зоологических проб, фиксацию, определение и взвешивание собранного материала. Также автором выполнены статистическая обработка полученных данных, обзор отечественных и зарубежных литературных источников.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 156 страницах, состоит из введения, шести глав, заключения, списка литературы и трех приложений, содержит 10 таблиц и 23 рисунка. Список использованной литературы включает 227 источников, в том числе 67 на иностранном языке.

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность своему научному руководителю – кандидату биологических наук, сотруднику ЦЭПЛ РАН Гераськиной Анне Петровне – за многочисленные консультации, полезные советы, доброе отношение, помощь и поддержку на всех этапах работы. Автор бла-

годарит сотрудников ЦЭПЛ РАН Н. В. Лукину, Н. Е. Шевченко, А. И. Кузнецову, Д. Н. Тебенькову, В. В. Каганова, А. В. Горнова, Т. Ю. Браславскую, а также М. П. Шашкова и Н. В. Иванову (ИМПБ РАН). Отдельную благодарность за всестороннюю помощь автор выражает коллегам из Новосибирска: В. В. Молодцову (НГУ), М. Н. Ким-Кашменской (НГУ), В. А. Юдкину (ИСиЭЖ СО РАН, НГУ), С. В. Шеховцову (ИЦиГ СО РАН), Н. Ф. Дашкевич (турбаза НГУ).

На разных этапах исследование было выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 19-04-00609 А), Российского научного фонда (грант № 23-24-00112) и в рамках проекта «Климаторегулирующие функции и биоразнообразие лесов» (рег. номер НИОКТР 122111500023-6).

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор литературы

Данная глава состоит из четырех разделов. В первом разделе «*Становление и разнообразие экологических классификаций дождевых червей*» рассмотрены подходы к выделению разных жизненных форм и экологических групп дождевых червей как на основании анатомо-морфологических различий и образа жизни (Bouche, 1972; Перель, 1975; Bottinelli et al., 2020), так и по отношению к разным абиотическим факторам (Жуков и др., 2007; Мещерякова, 2011); рассмотрено явление функционального полиморфизма у дождевых червей (Ганин и др., 2014; Zhang et al., 2020). Второй раздел «*Подходы к изучению дождевых червей в лесных экосистемах: от инвентаризации населения к функциональной экологии*» содержит краткие сведения о создании оригинальных концепций исследования дождевых червей в лесных экосистемах России и зарубежных стран с 1930-х гг. по настоящее время. Особое внимание уделено современным исследованиям с акцентом на лесную мозаичность и валежник (Гераськина, Шевченко, 2018; Kooch, 2012, 2014; Ashwood et al., 2019; Reed et al., 2023). В третьем разделе «*К вопросу о вертикальном распределении дождевых червей в почве*» обосновано, насколько фрагментарно и недостаточно изучена одна из ключевых особенностей образа жизни дождевых червей, поскольку их вертикальное распределение в почве исследовали в основном при наблюдении за сезонными миграциями без учета принадлежности к определенной жизненной форме и онтогенетической стадии (Балуев, 1950; Малевич, 1955; Матвеева, 1970). Четвертый раздел «*Почвенно-зоологические исследования и состояние изученности дождевых червей на юге Западной Сибири и в Новосибирской области*» посвящен историческим сведениям о развитии почвенной зоологии и проведении масштабных работ по всестороннему изучению различных групп почвенных беспозвоночных в безлесных биогеоценозах на юге Западной Сибири под руководством И. В. Стебаева (Гришина, 1968; Волковинцер, 1973; Мордкович, 1977). Также упомянуты результаты первых целенаправленных исследований дождевых червей в лесных экосистемах Сибири Т. С. Перель и О. П. Атлавитин (Перель, 1994) и немногочисленные сведения о населении дождевых червей Новосибирской области, появившиеся только в 2010-е гг. (Ким-Кашменская, 2016; 2020; Ермолов, 2019, 2020).

Глава 2. Краткая характеристика исследованного региона

Лесостепное Приобье – это один из пяти природно-географических комплексов Новосибирской области (Мугако, 2008). Согласно региональным классификациям, среди лесных формаций лесостепного Приобья Новосибирской области наиболее преобладающими *группами типов леса* считаются **сосняки разнотравные** и **осиново-березовые папоротниковые леса** (Лапшина, 1963; Таран и др., 1979). Для каждой группы типов леса приведены флористические списки (составлены автором лично в 2019–2021 гг.) и краткое описание лесных почв по региональным литературным источникам (Почвы..., 1966; Семендяева и др., 2010). Анализ архивных климатических данных за период с 2011 по 2023 г. показал, что летний сезон 2023 г. следует считать засушливым по сравнению с предыдущими (Архив погоды..., 2024).

Фаунистический список дождевых червей Новосибирской области составлен автором на основе литературных данных (Стебаев, Волковинцер, 1964; Перель, 1979; Перель, Графодатский, 1984; Всеволодова-Перель, 1997; Бызова, 2007) и собственных находок за период с 2015 по 2023 г. Дождевых червей можно условно подразделить на следующие группы по территориальному распространению в регионе:

I. Космополиты

1. Космополиты, широко распространенные в регионе

Aporrectodea caliginosa (Savigny, 1826)
Aporrectodea trapezoides (Savigny, 1826)
Aporrectodea rosea (Savigny, 1826)
Dendrobaena octaedra (Savigny, 1826)
Dendrodrilus rubidus tenuis (Eisen, 1874)
Dendrodrilus rubidus subrubicundus (Eisen, 1874)
Eisenia balatonica (Pop, 1943)
Eiseniella tetraedra tetraedra (Savigny, 1826)
Lumbricus rubellus Hoffmeister, 1843
Octolasion lacteum (Örley, 1885)

2. Космополиты, синантропные для региона

Eisenia fetida (Savigny, 1896)
Lumbricus terrestris Linnaeus, 1758

3. Космополит азиатского происхождения (редок)

Allolobophora parva Eisen, 1874

II. Азиатские виды и подвиды

1. Виды и подвиды с широким ареалом

Eisenia nordenskioldi nordenskioldi (Eisen, 1873)
Eisenia nordenskioldi pallida Malevič, 1956
Eisenia atlavinyteae Perel et Graphodatsky, 1984
Eisenia sibirica Perel et Graphodatsky, 1984

2. Эндемики

Eisenia malevici Perel, 1962
Eisenia salairica Perel, 1968

Поскольку данное исследование проводили в лесных экосистемах, то в учетах отсутствовали амфибиотические *E. balatonica* и *E. t. tetraedra*, приуроченные к речным поймам, а также *A. trapezoides*, *A. rosea* и *E. atlavinyteae*, встречающиеся в лесостепном Приобье довольно редко и найденные только в фаунистических сборах. *A. parva* и эндемичные для области виды на территории лесостепного Приобья отсутствуют.

Исследования С. В. Шеховцова морфологического и генетического разнообразия дождевых червей (при участии автора в 2019–2022 гг.) позволили обнаружить у нескольких видов **полиморфизм**:

Octolasion lacteum – в данном регионе вид представлен тремя размерными формами (мелкая и две крупных), которые относятся к разным генетическим линиям и отличаются по биотопической приуроченности (крупные формы приурочены к переувлажненным и сильно гумусированным почвам в поймах рек, а мелкая наиболее представлена в мелколиственных лесах) (Шеховцов и др., 2020а).

Eisenia nordenskioldi nordenskioldi – подвид представлен крупной и мелкой размерными формами, которые, в свою очередь, относятся к разным жизненным формам – норной и почвенно-подстилочной соответственно (Ермолов, 2020).

***Dendrodrilus rubidus* (= *Bimastos rubidus*)** – представлен тремя видовыми формами: *tenuis*, *rubidus*, *subrubicundus*, ранее считавшимися подвидами, достоверно различить которые можно только у взрослых особей по «сочетанию наличия отсутствия» пубертатных валиков и семяприемников; генетических различий между видовыми формами нет (Ermolov et al., 2023).

Глава 3. Материалы и методы исследования

Район исследования. Сбор материала был проведен в летние сезоны 2021–2023 гг. на территории лесостепного Приобья Новосибирской области в Новосибирском и Искитимском районах в двух группах типов леса. В пределах каждой группы было исследовано по три лесных массива, обозначенных следующими топонимами: сосняки разнотравные – Заельцовский бор, Кудряшовский бор, окрестности деревни Бурмистрово; осиново-березовые папоротниковые леса – окрестности поселка Каменушка, села Быково и поселка Морозово.

В каждом из исследованных лесных массивов нами выделены микросайты в соответствии с классификацией О. В. Смирновой (1998): были заложены три площадки $\sim 10 \times 10$ м для изучения *подкронового* и *межкroнового* пространства и найдено три «окна». ***Подкroновое пространство*** – проекция площади кроны растущего на площадке дерева на почву под ним; ***межкroновое пространство*** – участок в пределах площадки между отдельно стоящими деревьями с неперекрывающимися кронами без следов повреждения деревьев; «***окно***» – большой прорыв в пологе леса, образованный сломом, спилом или вывалом минимум трех деревьев, по площади соответствующий площадке или превосходящий таковую.

Количественный учет дождевых червей в почве. Почвенно-зоологические пробы отбирали по стандартной методике М. С. Гилярова в обработке И. В. Стебаева, предложенной для оценки вертикального распределения педобионтов с учетом специфики региона (Методы..., 1975; Стебаев, Колпаков, 1995): на выбранном участке почвы размечался квадрат 25×25, в пределах которого сначала перебирали подстилку, а затем выкапывали слои почвы толщиной 0–2 см, 2–5 см, 5–10 см и 10–30 см с последующим ручным разбором в полевых условиях. Указанным способом сбор материала проводили как при общем исследовании всех рассмотренных в работе лесов в 2021 г., так и при отдельных сезонных учетах (июнь, июль, август-сентябрь), проведенных в Заельцовском бору и в лесу окрестностей с. Быково в 2022 г., для более подробного изучения вертикального распределения дождевых червей в почве.

Количественный учет дождевых червей в валежнике. За основу была взята методика, приложенная А. П. Гераськиной (Гераськина, 2016в): у упавших стволов деревьев 2–3-й стадий разложения (по шкале П. В. Гордиенко) или их фрагментов измеряли длину и диаметр в нескольких местах, после этого проводили ручной разбор в полевых условиях – сначала снимали моховые наросты и остатки коры, просматривая их на наличие дождевых червей, затем полностью разобрали древесину на мелкие части, включая сердцевину.

В 2021 г. в лесных микросайтах исследовали валежник, который был найден непосредственно в пределах выделенных площадок и «окон». Из-за вариабельности расположения валежника в пределах площадки на данном этапе работы подкروновое и межкروновое пространство не рассматривали отдельно, а объединяли в «подпологовое пространство» с целью получения однородных повторностей.

В 2022–2023 гг. было проведено исследование структуры населения дождевых червей валежника в благоприятный и засушливый летние сезоны. Учет дождевых червей проводили трижды за сезон (июнь, июль, август – начало сентября) в Заельцовском бору и в лесу окрестностей с. Быково. Объединив существующие способы учета дождевых червей в валежнике (Гераськина, 2016в; Ashwood et al., 2019), для данного блока работ разработали следующую методику:

- 1) выборка составляется из валежника, найденного в окрестностях ранее выделенных «окон» и площадок на сопредельных участках леса;
- 2) в каждом исследованном лесу рассматривается валежник только доминирующего вида дерева 2–3-й стадий разложения, соответственно, *Pinus sylvestris* и *Betula pendula*;
- 3) для учета отбираются фрагменты валежника по следующим критериям:
 - длина исследуемого фрагмента – 1 м;
 - диаметр исследуемого фрагмента – 10–30 см;
 - число повторностей – четыре пробы (фрагмента) в каждом исследуемом лесу за период одного учета (не допустимо брать более одного фрагмента одного и того же валежника за один учет).

Обработка зоологического материала в лабораторных условиях. Собранных дождевых червей умерщвляли и фиксировали с помощью этилового спирта, 70 и 96 % соответственно. Виды и жизненные формы дождевых червей

определяли по внешним морфологическим признакам, согласно классификациям Т. С. Всеволодовой-Перель (1975, 1997). Онтогенетическую стадию – взрослые (Adult) или ювенильные (Juv) особи – определяли по степени развития пояса, пубертатных валиков и при наличии железистых полей. Все определенные особи были взвешены на аналитических весах грузоподъемностью 50 г с погрешностью $\pm 0,001$ г. Перед взвешиванием с червей удаляли излишки фиксирующего раствора с помощью фильтровальной бумаги или бумажных салфеток.

Статистическая обработка данных. Показатели плотности населения и биомассы дождевых червей в почве рассчитывали на единицу площади (особей/м², г/м²), в валежнике – на единицу объема (особей/м³, г/м³). Объем валежника вычисляли по формуле: $V = \pi r^2 h$, где r – средний радиус ствола; h – высота ствола (Гераськина, 2016в). Для значений плотности населения и биомассы дождевых червей рассчитана стандартная ошибка (SE). Для сравнения выборок применяли дисперсионный анализ (ANOVA) и тест Тьюки, при отсутствии нормального распределения – критерии Манна – Уитни, Краскела – Уоллиса и тест Данна. Классификацию комплексов дождевых червей проводили с помощью кластерного анализа методом Варда (Ward's method) (Вэн Райзин, 1980). Все расчеты и анализы проводили в программах Excel 2019 и Past (Version 4.17).

Объем материала. В каждом микросайте всех исследованных лесных массивов отобрано по 15 почвенно-зоологических проб. Всего за период исследования (2021–2023) отобрано 480 почвенно-зоологических проб общей площадью 30 м², разобрано 73 фрагмента валежника общим объемом 5,65 м³, (в том числе соснового – 34 фрагмента, объемом 2,56 м³, березового – 31 фрагмент, объемом 1,99 м³, осинового – 8 фрагментов, объемом 1,10 м³) и определено 11736 особей дождевых червей, из которых 8203 особи обнаружены в почве, а 3533 – в валежнике.

Глава 4. Структура и состав комплексов дождевых червей в почве сосняков разнотравных и осиново-березовых папоротниковых лесов лесостепного Приобья Новосибирской области

В ходе исследования выбранных сосняков разнотравных и осиново-березовых папоротниковых лесов было обнаружено семь видов и два подвида дождевых червей, относящихся к пяти жизненным формам (Перель, 1975):

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).

Основу населения в осиново-березовых папоротниковых лесах составляют **космополиты** (*A. caliginosa*, *L. rubellus*, *O. lacteum*). В населении сосня-

ков разнотравных чаще встречаются дождевые черви **азиатской фауны** (*E. n. nordenskioldi*, *E. n. pallida*), а также отмечена сравнительно высокая численность космополита *D. octaedra*, который считается типичным обитателем тундр и бореальных лесов (Берман и др., 2001; Kolesnikova et al., 2019).

Согласно результатам кластерного анализа, исследованные комплексы дождевых червей разделяются на две группы по вкладу разных жизненных форм в общую плотность населения и биомассу. В сосняках разнотравных большую долю в комплексах дождевых червей составляют подстилочные и собственно-почвенные среднеярусные формы, среди которых преобладают *D. octaedra* и *E. n. pallida* соответственно. Комплексы дождевых червей в осиново-березовых лесах характеризуются высокой долей почвенно-подстилочных и собственно-почвенных верхнеярусных форм, представленных *L. rubellus* и *O. lacteum* соответственно; также заметно выражено присутствие собственно-почвенных среднеярусных форм (*A. caliginosa*). Норные черви *E. n. nordenskioldi* довольно малочисленны в обоих группах типов леса, однако вносят существенный вклад в биомассу комплексов ввиду своего крупного размера (таблицы 1, 2).

Таблица 1 – Функциональная структура комплексов дождевых червей в почве лесных микросайтов ($X \pm SE$)

Плотность населения, особи/м ²						
Жизненная форма	Сосняки разнотравные			Осиново-березовые папоротниковые леса		
	Подкрон.	Межкрон.	«Окно»	Подкрон.	Межкрон.	«Окно»
Подстилочные	60 ± 15 ^a	52 ± 12	60 ± 8 ^b	26 ± 5	17 ± 3 ^{ab}	39 ± 10
Почвенно-подстилочные	22 ± 6	18 ± 4	30 ± 7	70 ± 10*	76 ± 9*	66 ± 11*
Собственно-почвенные верхнеярусные	10 ± 7	27 ± 13	3 ± 2	143 ± 17*	127 ± 15*	85 ± 12*
Собственно-почвенные среднеярусные	53 ± 9 ^c	67 ± 11	47 ± 10 ^c	61 ± 12 ^c	68 ± 13	111 ± 14 ^c
Норные	2 ± 1	3 ± 1	1 ± 1	4 ± 2	6 ± 2	8 ± 2
Итого	147 ± 22	167 ± 22	141 ± 11	304 ± 31*	294 ± 25*	309 ± 24*
Биомасса, г/м ²						
Жизненная форма	Сосняки разнотравные			Осиново-березовые папоротниковые леса		
	Подкрон.	Межкрон.	«Окно»	Подкрон.	Межкрон.	«Окно»
Подстилочные	4,48 ± 1,16 ^{ab}	3,68 ± 0,91 ^a	3,70 ± 0,58 ^a	1,37 ± 0,25 ^b	0,79 ± 0,17 ^a	2,09 ± 0,43
Почвенно-подстилочные	2,86 ± 0,76	2,09 ± 0,42	4,79 ± 1,19	12,16 ± 1,85*	14,59 ± 2,34*	13,23 ± 2,56*
Собственно-почвенные верхнеярусные	1,01 ± 0,66	2,72 ± 1,35	0,27 ± 0,22	21,01 ± 2,99*	18,17 ± 2,75*	11,67 ± 1,66*
Собственно-почвенные среднеярусные	6,60 ± 1,48 ^c	9,12 ± 1,89 ^c	11,37 ± 3,82	10,83 ± 2,34 ^c	11,25 ± 2,65	21,94 ± 3,22 ^c
Норные	1,92 ± 0,95	1,11 ± 0,59	0,70 ± 0,47	1,37 ± 0,69	2,25 ± 0,84	2,79 ± 1,23
Итого	16,87 ± 2,42	18,72 ± 2,73	20,83 ± 3,77	46,74 ± 5,38*	47,05 ± 5,61*	51,72 ± 5,61*

Условные обозначения: Подкрон. – подкороновое пространство; Межкрон. – межкороновое пространство. Среди показателей, отмеченных одинаковыми буквами, статистически значимо отличается наибольший. Показатели, отмеченные *, не различаются между собой, но статистически значимо отличаются от остальных; $p < 0,05$ (ANOVA, критерий Краскела – Уоллиса).

Таблица 2 – Видовой состав комплексов дождевых червей в почве лесных микросайтов ($X \pm SE$)

Плотность населения, особи/м ²						
Вид	Сосняки разнотравные			Осиново-березовые папоротниковые леса		
	Подкрон.	Межкрон.	«Окно»	Подкрон.	Межкрон.	«Окно»
<i>A. caliginosa</i>	6 ± 3	14 ± 6	22 ± 9	54 ± 11* ^a	63 ± 13*	102 ± 14* ^a
<i>D. octaedra</i>	52 ± 13	48 ± 11	56 ± 8 ^b	24 ± 5	17 ± 4 ^b	27 ± 10
<i>D. rubidus</i>	8 ± 3	4 ± 2	3 ± 1	1 ± 1	1 ± 1	4 ± 2
<i>E. n. nordenskioldi</i>	17 ± 5	11 ± 3	18 ± 4 ^c	8 ± 3	10 ± 4	4 ± 2 ^c
<i>E. n. nordenskioldi</i> ^H	2 ± 1	3 ± 1	1 ± 1	4 ± 2	6 ± 2	8 ± 2
<i>E. n. pallida</i>	46 ± 9 ^d	53 ± 10 ^{ef}	25 ± 5 ^f	7 ± 2 ^{de}	5 ± 2 ^{de}	9 ± 4 ^{de}
<i>E. sibirica</i>	–	–	1 ± 1	1 ± 1	–	8 ± 3
<i>L. rubellus</i>	6 ± 3	7 ± 3	12 ± 6	62 ± 10*	65 ± 9*	62 ± 11*
<i>O. lacteum</i>	10 ± 7	27 ± 13	3 ± 2	143 ± 17*	127 ± 15*	85 ± 12*
Итого	147 ± 22	167 ± 22	141 ± 11	304 ± 31*	294 ± 25*	309 ± 24*
Биомасса, г/м ²						
Вид	Сосняки разнотравные			Осиново-березовые папоротниковые леса		
	Подкрон.	Межкрон.	«Окно»	Подкрон.	Межкрон.	«Окно»
<i>A. caliginosa</i>	1,92 ± 1,16 ^a	3,59 ± 1,62 ^a	8,72 ± 3,89 ^a	10,19 ± 2,28 ^a	10,93 ± 2,62	21,31 ± 3,26 ^a
<i>D. octaedra</i>	3,93 ± 0,99 ^b	3,47 ± 0,86 ^c	3,36 ± 0,54 ^c	1,27 ± 0,26 ^b	0,77 ± 0,17 ^{bc}	1,14 ± 0,29 ^b
<i>D. rubidus</i>	0,55 ± 0,22	0,21 ± 0,08	0,16 ± 0,07	0,03 ± 0,03	0,02 ± 0,02	0,19 ± 0,13
<i>E. n. nordenskioldi</i>	2,09 ± 0,68	1,55 ± 0,37	2,65 ± 0,60 ^d	1,02 ± 0,44	1,28 ± 0,51	0,36 ± 0,17 ^d
<i>E. n. nordenskioldi</i> ^H	1,92 ± 0,95	1,11 ± 0,59	0,70 ± 0,47	1,37 ± 0,69	2,25 ± 0,84	2,79 ± 1,23
<i>E. n. pallida</i>	4,68 ± 0,90 ^e	5,53 ± 1,01 ^{fg}	2,65 ± 0,59 ^g	0,64 ± 0,18 ^{ef}	0,32 ± 0,13 ^{ef}	0,63 ± 0,27 ^{ef}
<i>E. sibirica</i>	–	–	0,18 ± 0,18	0,06 ± 0,06	–	0,75 ± 0,27
<i>L. rubellus</i>	0,77 ± 0,44	0,54 ± 0,27	2,14 ± 1,09	11,15 ± 1,89*	13,31 ± 2,36*	12,88 ± 2,53*
<i>O. lacteum</i>	1,01 ± 0,66	2,72 ± 1,35	0,27 ± 0,22	21,01 ± 2,99*	18,17 ± 2,75*	11,67 ± 1,66*
Итого	16,87 ± 2,42	18,72 ± 2,73	20,83 ± 3,77	46,74 ± 5,38*	47,05 ± 5,61*	51,72 ± 5,61*

Условные обозначения: см. таблицу 1; ^H – норная форма.

Высокие показатели плотности населения и биомассы дождевых червей в осиново-березовых папоротниковых лесах позволяют считать их более предпочтительной группой типов леса для обитания дождевых червей, что также подтверждается рядом условий: умеренная влажность почвы, слабo-кислая или нейтральная реакция почвы, развитый гумусовый горизонт и питательная травяно-лиственная подстилка (Почвы..., 1966). Показатели плотности населения и биомассы дождевых червей в сосняках разнотравных значительно ниже (см. таблицы 1, 2), однако примечателен их фаунистический состав, включающий виды, которым свойственны высокие холодо- и засухоустойчивость и толерантность к низкой кислотности почв, поскольку дерново-слабоподзолистые почвы сосняков довольно сухие и закисляются мощной хвойной подстилкой (Почвы..., 1966; Берман, 2002a, б, 2016).

Комплексы дождевых червей в разных микросайтах осиново-березовых папоротниковых лесов статистически значимо не различались по суммарным показателям плотности населения и биомассы. Тем не менее в дальнейших исследованиях только подкronовое и межкronовое пространство допустимо

объединять в один микросайт – «подпологовое пространство», а «окна» следует рассматривать отдельно из-за их отличий от других микросайтов по количественным показателям собственно-почвенных среднеярусных червей (см. таблицы 1, 2). В сосняках разнотравных комплексы дождевых червей во всех микросайтах статистически значимо не различались между собой как по суммарным показателям плотности населения и биомассы, так и отдельных жизненных форм. Следовательно, в разнотравных сосняках региона лесная мозаичность не влияет на структуру, состав и распределение комплексов дождевых червей.

Глава 5. Вертикальное распределение дождевых червей в почве сосняков разнотравных и осиново-березовых папоротниковых лесов

В разнотравных сосняках наибольшие количественные показатели дождевых червей отмечены в верхнем слое почвы 0–2 см, с увеличением глубины их численность резко сокращается. В осиново-березовых папоротниковых лесах наибольшую численность дождевых червей также наблюдали в слое 0–2 см, но при этом в слоях почвы 2–5, 5–10 и 10–30 см количественные показатели дождевых червей были довольно высоки и практически сопоставимы. Эти два варианта вертикального распределения прослеживались во всех микросайтах соответствующей группы типов леса (рисунок 1).

Также были выявлены закономерности вертикального распределения дождевых червей в лесных почвах, обусловленные их онтогенетической стадией и принадлежностью к определенной жизненной форме. У подстилочных и норных форм не наблюдается приуроченности разных возрастов к определенной глубине почвы: и взрослые и ювенильные подстилочные черви изобилуют в слое 0–2 см, норные – встречаются на разных глубинах. В свою очередь у почвенно-подстилочных и собственно-почвенных верхне- и среднеярусных дождевых червей были выявлены четкие закономерности в вертикальном распределении возрастов по конкретным слоям почвы (наиболее ярко они выражены в березово-осиновых лесах): у почвенно-подстилочных форм большинство ювенильных особей сосредоточено в слое 0–2 см, а взрослые особи чаще встречаются в слоях 2–5 и 5–10 см; собственно-почвенные верхне- и среднеярусные черви «пронизывают» все слои почвы, но с увеличением глубины численность взрослых особей увеличивается (слои 5–10, 10–30 см), а ювенильных – уменьшается (рисунок 1, 2).

Полученные закономерности наглядно отображает анализ вертикального распределения плотности населения и биомассы дождевых червей в почве (рисунок 1, 2).

Статистически значимые различия показателей плотности населения дождевых червей в разных слоях почвы были обнаружены только в сосняках, при этом из-за небольшого размера и малого веса подстилочных червей и низкой плотности населения представителей других жизненных форм в сосняках значения общей биомассы дождевых червей как бы «выравниваются» по всем слоям почвы в каждом микросайте и статистически значимо не отличаются друг от друга.

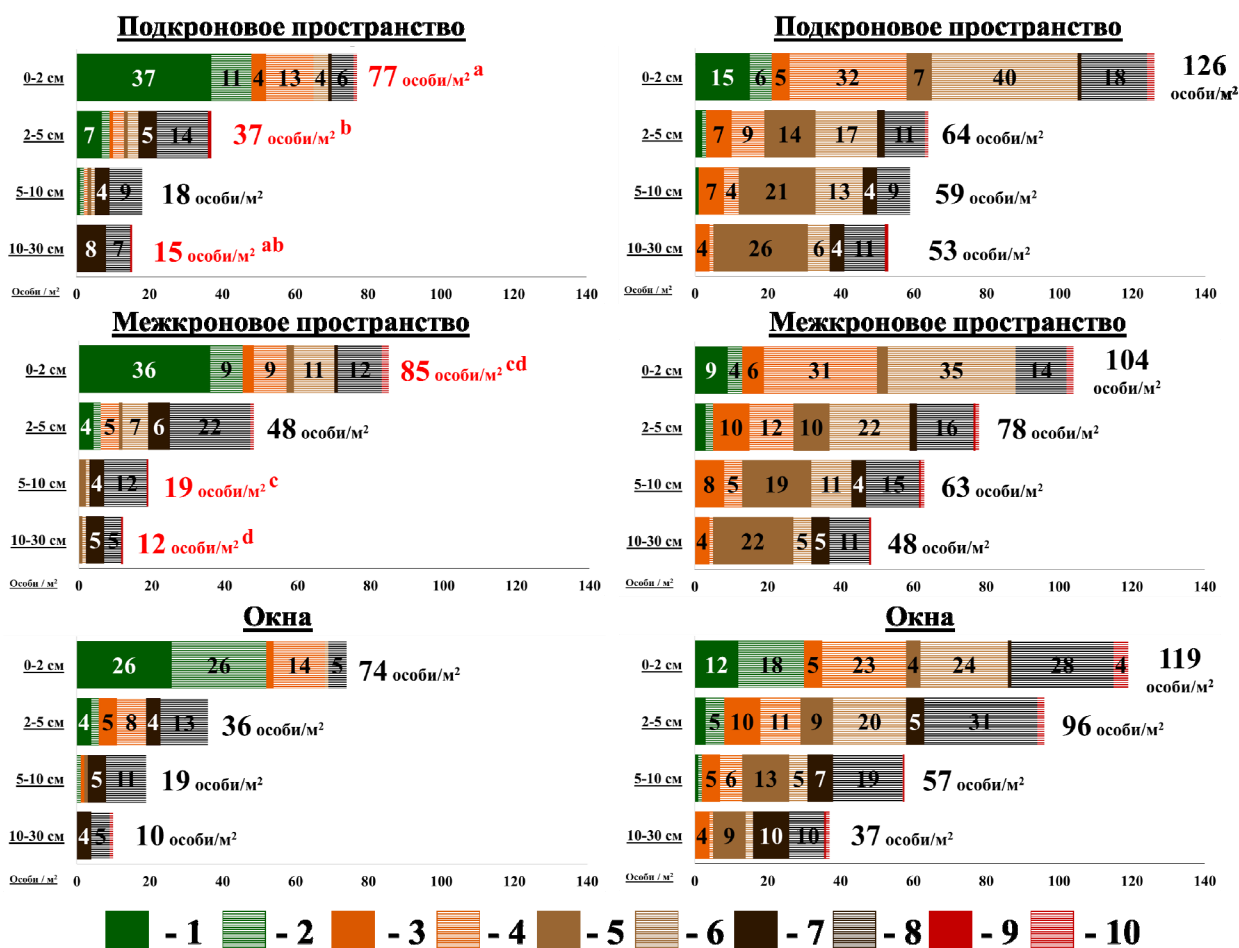


Рисунок 1 – Вертикальное распределение плотности населения дождевых червей (особи/м²) в микросайтах сосняков (слева) и осиново-березовых лесов (справа)

Условные обозначения: 1 – подстилочные (Adult); 2 – подстилочные (Juv); 3 – почвенно-подстилочные (Adult); 4 – почвенно-подстилочные (Juv); 5 – собственно-почвенные верхнеярусные (Adult); 6 – собственно-почвенные верхнеярусные (Juv); 7 – собственно-почвенные среднеярусные (Adult); 8 – собственно-почвенные среднеярусные (Juv); 9 – норные (Adult); 10 – норные (Juv); **a, b, c, d** – статистически значимые различия, $p < 0,05$ (критерий Краскела – Уоллиса).

Примечание: отсутствие подписи – плотность населения менее 4 особи/м².

В осиново-березовых папоротниковых лесах также наблюдается некая «выравненность» показателей общей биомассы по слоям почвы, но их значения намного выше, чем в сосняках. Следует отметить, что в почве разных микросайтов каждой группы типов леса наибольший вклад в общие показатели плотности населения комплексов вносят ювенильные дождевые черви, а в общие показатели биомассы – взрослые.

Исследование сезонной динамики комплексов дождевых червей, проведенное летом 2022 г., позволило доказать стабильность полученных закономерностей вертикального распределения дождевых червей в почве на протяжении летнего сезона, несмотря на незначительные «колебания» значений количественных показателей, которые связаны с перемещением дождевых червей при совершении вертикальных миграций в почве и горизонтальных на

ее поверхности с целью расселения, поиска партнера или откладки коконов, особенно в начале лета – в наиболее благоприятный период для размножения дождевых червей в регионе.

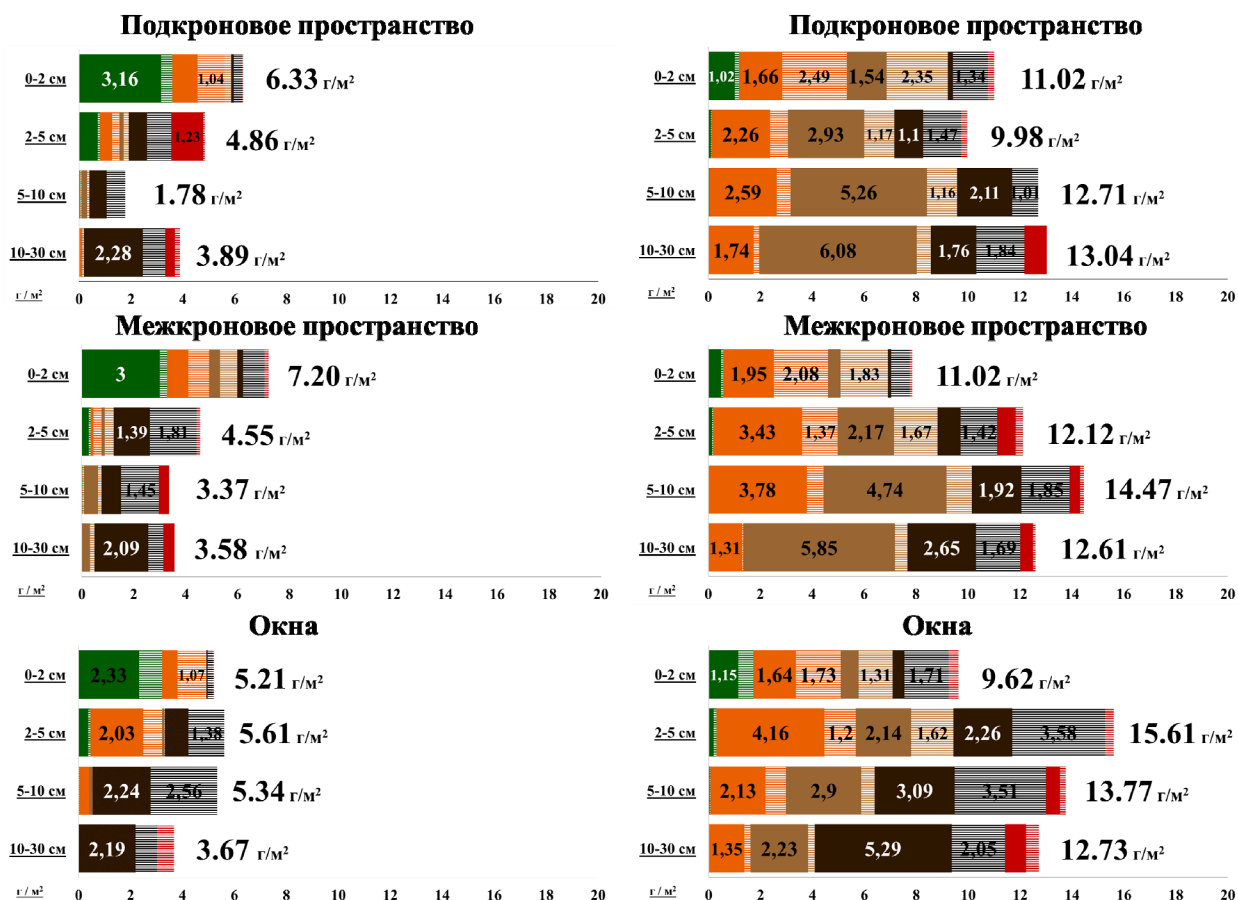


Рисунок 2 – Вертикальное распределение биомассы дождевых червей (г/м²) в микросайтах сосняков (слева) и осиново-березовых лесов (справа)

Условные обозначения: см. рисунок 1.

Примечание: отсутствие подписи – биомасса менее 1 г/м².

Глава 6. Население дождевых червей в валежнике сосняков разнотравных и осиново-березовых папоротниковых лесов

Почти все население комплекса дождевых червей в валежнике сосняков разнотравных представлено подстилочными и почвенно-подстилочными формами с преобладанием *D. octaedra* и *E. n. nordenskioldi* соответственно. Собственно-почвенные среднеярусные *E. n. pallida* и норные *E. n. nordenskioldi* встречались единично, собственно-почвенные верхнеярусные черви обнаружены не были. Примечательно, что в сосняках плотность населения и биомасса подстилочных дождевых червей *D. octaedra* в валежнике «окон» заметно превышают таковую в подпологовом пространстве; показатели плотности населения и биомассы прочих видов и жизненных форм практически одинаковы (таблица 3, 4).

Таблица 3 – Функциональная структура комплексов дождевых червей в валежнике исследованных лесов ($X \pm SE$)

Плотность населения, особи/м ³							
Жизненная форма	Сосняки разнотравные			Осиново-березовые папоротниковые леса			
	Сосна, полог	Сосна, «окно»	Берёза, полог	Берёза, полог	Берёза, «окно»	Осина, полог	Осина, «окно»
Подстилочные	210 ± 13	777 ± 48*	249 ± 34	203 ± 19	35'	417 ± 38	128 ± 10*
Почвенно-подстилочные	108 ± 8*	128 ± 7	133 ± 45	432 ± 51*	480'	142 ± 11	224 ± 18
Собств.-почв. верхнеярусные	–	–	–	80 ± 14	17'	11 (ед.)	16 ± 2
Собств.-почв. среднеярусные	11 ± 1	20 ± 2	4 (ед.)	33 ± 4	109'	13 ± 3	5 ± 1
Норные	3 (ед.)	3 (ед.)	–	21 ± 2	4'	26 ± 3	–
Итого	333 ± 20	928 ± 53	386 ± 82	770 ± 86	645'	610 ± 46	373 ± 29
Биомасса, г/м ³							
Жизненная форма	Сосняки разнотравные			Осиново-березовые папоротниковые леса			
	Сосна, полог	Сосна, «окно»	Берёза, полог	Берёза, полог	Берёза, «окно»	Осина, полог	Осина, «окно»
Подстилочные	16,67 ± 1,05	40,22 ± 1,65	19,11 ± 2,98	12,35 ± 0,95	2,03'	33,40 ± 2,83	7,25 ± 0,47
Почвенно-подстилочные	20,15 ± 1,21*	18,82 ± 1,26*	30,15 ± 12,93	94,39 ± 9,78*	76,47'	20,19 ± 1,31*	36,08 ± 4,12
Собств.-почв. верхнеярусные	–	–	–	19,49 ± 2,88	3,52'	1,87 (ед.)	4,46 ± 0,81
Собств.-почв. среднеярусные	1,33 ± 0,08	3,21 ± 0,29	0,07 (ед.)	6,97 ± 0,98	19,62'	1,21 ± 0,28	1,18 ± 0,26
Норные	2,57 (ед.)	8,60 (ед.)	–	10,52 ± 1,42	1,06'	6,46 ± 0,69	–
Итого	40,71 ± 2,12	70,84 ± 1,07	49,33 ± 15,95	143,71 ± 14,79	102,70'	63,12 ± 3,25	48,97 ± 5,07

Условные обозначения: – черви не обнаружены; ' – нет повторностей; (ед.) – находка в одной пробе. Среди показателей, отмеченных *, статистически значимо отличается наибольший; $p < 0,05$ (критерий Краскела – Уоллиса).

В осиново-березовых папоротниковых лесах валежник населен полным комплексом дождевых червей, за исключением осинового валежника в «окнах», где отсутствовали норные черви. Наиболее значимый вклад в общую биомассу и плотность населения комплексов вносят почвенно-подстилочные черви *L. rubellus* и *E. n. nordenskioldi*, а в осиновом валежнике под пологом леса также доминируют подстилочные черви *D. octaedra*. Представители собственно-почвенных червей *A. caliginosa* и *O. lacteum* немногочисленны (таблица 3, 4).

При классификации комплексов дождевых червей валежника по вкладу жизненных форм в общую плотность населения и биомассу получены следующие группы: комплексы с высокой долей населения подстилочных червей, комплексы с высокой долей населения почвенно-подстилочных червей. При этом не наблюдается четкого разделения комплексов по признаку «вид дерева» и, как следствие, по их принадлежности к определенной группе типов леса, поскольку в валежнике разных видов деревьев комплексы дождевых червей могут иметь сходную структуру, несмотря на различия в видовом составе.

Таблица 4 – Видовой состав комплексов дождевых червей в валежнике исследованных лесов ($X \pm SE$)

Плотность населения, особи/м ³							
Вид	Сосняки разнотравные			Осиново-березовые папоротниковые леса			
	Сосна, полог	Сосна, «окно»	Берёза, полог	Берёза, полог	Берёза, «окно»	Осина, полог	Осина, «окно»
<i>A. caliginosa</i>	–	–	–	33 ± 4	109'	13 ± 3	5 ± 1
<i>D. octaedra</i>	112 ± 4	669 ± 82*	150 (ед.)	80 ± 16*	9'	306 ± 36	36 ± 3*
<i>D. rubidus</i>	83 ± 8	101 ± 5	82 ± 32	111 ± 7	26'	70 ± 5	90 ± 8
<i>E. fetida</i>	–	–	–	24 ± 3	–	4 (ед.)	–
<i>E. n. nordenskioldi</i>	108 ± 8	128 ± 7	133 ± 45	274 ± 52	140'	116 ± 14	–
<i>E. n. nordenskioldi</i> ^H	3 (ед.)	3 (ед.)	–	21 ± 2	4'	26 ± 3	–
<i>E. n. pallida</i>	11 ± 1	20 ± 2	4 (ед.)	–	–	–	–
<i>E. sibirica</i>	15 ± 2	7 (ед.)	17 (ед.)	12 (ед.)	–	42 ± 4	2 (ед.)
<i>L. rubellus</i>	–	–	–	135 ± 11	340'	22 (ед.)	224 ± 18
<i>O. lacteum</i>	–	–	–	80 ± 14	17'	11 (ед.)	16 ± 2
Итого	333 ± 20	928 ± 53	386 ± 82	770 ± 86	645'	610 ± 46	373 ± 29
Биомасса, г/м ³							
Вид	Сосняки разнотравные			Осиново-березовые папоротниковые леса			
	Сосна, полог	Сосна, «окно»	Берёза, полог	Берёза, полог	Берёза, «окно»	Осина, полог	Осина, «окно»
<i>A. caliginosa</i>	–	–	–	6,97 ± 0,98	19,62'	1,21 ± 0,28	1,18 ± 0,26
<i>D. octaedra</i>	8,89 ± 0,34*	33,28 ± 2,84*	12,09 (ед.)	3,15 ± 0,55*	0,15'	24,81 ± 2,94*	3,21 ± 0,21
<i>D. rubidus</i>	6,02 ± 0,62	6,76 ± 0,20	4,08 ± 1,60	6,68 ± 0,34	1,88'	2,85 ± 0,23	3,68 ± 0,30
<i>E. fetida</i>	–	–	–	5,43 ± 0,56	–	0,90 (ед.)	–
<i>E. n. nordenskioldi</i>	20,15 ± 1,21	18,82 ± 1,26	30,15 ± 12,93	54,87 ± 10,59	24,98'	15,41 ± 1,83	–
<i>E. n. nordenskioldi</i> ^H	2,57 (ед.)	8,60 (ед.)	–	10,52 ± 1,42	1,06'	6,46 ± 0,69	–
<i>E. n. pallida</i>	1,33 ± 0,08	3,21 ± 0,29	0,07 (ед.)	–	–	–	–
<i>E. sibirica</i>	1,76 ± 0,17	0,19 (ед.)	2,94 (ед.)	2,53 (ед.)	–	5,74 ± 0,56	0,36 (ед.)
<i>L. rubellus</i>	–	–	–	34,09 ± 4,57	51,49'	3,89 (ед.)	36,08 ± 4,12
<i>O. lacteum</i>	–	–	–	19,49 ± 2,88	3,52'	1,87 (ед.)	4,46 ± 0,81
Итого	40,71 ± 2,12	70,84 ± 1,07	49,33 ± 15,95	143,71 ± 14,79	102,70'	63,12 ± 3,25	48,97 ± 5,07

Условные обозначения: см. таблицу 3; ^H – норная форма.

В свою очередь следует полагать, что у некоторых видов дождевых червей существует предпочтение к определенным видам дерева: например, *L. rubellus*, *O. lacteum* и *A. caliginosa* населяют только валежник лиственных деревьев, а *D. octaedra*, *D. rubidus* и *E. n. nordenskioldi* как хвойных, так и лиственных (таблица 3, 4). Зависимость количественных показателей населения дождевых червей валежника от приуроченности к лесным микросайтам слабо прослеживалась только в сосняках разнотравных, где значения плотности населения и биомассы червей были больше в «окнах», чем под пологом; в микросайтах осиново-березовых лесов существенных различий в этом случае нет.

Также валежник исследованных лесов выполняет роль своеобразного «дополнительного яруса» в вертикальном распределении дождевых червей в почве: в сосняках разнотравных валежник можно считать своего рода «**продолжением**» верхних слоев почвы, так как в основном он населен подстилочными и почвенно-подстилочными дождевыми червями, проникающими в него из подстилки и почвы; в осиново-березовых папоротниковых лесах валежник представляет собой **обособленный микросайт**, в котором, как и в почве, обитает полночленный комплекс жизненных форм дождевых червей (только доля населения собственно-почвенных форм в нем заметно меньше). Соотношение

взрослых и ювенильных особей в комплексах валежника схоже с таковым, полученным при оценке вертикального распределения дождевых червей в почве: в случае сосняков для слоев 0–2 и 2–5 см, осиново-березовых лесов – как некое «усреднение» слоев 0–2, 2–5, 5–10 и 10–30 см.

Справедливо утверждать, что население дождевых червей валежника сосняков разнотравных может продемонстрировать только часть видового состава почвенного комплекса, а валежника осиново-березовых папоротниковых лесов – весь состав.

Исследования, проведенные в благоприятный и засушливый летние сезоны, 2022–2023 гг. соответственно, позволили оценить изменения структуры комплексов дождевых червей в валежнике доминирующих видов деревьев – *Pinus sylvestris* и *Betula pendula* (рисунок 3, 4).

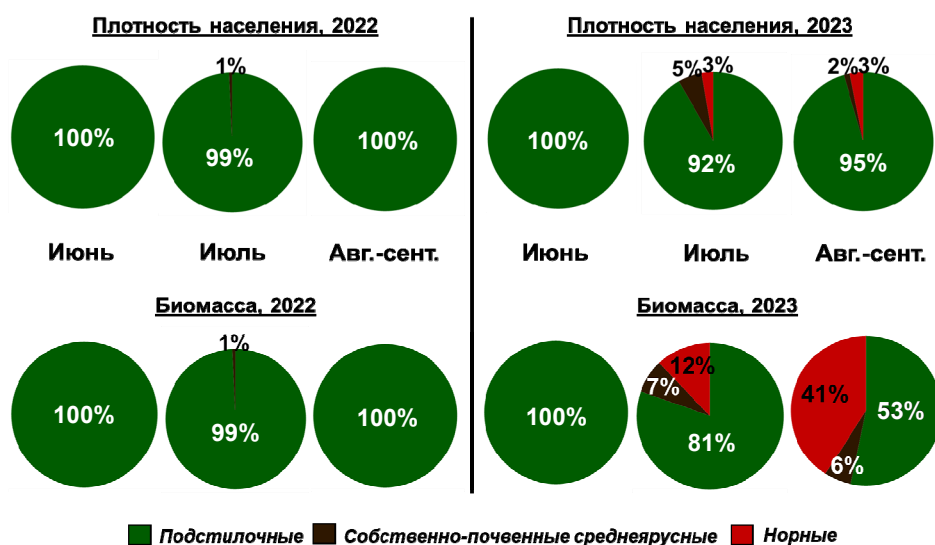


Рисунок 3 – Структура комплексов дождевых червей в валежнике *Pinus sylvestris* в благоприятный (2022, слева) и засушливый (2023, справа) летние сезоны

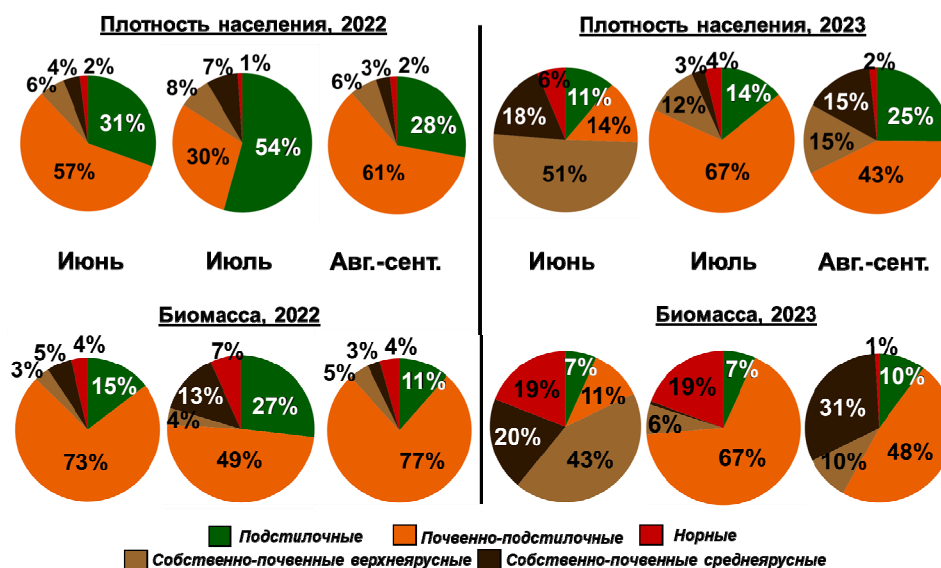


Рисунок 4 – Структура комплексов дождевых червей в валежнике *Betula pendula* в благоприятный (2022, слева) и засушливый (2023, справа) летние сезоны

В течение благоприятного летнего сезона комплексы дождевых червей в валежнике каждого вида дерева сохраняют свою структуру, а небольшие изменения количественных показателей обусловлены сезонной динамикой популяции. Основу населения валежника *Pinus sylvestris* составляли подстилочные черви, в валежнике *Betula pendula* был обнаружен полночленный комплекс дождевых червей с преобладанием почвенно-подстилочных.

На протяжении засушливого летнего сезона комплекс дождевых червей валежника *Pinus sylvestris* в целом сохранял свою структуру, но при этом были отмечены изменения в составе преобладающих видов и резкие колебания плотности населения и биомассы. При первом учете численность подстилочных червей была крайне низка, эта форма была представлена *D. rubidus* и *E. sibirica*, а доминирующий вид *D. octaedra* встречался единично. В последующие учеты плотность населения и биомасса подстилочных червей стали заметно выше, *D. octaedra* вновь стал доминирующим видом, а также примечательно обнаружение в валежнике собственно-почвенных среднеярусных и норных дождевых червей, которые использовали валежник как временное местообитание и тем самым внесли существенный вклад в биомассу комплекса (рисунок 3).

Комплекс дождевых червей валежника *Betula pendula* значительно изменил свою структуру в начале засушливого летнего сезона. Главное отличие от предыдущих наблюдений – увеличение доли собственно-почвенных червей, особенно верхнеярусных – представленных влаголюбивым *O. lacteum*, для которого достаточно увлажненный валежник *Betula pendula* служил «рефугиумом» при переживании неблагоприятных условий. К концу засушливого сезона комплекс дождевых червей валежника *Betula pendula* восстановил свою ранее отмеченную структуру с доминированием почвенно-подстилочного *L. rubellus* (рисунок 4). Показатели общей плотности населения и биомассы дождевых червей в течение засушливого сезона были ниже, чем в благоприятный, но довольно высоки. Сравнение межгодовых показателей плотности населения и биомассы комплексов дождевых червей подтверждает, что валежник *Betula pendula* является более засухоустойчивым местообитанием для дождевых червей, нежели валежник *Pinus sylvestris*.

Возрастная структура комплексов дождевых червей в валежнике обоих видов деревьев в благоприятный сезон характеризовалась примерно равным соотношением ювенильных и взрослых особей (~54 и 46 % соответственно) или большей долей ювенильных (64 %), что свидетельствует о нормальном состоянии популяции. В засушливый период высокая доля ювенильных особей в валежнике *Pinus sylvestris* (80 %) была отмечена только к концу сезона (август/сентябрь), в то время как в валежнике *Betula pendula* доля взрослых особей превышала долю ювенильных только в первом учете (июнь, 62 и 38 % соответственно), а в дальнейшем наблюдалось увеличение численности ювенильных особей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сосняки разнотравные лесостепного Приобья Новосибирской области допустимо считать группой типов леса, наиболее населенной дождевыми червями, по сравнению с лишайниковыми, зеленомошными, сфагновыми и мшисто-ягодниковыми сосняками в других регионах России (Матвеева и др., 1984; Нагуманова, 1999). В осиново-березовых папоротниковых лесах видовое разнообразие дождевых червей заметно ниже, чем в мелколиственных и широколиственных лесах Центральной России и Северо-Западного Кавказа, что обусловлено обитанием в них видов, не приспособленных к почвенно-климатическим условиям Западной Сибири (Пенев и др., 1994; Соколова, 2013; Гераськина, Шевченко, 2018; Гордиенко 2019).

Комплексы жизненных форм дождевых червей в двух исследованных группах типов леса различаются по структуре, но при этом в них наблюдается некое «равновесие» по соотношению видов червей, питающихся как в подстилке, так и в гумусовом горизонте. Особо следует отметить обилие в осиново-березовых лесах собственно-почвенных верхнеярусных червей *O. lacteum*, малочисленных в ряде регионов Европейской части России, и единственного представителя норных червей в природных местообитаниях региона – одну из морф *E. nordenskioldi nordenskioldi*.

Ввиду отсутствия различий между комплексами жизненных форм дождевых червей в подкроновых и межкроновых пространствах одной группы типов леса в дальнейших исследованиях приемлемо объединить эти микросайты в один, обозначив его как «подпологовое пространство». В «окнах» небольшие различия количественных показателей отдельных жизненных форм были отмечены только в осиново-березовых лесах. Также разные микросайты в пределах одной группы типов леса схожи по вариантам вертикального распределения дождевых червей в почве.

Сосновый валежник (*Pinus sylvestris*) ранее почти не исследовали на предмет дождевых червей, но обнаруженные в нем комплексы во многом сходны по видовому составу и структуре с таковыми из валежника ели и пихты (Гераськина, 2016б). Население дождевых червей березового валежника (*Betula pendula*) существенно отличается от населения дождевых червей валежника прочих видов лиственных деревьев (Гераськина, 2016г). О роли валежника как рефугиума для дождевых червей неоднократно было упомянуто при изучении техногенных загрязнений лесных территорий (Воробейчик и др., 2018, 2020), а проведенные исследования структуры комплексов дождевых червей в благоприятный и засушливый летние сезоны показали, что валежник *Betula pendula* также представляет собой рефугиум для дождевых червей во время засухи.

ВЫВОДЫ

1. В основных группах типов леса на территории лесостепного Приобья Новосибирской области отмечено 7 видов и 2 подвида дождевых червей. При этом в сосняках разнотравных основу населения дождевых червей и в почве,

и в валежнике составляют представители азиатской фауны *E. n. nordenskioldi*, *E. n. pallida* и космополит *D. octaedra*. В осиново-березовых папоротниковых лесах в населении почвы доминируют космополиты *L. rubellus*, *O. lacteum*, *A. caliginosa*, а в валежнике чаще встречаются азиатские подвиды и космополит *D. rubidus* (= *B. rubidus*).

2. Для комплексов дождевых червей сосняков разнотравных характерно преобладание подстилочных и собственно-почвенных среднеярусных форм, для комплексов осиново-березовых папоротниковых лесов – почвенно-подстилочных и собственно-почвенных верхнеярусных форм. Показатели плотности населения и биомассы дождевых червей в осиново-березовых лесах намного выше, чем в сосняках. В каждой группе типов леса влияние лесной мозаичности на структуру и состав комплексов дождевых червей незначительно.

3. Варианты вертикального распределения дождевых червей в почве различаются в сосняках и осиново-березовых лесах, но при этом сходны в разных микросайтах одной группы типов леса, а также стабильны в течение летнего сезона. У почвенно-подстилочных и собственно-почвенных верхне- и среднеярусных червей отмечены наиболее выраженные закономерности распределения онтогенетических стадий по глубине.

4. Валежник в осиново-березовых лесах населяет полночленный комплекс жизненных форм дождевых червей, в сосняках – в основном поверхностно обитающие виды и подвиды. Структура комплексов дождевых червей валежника стабильна в благоприятный летний сезон и значительно изменяется в засушливый, но способна восстанавливаться к исходному состоянию. Поскольку восстановление функционального разнообразия и возрастной структуры комплекса дождевых червей в валежнике *Betula pendula* протекает быстрее, чем в валежнике *Pinus sylvestris*, это позволяет считать его более засухоустойчивым местообитанием.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в изданиях, рекомендованных ВАК при Минобрнауки России

1. Morphological and genetic analysis of *Dendrodrilus rubidus* (*Bimastos rubidus*) (Oligochaeta, Lumbricidae) in Russia and Belarus / **S. A. Ermolov**, S. V. Shekhovtsov, A. P. Geraskina, E. A. Derzhinsky, V. M. Kotsur, T. V. Poluboyarova, S. E. Peltek // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2023. – Vol. 8, № 1. – P. 1–13.

2. **Ермолов, С. А.** Влияние лесной мозаичности на функциональное разнообразие дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) (на примере лесостепного Приобья Новосибирской области) / С. А. Ермолов // Сибирский экологический журнал. – 2024. – № 4. – С. 612–624.

3. **Ермолов, С. А.** Вертикальное распределение дождевых червей в почве сосняков и березово-осиновых лесов (на примере лесостепного Приобья Новосибирской области) / С. А. Ермолов // Российский журнал прикладной экологии. – 2024. – № 3. – С. 39–48.

4. **Ермолов, С. А.** Структура комплексов дождевых червей лесного валежника лесостепного Приобья в умеренный и засушливый летние сезоны / С. А. Ермолов // Лесоведение. – 2024. – № 4. – С. 384–397.

Публикации в прочих изданиях

5. Генетическая и размерная изменчивость *Octolasion tyrtaeum* (Lumbricidae, Annelida) / С. В. Шеховцов, **С. А. Ермолов**, Е. А. Держинский, Т. В. Полубоярова, М. С. Ларичева, С. Е. Пельтек // Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2020. – Т. 6, № 1. – С. 5–9.

6. **Ермолов, С. А.** Обзор подходов к экологической классификации дождевых червей / С. А. Ермолов // Вопросы лесной науки. – 2021. – Т. 4, № 4. – С. 1–40.

Публикации в сборниках материалов конференций

7. **Ермолов, С. А.** Дождевые черви лесостепного Приобья Новосибирской области: биотопическое распределение, комплексы жизненных форм, полиморфизм / С. А. Ермолов, С. В. Шеховцов // Молодежь и наука на Севере – 2022 : IV Всероссийская молодежная научная школа-конференция : сборник : в 2-х томах. Том II. Актуальные проблемы биологии и экологии : материалы докладов XXIX Всероссийской молодежной научной конференции, посвященной 60-летию Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН / ответственный редактор С. В. Дёгтева. – Сыктывкар, 2022. – С. 43–44.

8. **Ермолов, С. А.** Население дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) в микросайтах сосняков лесостепного Приобья Новосибирской области / С. А. Ермолов // Научные основы устойчивого управления лесами : материалы Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 30-летию ЦЭПЛ РАН. – Москва : ЦЭПЛ РАН, 2022. – С. 40–43.

9. **Ермолов, С. А.** Вариации вертикального распределения дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) в сосновых и березово-осиновых лесах Новосибирской области / С. А. Ермолов, А. П. Гераськина // Актуальные проблемы биологии и экологии : материалы XXX Всероссийской молодежной научной конференции (с элементами научной школы), (20–24 марта 2023 г.). – Сыктывкар, 2023. – С. 58–61.

10. **Ермолов, С. А.** Оценка пространственного распределения дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) в основных типах леса лесостепного Приобья Новосибирской области / С. А. Ермолов // Экология: факты, гипотезы, модели : материалы Всероссийской конференции молодых ученых (17–21 апреля 2023 г.). – Екатеринбург, 2023. – С. 87–93.

11. К вопросу о морфологическом и генетическом разнообразии дождевого червя *Bimastos rubidus* (*Dendrodrilus rubidus*) на территориях России и Беларуси / **С. А. Ермолов**, А. П. Гераськина, С. В. Шеховцов, Е. А. Держинский, В. М. Коцур // Актуальные проблемы биологии и экологии : материалы XXXI Всероссийской молодежной научной конференции (с элементами научной школы), (18–22 марта 2024 г.). – Сыктывкар, 2024. – С. 60–63.

12. **Ермолов, С. А.** Подходы к изучению люмбрикофауны в лесных экосистемах (на примере лесостепного Приобья Новосибирской области) / С. А. Ермолов // Продуктивность лесов в условиях меняющегося климата : материалы Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 100-летию со дня рождения Н. И. Казиминова (2–7 сентября 2024 г.). – Петрозаводск, 2024. – С. 37.

Научное издание

Ермолов Сергей Александрович

ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
КОМПЛЕКСОВ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ
(OLIGOSCHAETA, LUMBRICIDAE)
СВЕТЛОХВОЙНЫХ И МЕЛКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ
ЛЕСОСТЕПНОГО ПРИОБЬЯ НОВОСИБИРСКОЙ ОБЛАСТИ

1.5.15. Экология (биологические науки)

Редактор *В. В. Чувашова*
Технический редактор *Р. Б. Бердникова*
Компьютерная верстка *Р. Б. Бердниковой*

Подписано в печать 22.10.2025. Формат 60×84¹/₁₆.
Усл. печ. л. 1,16. Заказ № 538. Тираж 100.

Издательство ПГУ.
440026, г. Пенза, ул. Красная, 40.
Тел./факс: (8412) 66-60-49, 66-67-77; e-mail: iic@pnzgu.ru