

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ЦЕНТР ПО ПРОБЛЕМАМ ЭКОЛОГИИ И ПРОДУКТИВНОСТИ ЛЕСОВ
им. А.С. ИСАЕВА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

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)

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
кандидат биологических наук
Гераськина Анна Петровна

Москва – 2025

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	5
Глава 1. Обзор литературы	15
1.1 Становление и разнообразие экологических классификаций дождевых червей	15
1.1.1 «Классические» морфо-экологические классификации дождевых червей.....	16
1.1.2 Попытки пересмотра систем жизненных форм дождевых червей.....	19
1.1.3 Внутривидовой и функциональный полиморфизм дождевых червей	21
1.1.4 Классификации дождевых червей по условиям обитания.....	23
1.2 Подходы к изучению дождевых червей в лесных экосистемах: от инвентаризации населения к функциональной экологии	25
1.3 К вопросу о вертикальном распределении дождевых червей в почве	36
1.4 Почвенно-зоологические исследования и состояние изученности дождевых червей на юге Западной Сибири и в Новосибирской области	38
Глава 2. Краткая характеристика исследованного региона.....	43
2.1 Почвенно-растительные условия лесостепного Приобья Новосибирской области.....	43
2.2 Основные лесные формации лесостепного Приобья Новосибирской области.....	46
2.2.1 Сосняки разнотравные.....	48
2.2.2 Осиново-березовые папоротниковые леса	49
2.3 Климатические условия лесостепного Приобья Новосибирской области	50
2.4 Фаунистическое разнообразие дождевых червей лесостепного Приобья Новосибирской области.....	53
2.4.1 Видовой состав дождевых червей Новосибирской области.....	53
2.4.2 Полиморфизм дождевых червей лесостепного Приобья Новосибирской области.....	55
Глава 3. Материалы и методы исследования.....	62

3.1 Район исследования	62
3.2 Количественный учет дождевых червей в почве.....	63
3.3 Количественный учет дождевых червей в валежнике	66
3.4 Обработка зоологического материала в лабораторных условиях.....	69
3.5 Статистическая обработка данных.....	70
3.6 Объем материала	71
Глава 4. Структура и состав комплексов дождевых червей в почве сосняков разнотравных и осиново-березовых папоротниковых лесов лесостепного Приобья Новосибирской области	72
4.1 Общая характеристика населения дождевых червей сосняков разнотравных и осиново-березовых папоротниковых лесов.....	72
4.2 Сравнительная оценка видового и функционального разнообразия дождевых червей в двух группах типов леса	73
4.3 Классификация комплексов дождевых червей в почве лесных микросайтов	80
Глава 5. Вертикальное распределение дождевых червей в почве сосняков разнотравных и осиново-березовых папоротниковых лесов ...	83
5.1 Закономерности вертикального распределения дождевых червей в почве микросайтов разнотравных сосняков и осиново-березовых папоротниковых лесов.....	83
5.2 Стабильность вариантов вертикального распределения дождевых червей в почве лесных микросайтов в течение летнего сезона	89
Глава 6. Население дождевых червей в валежнике сосняков разнотравных и осиново-березовых папоротниковых лесов.....	94
6.1 Общая характеристика и классификация комплексов дождевых червей в валежнике сосняков разнотравных и осиново-березовых папоротниковых лесов.....	94
6.2 Роль валежника в вертикальном распределении дождевых червей	99

6.3 Сравнительный анализ структуры комплексов дождевых червей валежника <i>Pinus sylvestris</i> и <i>Betula pendula</i> в благоприятный и засушливый летние сезоны	102
6.3.1 Различия в населении дождевых червей валежника <i>Pinus sylvestris</i> и <i>Betula pendula</i>	102
6.3.2 Изменение структуры комплексов дождевых червей валежника <i>Pinus sylvestris</i> и <i>Betula pendula</i> в благоприятный и засушливый летние сезоны ..	104
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	113
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	121
ПРИЛОЖЕНИЕ 1.....	146
ПРИЛОЖЕНИЕ 2.....	152
ПРИЛОЖЕНИЕ 3.....	153
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ К ПРИЛОЖЕНИЯМ.....	156

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования.

Дождевые черви занимают особое место среди огромного разнообразия почвенной фауны. Еще Чарльз Дарвин отмечал, что «едва ли найдутся животные, внесшие столь весомый вклад в историю Земли, как дождевые черви». В настоящее время дождевых червей справедливо считают «экосистемными инженерами» поскольку в процессе своей жизнедеятельности они одновременно выступают как «архитекторы, микробиологи и агрохимики» почвы: проделывают в почве разветвленные укрепленные слизью ходы, обеспечивающие ее аэрацию и облегчающие проникновение растительных корней; вносят вклад в плодородие почвы, образуя и перерабатывая гумус; служат пищей для многих животных, но при этом и сами активно потребляют почвенную микробиоту, ведь кишечник дождевого червя представляет собой своеобразный «биореактор» — одни микроорганизмы в нем перевариваются, другие проходят сквозь него невредимыми и таким образом расселяются в почве, а споры и цисты некоторых бактерий, простейших и грибов переходят в активное состояние, только побывав в кишечнике дождевых червей (Гапонов, Хицова, 2005; Lavelle et al., 1997; Jouquet et al., 2006; Lemtiri et al., 2014).

Дождевые черви широко распространены от тундры до зоны пустынь и населяют самые разнообразные биогеоценозы, в том числе лесные экосистемы (Перель, 1979). Лес представляет собой сложное многоярусное сообщество, состоящее из множества тесно связанных между собой микрогруппировок и микросайтов (микроместообитаний), функционирующих как единый организм (Смирнова, 1998; Аккумуляция..., 2018). Как и в любой наземной экосистеме неотъемлемой составляющей леса является почва, которая также служит средой обитания для большинства животных — от крупных роющих млекопитающих, до микроскопических простейших (Бабьева, Зенова, 1983). Поскольку одними из актуальных

исследований современности считаются комплексные подходы к изучению биоразнообразия и продуктивности лесных экосистем (Аккумуляция..., 2018), то возникает необходимость в детальном анализе каждого функционального блока, в частности, лесных почв и их обитателей.

В лесных экосистемах роль дождевых червей весьма значительна. И хотя большую часть химических процессов разложения и минерализации растительных останков в лесах осуществляют почвенные бактерии и микроскопические грибы, именно дождевые черви, как и прочие беспозвоночные сапрофаги, например, мокрицы и кивсяки, обеспечивают механическое разрушение отмершей растительности, а также, обогащают ее своими экскрементами, осуществляя «посевы» микроорганизмов (Гиляров, 1951; Стриганова, 1968; Всеволодова-Перель, Карпачевский, 1987). Касательно дождевых червей, следует уделять внимание не только видовому, но и функциональному разнообразию, так как разные жизненные формы дождевых червей отличаются по своим экологическим функциям: подстилочные и почвенно-подстилочные измельчают и потребляют растительные останки у поверхности почвы, норные протаскивают их в глубокие слои почвы, собственно-почвенные потребляют гумус, способствуя минерализации органики и перемещению соединений С и N в почве (Перель, 1975; Holdsworth et al., 2008). Поэтому так называемый комплекс жизненных форм дождевых червей функционирует как своеобразный «конвейер» по образованию и переработке почвенного гумуса. Но при этом дождевые черви распространены в почве довольно неоднородно, что обусловлено особенностями их биологии развития и онтогенетической стадией (Чекановская, 1960): молодь, как правило, обитает ближе к поверхности, где происходила откладка коконов, взрослые особи зарываются в глубину, которая, в свою очередь, может быть ограничена особенностями типа почвы. По сути, дождевые черви определенной жизненной формы на разных онтогенетических стадиях осуществляют свои функции в разных слоях почвы, что представляет интерес с точки зрения изучения их

почвообразующей деятельности. Однако лишь в немногих работах было изучено вертикальное распределение дождевых червей в почве (Балуев, 1950; Горизонтова, 1957; Козулько, 1998).

Особое место в изучении лесных экосистем отводится лесной мозаичности, то есть структурной неоднородности даже в пределах одного типа леса, обусловленной наличием отдельных микросайтов (микроместообитаний): подкроновых и межкroновых пространств и «окон» — больших прорывов в полог (Смирнова, 1998). Каждый микросайт имеет свою специфику, например, в «окнах» и межкroновых пространствах светолюбивые виды растений замещают теневыносливые, которые присущи подкroновым пространствам. При образовании микросайтов деятельностью животных, нередко значительные изменения претерпевает не только растительность, но и лесная почва (Смирнова, 1998; Dobson et al., 2020; Reed et al., 2023). Исследования, посвященные почвенным и подстилочным беспозвоночным в лесах, не раз показывали, насколько различным может быть их население в зависимости от обитания в определенном микросайте, что также объясняется совокупностью его экологических особенностей. Поэтому подход к изучению сообществ дождевых червей с учетом микросайтной организации леса позволяет не только дать оценку их функциональному разнообразию, но и объяснить неоднородность их распределения (Гончаров, 2014; Гераськина, 2022).

Изучая лесные экосистемы, невозможно обойти стороной валежник, который одновременно представляет собой депо углерода, субстрат для произрастания растительности и среду обитания для многих животных (Луговая и др., 2013; Бергман, Воробейчик, 2017; Гераськина и др., 2020). Часто среди обитателей валежника встречаются дождевые черви, которые, как и в почве, формируют в нем особые комплексы жизненных форм в зависимости от вида дерева и стадии разложения (Гераськина, 2016б; Гераськина, Шевченко, 2018; Ермолов, 2020). Некоторые исследования показали, что комплекс дождевых червей, в зависимости от структуры и

состава, можно рассматривать как индикатор при зоологическом подходе к классификации стадий разложения валежника (Koosh, 2012; Гераськина, 2016г). Тем не менее, 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, а также проводились без учета влияния неблагоприятных абиотических факторов. Одним из лимитирующих факторов для дождевых червей считается засуха (Кошманова, 2008; Plum, Filser, 2005; Singh et al., 2019), поскольку 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 жизненных форм выработались различные приспособления к переживанию засухи: миграции во влажные понижения рельефа (Анциферова и др., 2022), диапауза (Роднянская, 1957; McDaniel et al., 2013), увеличение в тканях концентрации аланина — аминокислоты-осмолита, защищающего жидкости организма от стрессовых воздействий (Holmstrup et al., 2016), поддержание гомеостаза за счет метаболической воды, изменение частоты дыхания (Берман и др., 2002; Кудряшева, 2003). Но упомянутые исследования были посвящены выживанию дождевых червей во время засухи только в почве, в то время как комплексы дождевых червей, населяющие валежник, остаются неизученными. Отсюда следует научный вопрос: насколько валежник пригоден для обитания дождевых червей в период засухи и какие изменения претерпевает населяющий его комплекс дождевых червей.

Лесные экосистемы многих регионов России были изучены на предмет дождевых червей с использованием различных подходов. В настоящее время наиболее исследованными в этом плане считаются Средняя полоса России (Перель, 1958; Всеволодова-Перель, Надточий, 1992; Пенев и др., 1994; Гераськина, 2016а, б, в), Урал (Воробейчик и др., 2018, 2020), Северо-

Западный и Центральный Кавказ (Рапопорт, 2010а, б; Гераськина, Шевченко, 2018), Дальний Восток (Ганин, 1994, 2013а, б, 2014; Geraskina, Kuprin, 2021). В Сибирском округе дождевых червей изучали в разных аспектах в Омской, Томской, Кемеровской, Иркутской областях и в Красноярском крае (Голованова, 2003; Козлов, 2003; Бессолицина, 2013; Заушинцена и др., 2014), в то время как целенаправленное исследование дождевых червей в лесах было проведено только на Алтае в лесах Западного Саяна (Перель, 1994). На территории Новосибирской области, в частности в лесостепном Приобье, которое считается наиболее сложным, разнообразным и насыщенным природным комплексом региона, подобных исследований до недавнего времени не проводили.

Цель и задачи.

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.

Для достижения цели были поставлены следующие 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 (см. Приложение 1, 2). 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.

Методология и методы исследования.

Преобладающие группы типов леса в лесостепном Приобье Новосибирской области были выделены согласно региональным

классификациям (Лапшина, 1963; Таран и др., 1979). Почвенно-зоологические исследования проводили с помощью стандартной методики М.С. Гилярова в предложении И.В. Стебаева с учетом специфики региона (Методы..., 1975; Стебаев, Колпаков, 1995). Виды и жизненные формы дождевых червей определены по внешним морфологическим признакам, согласно классификациям Т.С. Всеволодовой-Перель (1979, 1997), в ряде случаев дополнительно были использованы данные молекулярно-генетических исследований С.В. Шеховцова. Статистическая обработка данных проведена с использованием общепринятых параметрических и непараметрических методов (ANOVA, критерий Краскела-Уоллиса и т.д.).

В данной работе мы используем понятие **комплекс дождевых червей**, под которым подразумевается совокупность всех дождевых червей, населяющих конкретный биогеоценоз или микросайт (Гераськина, 2016). В свою очередь каждый комплекс имеет свою **структуру и состав**. Под **структурой** комплекса мы подразумеваем количество и долевое соотношение жизненных форм дождевых червей, его составляющих, а под **составом** — разнообразие видов, относящихся к той или иной жизненной форме. Комплексы могут иметь сходную структуру, но при этом значительно различаться по видовому составу. Анализ вертикального распределения дождевых червей в почве проведен с авторским подходом — в качестве основных характеристик комплексов нами рассматривались жизненная форма, онтогенетическая стадия, плотность населения и биомасса.

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, 27-30 октября 2020); IV Всероссийская молодежная научная школа-конференция «Молодежь и наука на Севере – 2022» (Сыктывкар, 21-25 марта 2022); V Всероссийская научная конференция «Научные основы устойчивого управления лесами, посвященная 30-летию ЦЭПЛ РАН» (Москва, 25-29 апреля 2022); XIX Всероссийское совещание по почвенной зоологии (Улан-Удэ, 15-19 августа 2022); XXX Всероссийская молодежная научная конференция «Актуальные проблемы биологии и экологии» (с элементами научной школы) (Сыктывкар, 20-24 марта 2023); Всероссийская конференция молодых ученых «Экология: факты, гипотезы, модели» (Екатеринбург, 17–21 апреля 2023); XXXIII Научно-практическая конференция «Биологические науки в школе и вузе» (Смоленск, 1 ноября 2023); XXXI Всероссийская молодежная научная конференция «Актуальные проблемы биологии и экологии» (с элементами научной школы) (Сыктывкар, 18-22 марта 2024); Всероссийская научная конференция с международным участием «Продуктивность лесов в условиях

меняющегося климата, посвященная 100-летию со дня рождения Н.И. Казиминова» (Петрозаводск, 2-7 сентября 2024). Также результаты работы обсуждались в ходе промежуточных отчетов во время обучения в аспирантуре ЦЭПЛ РАН в 2020-2024 годах.

Публикации.

По материалам диссертации опубликовано 4 статьи в изданиях, рекомендованных ВАК, два из которых также индексируются в базах данных Web of Science/Scopus, и 8 тезисов в сборниках материалов конференций.

Личный вклад автора.

Автор лично проводил учеты дождевых червей на протяжении всего периода исследования: отбор почвенно-зоологических проб, фиксацию, определение и взвешивание собранного материала, статистическую обработку полученных данных. Также автором были отобраны образцы лесной подстилки и почвы, осуществлена их первичная пробоподготовка перед химическим анализом, и проведен 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, старшему научному сотруднику ЦЭПЛ РАН Гераськиной Анне Петровне — за многочисленные консультации, полезные советы, доброе отношение, помощь и поддержку на всех этапах работы. Автор благодарит сотрудников ЦЭПЛ РАН Лукину Н.В., Шевченко Н.Е., Кузнецову А.И., Тебенькову Д.Н., Каганова В.В., Горнова А.В. и всех сотрудников Лаборатории климаторегулирующих функций лесов за интерес к теме исследования и помощь в решении научно-технических

вопросов. Автор выражает глубокую признательность Браславской Т.Ю. (ЦЭПЛ РАН), Шашкову М.П. и Ивановой Н.В. (ИМПБ РАН) за помощь в поиске литературных источников, Карелину Д.В. и Почикалову А.В. (ИГ РАН) за помощь в проведении химического анализа почвы.

Отдельную благодарность автор выражает коллегам из Новосибирска: Молодцову В.В. и Ким-Кашменской М.Н. (НГУ) — своим первым учителям и наставникам, под руководством которых начинались работы по данной теме, Юдкину В.А. (ИСиЭЖ СО РАН, НГУ) за живой интерес к работе и организацию выездов при сборе материала, Шеховцову С.В. (ИЦиГ СО РАН) за сотрудничество и знакомство с генетическим разнообразием дождевых червей Западной Сибири, Дашкевич Н.Ф. (турбаза НГУ) за организацию проживания в окрестностях д. Бурмистрово.

Также автор выражает благодарность студентам НГУ и МГУ Адамовской А.В., Зинченко Д.И., Ларичевой М.С., Агафоновой П.А., Морозовой Н.Д. за проявленный интерес к изучению дождевых червей и поддержание энтузиазма к продолжению исследований.

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).

Глава 1. Обзор литературы

1.1 Становление и разнообразие экологических классификаций дождевых червей

Еще со времен глубокой древности дождевые черви (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) стали привлекать внимание первых исследователей природы. Так Аристотель обратил внимание на важную роль дождевых червей в повышении плодородия почвы и называл их «кишечником земли», а в древнем Китае червей за это прозвали «ангелами почвы» (Гераськина, 2016а). Во времена Средневековья и Нового времени дождевые черви нередко описывались в трудах философов-натуралистов, пытавшихся составить систему животного мира. Но тогда дождевых червей долгое время считали насекомыми с особыми анатомическими чертами, пока К. Линней в 1735 году не выделил их в отдельный класс своей системы животных (6-й класс – «черви») (Чеснова, Стриганова, 1999).

Одним из первых научное описание образа жизни дождевых червей и их почвообразовательной деятельности дал Ч. Дарвин в своей известной работе «Образование растительного слоя земли деятельностью дождевых червей и наблюдение над их образом жизни». В течение 50 лет им было проведено множество лабораторных экспериментов и наблюдений в природе, которые позволили выявить особенности роющей деятельности, поведения, физиологии, пищевых предпочтений дождевых червей и продемонстрировали их экологическую функцию как организмов-редуцентов и гумусообразователей. Именно Дарвин указал, что дождевые черви, изменяют природные условия своей среды обитания, так как преобразуют растительный опад не только механически, но и химически, создавая гумусовые вещества (Дарвин..., 1936). Подобное исследование проводил и современник Дарвина — немецкий зоолог В. Гензен, который подробно

описал процесс разложения листовенной подстилки дождевыми червями и изучил строение их ходов (Чеснова, Стриганова, 1999).

Так было положено начало дальнейшим исследованиям, посвященным дождевым червям, проведенным в том числе и в России. Одной из первых отечественных работ было сочинение почвоведом А.И. Полимпсестова (1882), который утверждал, что в почвообразовательных процессах помимо дождевых червей важную роль играют и другие беспозвоночные. Сведения о почвообразовательной деятельности дождевых червей были существенно дополнены работами П.Е. Мюллера (Muller, 1887), П.А. Костычева (1889), Г.Н. Высоцкого (1900), Н.А. Димо (1938). Особо следует упомянуть вклад М.С. Гилярова, под руководством которого проводились исследования взаимодействия дождевых червей с комплексами других беспозвоночных в разных почвенных условиях (Гиляров, 1951; Гиляров, Стриганова, 1978), что позволило создать универсальные методы зоологической диагностики почв, который по сей день применяется в почвенно-зоологических исследованиях (Гиляров, 1965; Методы..., 1975).

1.1.1 «Классические» морфо-экологические классификации дождевых червей

До второй половины XX века дождевые черви считались экологически однородной группой, поскольку ранее исследователей больше интересовали вопросы их таксономии, главным образом создание родовой системы Lumbricidae и других семейств. Кратко упомянем, что составление таксономической классификации дождевых червей, берет свое начало в конце XIX – начале XX века и продолжается до настоящего времени. В этот период было создано несколько родových систем на основе комбинаций признаков внешнего и внутреннего строения разных видов дождевых червей. Наиболее известные классификации предлагали Г. Эйзен, Д. Роза, В. Михаэльсен, В. Поп, П. Омодео, М. Буше (Перель, Семенова, 1968; Перель, 1979). Из

отечественных зоологов в этот период морфологией и таксономией дождевых червей занимались П.Г. Светлов, И.И. Малевич. Почти все классификации упомянутых авторов строились по общему принципу: рода выделяли по особенностям внутреннего строения половой системы, а виды — по внешним морфологическим признакам (Малевич, 1950; Чекановская, 1960). Принципиально новый подход к родовой системе дождевых червей был предложен в 1970-х годах: американский зоолог Г. Гейтс впервые в качестве таксономического признака стал рассматривать форму нефридиальных пузырей, а выдающийся советский и российский люмбриколог-систематик Т.С. Всеволодова-Перель дополнила его идеи данными об ориентации нефридиальных пузырей относительно головного конца червя и изменением их формы в разных сегментах тела у некоторых видов (Перель, 1979; Всеволодова-Перель, 1997). В настоящее время в систематике дождевых червей активно стали использоваться данные молекулярно-биологических исследований. Венгерский зоолог Ч. Чузди при сопоставлении морфо-анатомических описаний с результатами филогенетического анализа выделил эндемичный монотипический род *Rhiphaeodrilus* из рода *Perelia* и упразднил род *Dendrodrilus*, включив его в род *Bimastos* (Csuzdi, Pavlíček, 2005; Csuzdi et al., 2017).

Со временем накопленные данные об особенностях образа жизни дождевых червей и неоднородности их роли в почвообразовательных процессах привели к выводу, что среди дождевых червей существует несколько экологических групп.

Первые, не очень удачные попытки выделить экологические группы видов дождевых червей были предприняты В.К. Балуевым и Д. Вильке, которые главным образом учитывали особенности их вертикального распределения в почве, а также пигментацию и способность к диапаузе (Балуев, 1950; Wilcke, 1953). Дальнейшие исследования показали, что дождевые черви также различаются по способу питания: среди них можно выделить так называемых «гумусообразователей», питающихся

слаборазложившимися растительными остатками на поверхности почвы, и «гумусопотребителей», которые питаются почвенным перегноем (Franz, 1950, цит. по: Перель, 1975).

В 1972 году французский исследователь М. Буше предложил морфо-экологическую классификацию семейства Lumbricidae, которая до сих пор используется в зарубежной литературе. Он разделил дождевых червей на три группы по так называемым «экологическим стратегиям»: *epigeic* — черви, обитающие в подстилке и питающиеся ей; *anecic* — крупные черви, проникающие глубоко в почву по вертикальным ходам, но питающиеся подстилкой на поверхности; *endogeic* — черви, обитающие непосредственно в почве и питающиеся перегноем в гумусовом горизонте (Bouche, 1972; Fründ et al., 2010; Fierer, 2019).

В отечественной литературе используется морфо-экологическая классификация дождевых червей семейства Lumbricidae, разработанная Т.С. Всеволодова-Перель в 1975 году после продолжительных лабораторных исследований и наблюдений в природе. Данная классификация построена на основе сопоставления анатомо-морфологических и физиологических признаков (строение тифлозоля, форма головной лопасти, сечение тела и др.) с экологическими особенностями. Также именно в этой классификации морфо-экологическая группа дождевых червей, образованная видами из разных родов, которые населяют одну экологическую нишу и имеют признаки глубокого конвергентного сходства, была обозначена как *жизненная форма* (Перель, 1975). Все представители семейства были разделены на два больших *морфо-экологических типа* в зависимости от характера питания (на поверхности или в гумусовом горизонте), в каждом из которых выделено несколько *морфо-экологических групп*, согласно их вертикальному распределению в почве (подстилочные, почвенно-подстилочные, собственно-почвенные разных ярусов), а также подгруппы амфибиотических форм, включающие виды, жизненный цикл которых связан с водной средой (Перель, 1975, 1979). По сравнению с зарубежными

вариантами, морфо-экологическая классификация Т.С. Всеволодова-Перель более подробная. В ней впервые была обособлена группа почвенно-подстилочных дождевых червей, которую до этого объединяли с подстилочными червями. В отличие от последних эта жизненная форма хоть и питается на поверхности, но обитает преимущественно в верхних слоях почвы, редко уходя на глубину более 15-20 см. По своей экологической функции почвенно-подстилочные формы дождевых червей иногда рассматривают как аналог норных, но они отличаются от таковых по глубинам обитания в почве и степени адаптации к разным режимам влажности: почвенно-подстилочные виды более влаголюбивы и встречаются даже в заболоченных почвах, норные черви лучше приспособлены к перенесению периодической засухи (Перель, 1979; Lemtiri et al., 2014; Аккумуляция..., 2018). Также эта классификация нашла применение в оценке зонального распределения дождевых червей (тундру и северную тайгу населяют только подстилочные и почвенно-подстилочные черви, степи — собственно-почвенные черви, смешанные и широколиственные леса — почти все жизненные формы) и позволила выделить основные направления эволюции семейства Lumbricidae (Перель, 1975). В 2016 году А.П. Гераськиной было введено понятие *полночленный комплекс дождевых червей*, обозначающий присутствие дождевых червей всех жизненных форм в конкретном биотопе (Гераськина, 2016а).

1.1.2 Попытки пересмотра систем жизненных форм дождевых червей

Впоследствии, в зарубежных классификациях также были предприняты попытки «раздробить» крупные экологические группы червей на узкоспециализированные. В 1977 году М. Буше, основываясь на собственных наблюдениях и экспериментах, выделил промежуточные экологические группы дождевых червей: *epi-endogeic*, *epi-anecic*, *endo-anecic*, *intermediate* (Bouche, 1977). В конце 1990-х и начале 2000-х годов возникла идея выделить

«подкатегории» в трех основных экологических группах, например, в группе *endogeic* были выделены подкатегории *polyhumic*, *mesohumic*, *oligohumic*, *endo-anecic* (Barois et al., 1999; Chan, 2001). Такое подразделение основано на обитании червей в почвенных горизонтах или слоях горизонта с разным содержанием органического вещества, которым они питаются, что по сути является аналогом идей Т.С. Всеволодова-Перель о выделении собственно-почвенных червей разных ярусов (верхне-, средне-, нижнеярусные) (Перель, 1975).

В 2020 году все варианты классификации М. Буше были пересмотрены оригинальным методом (Bottinelli et al., 2020): сначала был проведен обзор литературы, где упоминались экологические группы дождевых червей, предложенные Буше, как основные, так и промежуточные. Выяснилось, что разные исследователи могли относить конкретный вид дождевых червей к разным экологическим группам: например, *Lumbricus terrestris* выделяется как *anecic*, так и *epi-anecic*, а *Lumbricus rubellus* — как *epigeic*, так и *epi-endogeic* и даже *epi-anecic*. Далее, основываясь на 13 морфо-анатомических признаках, с помощью математического моделирования была составлена схема, в которой червей распределили по экологическим группам. В итоге получилась новая версия классификации экологических групп дождевых червей: так *Octolasion lacteum* (обычно упоминается как *endogeic*) был отнесен к группе *endo-anecic*, *Lumbricus terrestris* (*anecic*) обозначен как *epi-anecic*, а *Allolobophora chlorotica* — как *epi-endo-anecic* (Bottinelli et al., 2020).

Также совсем недавно была предпринята еще одна своеобразная попытка пересмотра экологических групп дождевых червей. На пашнях, залежах и в широколиственных лесах Западной Европы и Северной Америки изучали трофическую активность 10 видов дождевых червей с применением изотопного анализа ($\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$). В итоге было выделено 9 так называемых изотопных ниш, черви в которых питаются органикой разной степени разложения — от опавших листьев до почвенного гумуса, сильно обогащенного микроорганизмами-деструкторами; также по своим пищевым

предпочтениям обнаружены черви «генералисты» и «специалисты». Однако вопрос о применении данного метода к прочим семействам и видам дождевых червей, получении схожих ниш в других географических регионах и допустимом обобщении результатов остается открытым (Chang et al., 2023).

1.1.3 Внутривидовой и функциональный полиморфизм дождевых червей

Важно отметить, что представители различных жизненных форм (экологических групп) дождевых червей могут встречаться не только в пределах одного рода, но также в пределах вида или подвида.

Г.Н. Ганин при изучении дальневосточного эндемика *Drawida ghilarovi* Gates 1969 (сем. Moniligastridae) установил, что особи этого вида представлены двумя жизненными формами, различающимися цветом пигментации и особенностями экологии. Черви, обитающие на лугах и болотах, являются почвенно-подстилочными, имеют черную окраску и факультативную диапаузу; лесные черви — это норная форма с коричневатой окраской и облигатной диапаузой (Ганин, 2013а,б; Ганин и др., 2014). Однако при дальнейшем исследовании филогении выделенных форм методами молекулярной биологии, выяснилось, что лесные норные черви *Drawida ghilarovi* подразделяются на десять отдельных генетических линий, которые гипотетически могут являться разными видами, а черная почвенно-подстилочная лугово-болотная форма представляет собой новый вид (Zhang et al., 2020).

Полиморфным также оказался и кавказский эндемик *Dendrobaena schmidtii* Michaelsen, 1907. Полагают, что в пределах вида встречаются подстилочные, почвенно-подстилочные и собственно-почвенные жизненные формы (Rapoport, 2009), так как особи, собранные в разных регионах Кавказа, значительно различались по размерам тела, интенсивности пигментации, степени развитости железистых полей и глубине проникновения в почву. Для

D. schmidtii также выделено две генетических линии, различия в которых сопоставимы с внешней морфологией (Шеховцов и др., 2020б).

Неожиданным было обнаружение ярко выраженного полиморфизма у собственно-почвенного космополита *A. caliginosa* при исследовании популяций данного вида на территориях Украины и Беларуси. У червей из разных популяций наблюдали существенные различия в размерах взрослых особей, разнообразные вариации пигментации тела и пояса: от светло-серой и розовой до бурой и желто-оранжевой (Межжерин и др., 2018; Shekhovtsov et al., 2023). Примечательно, что на территории России в Сибири и на Урале полиморфизма у *A. caliginosa* не наблюдалось, он был частично отмечен лишь в некоторых регионах Центральной России (Шеховцов и др., 2017; Ермолов, личное сообщение). С.В. Шеховцовым и коллегами было изучено генетическое разнообразие *A. caliginosa* на территории России и Республики Беларусь: в России были отмечены несколько генетических линий данного вида, а морфологическое разнообразие белорусских червей частично сопоставимо с принадлежностью к определенной генетической линии (Шеховцов и др., 2017; Shekhovtsov et al., 2021).

Иногда в пределах одного вида могут существовать несколько генетических линий, а морфологические различия между ними выражены слабо или отсутствуют вовсе. Когда в Великобритании изучали генетику европейских космополитов *Aporrectodea longa*, *Aporrectodea rosea*, *Allolobophora chlorotica*, и *Lumbricus rubellus*, то у некоторых из них была обнаружена высокая дивергенция (более 14%) нуклеотидных последовательностей митохондриального гена *cox1*. У вида *Al. chlorotica*, представленного двумя различающимися по окраске формами, было выделено 35 гаплотипов для формы с розовой пигментацией и 20 для формы с зеленой пигментацией (King et al., 2008). Впоследствии возникла необходимость использовать не только митохондриальные, но и ядерные маркеры, так как по гену 16S р-РНК в пределах данного вида было выявлено только пять сильно расходящихся линий (King et al., 2008). Похожие

результаты в различии данных по разным генам были обнаружены польскими исследователями и у *L. rubellus* (Giska et al., 2015). При этом на территории бывшего СССР данные виды представлены только одной линией (Шеховцов, личное сообщ.).

1.1.4 Классификации дождевых червей по условиям обитания

Помимо классификаций жизненных форм Lumbricidae, упомянутых выше, исследователями также были предложены другие варианты выделения экологических групп дождевых червей, основанные на их взаимосвязи с каким-либо абиотическим фактором.

Одним из удачных примеров является классификация дождевых червей по холодоустойчивости, разработанная Д.И. Берманом, А.Н. Лейрих и Е.Н. Мещеряковой (Мещерякова, 2011; Лейрих, 2012). Получены следующие три группы: виды, устойчивые к отрицательным температурам в фазе червя и кокона; виды, устойчивые к отрицательным температурам только в фазе кокона; виды, неустойчивые к температурам ниже -1°C ни на одной из фаз онтогенеза. Так как холодоустойчивость обусловлена физиологическими особенностями конкретного вида, то в каждую группу вошли представители различных жизненных форм, поэтому четкой связи между холодоустойчивостью дождевых червей и их принадлежностью к жизненной форме нет (Берман, Лейрих, 1985; Мещерякова, 2011).

Весьма интересна классификация дождевых червей по их отношению к влажности почвы, предложенная О.В. Жуковым и коллегами, в которой выделены группы *мезофилов*, *гигрофилов* и *ультрагигрофилов* (Жуков и др., 2007; Кунах и др., 2010). Однако данная классификация тоже лишь отчасти соотносится с системой жизненных форм Перель или Буше: например, к ультрагигрофилам можно отнести все подгруппы амфибиотических червей, а виды, относящиеся к остальным жизненным формам, распределяются между гигрофилами и мезофилами. Тем не менее, Жуков показал возможность

применения предложенной им системы в зооиндикации при оценке степени увлажнения почвы с помощью комплекса дождевых червей (Жуков, 2004).

Дождевых червей возможно рассматривать в качестве индикаторов кислотности почвы (Зоологический метод..., 1965). Так в экспериментах А.И. Зражевского было доказано влияние на дождевых червей аниона определенной кислоты, формирующей рН почвы (Зражевский 1957). В работах О.П. Атлавините сопоставлены численность и встречаемость разных видов дождевых червей с величиной рН почвы, и показано, что некоторые виды дождевых червей не имеют предпочтений к определенной величине рН, например, *A. caliginosa*, в то время как другие наиболее массово встречаются в кислых почвах (*D. octaedra*) или предпочитают нейтральные и слабощелочные почвы (*E. fetida*). (Атлавините, 1960, 1975). Ранее исследования Р. Бальцера показали, что типы почв с разным значением рН населены разными видами и комплексами жизненных форм дождевых червей, то есть по преобладанию определенного вида можно предположить реакцию почвы: например, *L. rubellus* населяет кислые и слабокислые почвы, *A. caliginosa* и *A. rosea* — слабокислые и нейтральные, *O. lacteum* — нейтральные и щелочные (Baltzer, 1955). Однако рН является далеко не единственной характеристикой, определяющей пригодность почвы для обитания дождевых червей, поэтому необходимо принимать во внимание и другие почвенные факторы: влажность, содержание органического вещества, азота, кальция и других макро- и микроэлементов (Ivask et al., 2006). Тем не менее, рН почвы, измененный антропогенным воздействием, нередко становится единственным лимитирующим фактором для дождевых червей. Эксперименты, проведенные в Китае, показали, что в районах с частыми кислотными дождями популяции дождевых червей находятся под угрозой полного вымирания, так как черви не способны выживать в почве с рН=2 и ниже (Zhang et al., 2015).

1.2 Подходы к изучению дождевых червей в лесных экосистемах: от инвентаризации населения к функциональной экологии

Одним из наиболее благоприятных биотопов для дождевых червей считаются лесные экосистемы. В большинстве облесенных наземных биомов фаунистические комплексы дождевых червей сформировались в зависимости от специфики типов почвы видового состава растительности и климатических условий. К примеру, весьма разнообразные комплексы сосредоточены в тропических и субтропических лесах, где обитают несколько семейств и десятки видов дождевых червей (Bhadauria, Ramakrishnan, 1991; Fragoso, Lavelle, 1992), в то время как леса умеренных широт в большинстве случаев населяют представители только семейства Lumbricidae (Zicsi, 1983; Kula, Švarc, 2012; Перель, 1979; Гераськина, 2016б). Дождевые черви могут встречаться в лесах единично, а могут достигать настолько высокой численности, что их значительное участие в различных цепях и сетях питания, по большей части детритных, а также роль в трансформации органического вещества почвы позволяют считать их «экосистемными инженерами» (Lavelle et al., 1997; Jouquet et al., 2006).

Изучение дождевых червей, как компонента зооценозов лесных экосистем, берет свое начало со времен становления почвенной зоологии самостоятельной наукой в конце 1930-х годов. Первые исследования по большей части были посвящены инвентаризация всего комплекса почвенных беспозвоночных в разных типах леса. Тем не менее, в них была дана сравнительная оценка плотности населения и биомассы крупных таксонов, среди которых на дождевых червей приходилось около 50–72 % от общей биомассы населения. Но ввиду многочисленных разногласий по поводу систематики, точное определение видов в тот период было затруднительным (Шиперович, 1937, 1939). Такие работы в большом количестве проводили до второй половины 1950-х годов, что было связано с накоплением данных о фаунистическом разнообразии дождевых червей и выявлении четких

таксономических признаков для определения их родов и видов (Малевич, 1950, 1959). В дальнейшем, когда научный интерес к дождевым червям стал больше смещаться в сторону экологии, нежели систематики, были предприняты первые попытки обосновать биотопическую приуроченность дождевых червей, в том числе в лесных экосистемах.

Следует упомянуть ряд отечественных исследований, посвященных поиску взаимосвязей почвообитающих беспозвоночных с различными экологическими факторами лесных экосистем, особое место в которых отводили дождевым червям. К.А. Гаврилов разрабатывал идею о влиянии древесных растений на почвенную биоту, причем не только на фауну, но и микрофлору. В дубовых, березовых, сосновых, еловых и лиственничных насаждениях им была проведена максимально подробная инвентаризация почвенной биоты, по результатам которой установили, что рассматриваемые насаждения заметно различаются по количеству аэробных, анаэробных бактерий и плесневых грибов в почве, группировкам почвенных водорослей и простейших, и по разнообразию почвенной фауны, в том числе по видовому составу дождевых червей (Гаврилов, 1950). Изучению фауны лесных почв на территории Беларуси Л.А. Зиновьевой демонстрирует сравнительный анализ населения сообществ и поиски причинно-следственной связи между такими параметрами сообществ дождевых червей и типов леса, как плотность населения и биомасса, состав подстилки, pH и температура почвы, и мощность гумусового горизонта (Зиновьева, 1955). Исследования И.И. Малевича и ранние работы Т.С. Всеволодовой-Перель показали, что в лиственных и хвойных лесах разного возраста, происхождения и типа обитает свой характерный комплекс дождевых червей, а их эксперименты по изучению специфики питания разных видов дождевых червей лесным опадом в дальнейшем были использованы при создании классификации жизненных форм (Гаврилов, Перель, 1958; Малевич, Перель, 1958; Перель, 1958; Перель, 1959). Самостоятельные исследования Т.С. Всеволодовой-Перель в лесах разных регионов СССР были посвящены

биотопическому распределению дождевых червей и сосредоточены на подробном анатомо-морфологическом описании таксономических признаков новых видов (Перель, 1962, 1964, 1967). Но в дальнейшем при ее участии в совместных работах с лесоведами и почвоведомы были приняты попытки связать почвенную зоологию с классификацией и номенклатурой типов леса и сопоставить фитоценотические признаки лесов с составом почвенной фауны. Показано, что в рядах широколиственно-еловых зональных и аэональных лесов сокращается доля собственно-почвенных червей и увеличивается доля почвенно-подстилочных и подстилочных. Таким образом комплексы дождевых червей стали рассматривать как один из индикаторов при разграничении лесных биогеоценозов (Перель, Уткин, 1972). А изучение структуры комплексов дождевых червей лесостепных дубрав, позволило оценить влияние на них вырубок и смены древесной породы, а также сформировать некоторые рекомендации по лесовосстановительным работам для сохранения почвенной фауны (Всеволодова-Перель, Надточий, 1992; Всеволодова-Перель и др., 1997). В тот же период в дубравах Русской равнины Л.Д. Пенев проводил вместе с коллегами собственные исследования люмбрикофауны, результатом которых стала классификация сообществ дождевых червей как индикаторных видов с помощью оригинального метода TWINSPLAN (присутствие-отсутствие видов) и выявление региональных факторов, ограничивающих распространение дождевых червей в дубравах разных типов (Пенев и др., 1994). Яркий пример биотопической приуроченности дождевых червей к разным типам леса в широтно-зональном градиенте — исследования, проведенные в Республике Коми с 1970-х по 2000-е годы, которые продемонстрировали, как изменяются видовой состав и комплексы жизненных форм дождевых червей в направлении от южной до крайнесеверной тайги. (Крылова и др., 2011). Во многих исследованиях акцент был сделан на физико-химических свойствах лесных почв и протекающих в них процессах. И.Х. Шарова при изучении почвенной фауны в разных типах мелколиственных и широколиственных лесов Подмосковья

обнаружила зависимость состава населения дождевых червей от их режима увлажнения и гумусированности лесных почв (Шарова, 1970). Довольно интересны работы, проведенные в гидрологических рядах лесов: например, при разных режимах заболачивания в ельниках и сосняках существенно различаются показатели численности дождевых червей — в проточном ряду заболачивания дождевые черви встречаются в почве немногочисленно, в слабопроточном единичны на кочках, а в застойном отсутствуют полностью, что также обусловлено значительным увеличением кислотности почвы при переходя от ряда к ряду. При переходе от сосняка лишайникового к сосняку чернично-зеленомошному наблюдается постепенное увеличение численности единственного населяющего их дождевого червя *Dendrobaena octaedra*, что прямо пропорционально увеличению влажности и возрастанию мощности подстилки. В заболоченном сфагновом сосняке дождевые черви полностью отсутствовали (Козловская, 1959; Матвеева и др., 1984).

Подобные исследования были проведены во многих зарубежных странах. Например, А. Зичи описал состав комплексов дождевых червей для разных типов широколиственных лесов Центральной и Юго-Восточной Европы, уделяя особое внимание норным червям, среди которых были эндемичные виды, а также изучал их пищевые предпочтения в зависимости от состава лесной подстилки и на основании полученных данных разрабатывал рекомендации по выбору пород деревьев для лесопосадочных мероприятий (Zicsi, 1983). В лесах Чехии была проведена «группировка древостоев» в зависимости от преобладания определенных видов дождевых червей: одни группы видов обильно населяют формации ели, березы, лиственницы и рябины, другие — лиственницы и сосны, третьи — бука, ольхи и частично голубой ели (Kula, Švarc, 2012). Численность и биомассу дождевых червей в некоторых исследованиях пытались использовать в качестве индикатора оценки различных способов ведения лесного хозяйства, например, при выборе оптимальных лесозаготовительных работ, или сравнении результатов лесовосстановительных работ с естественным

облесением безлесных территорий. В дубравах Ирана на участках с разной степенью антропогенной нарушенности наличие или отсутствие дождевых червей напрямую зависело от изменений таких физико-химических характеристик почвы, как влажность, pH, плотность, содержание глины, а также степени сомкнутости древесных крон (Heydari et al., 2014). На востоке и западе Исландии сравнивали особенности населения дождевых червей вересковых пустошей с естественными и искусственно созданными лесами. Значимых различий в характеристиках популяций дождевых червей между пустошами и лесами в целом обнаружено не было, однако плотность населения и видовой состав популяций дождевых червей существенно различались в искусственных насаждениях хвойных и коренных лиственных лесах, что было обусловлено содержанием азота в почве и количеством однодольных растений, «сопутствующих» деревьям (Sigurdsson, Gudleifsson, 2013). В Индии изучали динамику популяций дождевых червей в разновозрастных лесонасаждениях сосны и климаксом широколиственном лесу, учитывая pH, температуру и влажность почвы, в результате чего были выявлены виды-стенобионты и виды-эврибионты, которых возможно использовать в биологической мелиорации лесных почв в разные сезоны года (Bhadauria, Ramakrishnan, 1991). Незаменимую роль дождевых червей в почвах влажных тропических лесов подтвердили исследования в Малайзии: структура копролитов местных очень крупных видов норных червей намного «прочнее» связывает соединения азота, чем лесная почва, из которой они быстро вымываются осадками и ручьями, дренирующими леса, что способствует снижению содержания реминерализованного азота и замыкает цикл от разложения опавших листьев до усвоения их соединений корнями деревьев (Johnson et al., 2012).

Биотопическое распределение дождевых червей в лесах иногда становилось предметом исследований «континентального масштаба». В ходе продолжительных исследований тропических лесов Мексики, Южной Америки, Центральной и Западной Африки и Юго-Восточной Азии, где

дождевые черви занимают третье место по численности среди почвенных беспозвоночных, были собраны большие массивы данных о климатических, почвенных и экологических характеристиках, которые позволили выявить наиболее значимые факторы для группировки сообществ дождевых червей по географическим регионам, например, обитатели «бедных» кислых почв Южной Америки или «богатых» нейтральных почв Мексики и Африки (Fragoso, Lavelle, 1992). Масштабный учет дождевых червей был проведен в лесах Европы от бореального севера до средиземноморского юга на территориях Италии, Германии, Финляндии, Польши, Румынии и Испании, показавший, что на распространенность (наличие / отсутствие), плотность населения и биомассу дождевых червей больше всего влияют состав и биомасса растительности подлеска, образующего лесную подстилку, запасы и pH лесной подстилки, соотношение C:P в подстилке и C:N в почве, для которых были рассчитаны пороговые значения, а климатические условия оказались незначительными факторами. Результаты этих исследований также возможно использовать при моделирования ареалов дождевых червей (De Wandeler et al., 2016).

Учитывая, что дождевые черви являются сапрофагами, у многих исследователей возникали идеи изучить их роль в лесных детритных пищевых цепях. Изначально были показаны различия структуры комплексов сапрофагов, в том числе дождевых червей, в почвах разных типов леса (Гиляров, Перель, 1970). Установлено, что участие дождевых червей в процессах гумификации растительных останков часто происходит в «тандеме» с другими беспозвоночными, например, мокрицами, осуществляющими только механическое разрушение, что подтверждается различиями концентраций гуминовых веществ в их экскрементах, по сравнению с червями (Стриганова, 1968). Составляя одну из частей «конвейерного» комплекса организмов-редуцентов, дождевые черви способны перерабатывать не только растительные остатки, но и экскременты других животных (многоножек, личинок) в почве и подстилке, тем самым

участвуя в процессах минерализации не только углеродных, но и азотных соединений (Всеволодова-Перель, Карпачевский, 1987). Деструктивные функции и пищевые предпочтения дождевых червей изучали с помощью «*litter bag method*» — «изолирования» растительного опада в ячеистые сетки разного диаметра (Rhea-Fournier, González, 2017). Наиболее часто метод применяли в лиственных лесах Северной Америки, где дождевые черви считаются инвазивными видами, с целью оценки скорости потребления ими лесной подстилки, образованной опадом разных видов деревьев (Tiunov et al., 2006; цит. по: Biological Invasions..., 2006; Holdsworth et al., 2008). В России исследования таким методом проводилось в дубравах лесостепи Русской равнины, что позволило подтвердить замедление процессов разложения подстилки, вследствие отсутствия к нему доступа многочисленных подстилочных червей (Всеволодова-Перель и др., 1991). Помимо качественных оценок пищевых характеристик дождевых червей проводили и количественные: Г.Н. Ганину при лабораторном содержании культур дождевых червей разных жизненных форм удалось оценить объемы потребляемого ими субстрата в зависимости от массы тела, выявить различия в питании лесных и луговых популяций и получить модели для расчета их суточных рационов, что также нашло применение в наблюдениях за динамикой органического вещества в детритных пищевых цепях (Ганин, 1994).

В свою очередь дождевые черви разных жизненных форм поддерживают существование друг друга: например, собственно-почвенные черви употребляют продукты разложения хвойного опада только в том случае, когда они обогащены копролитами почвенно-подстилочных червей (Войтехов, 2018). Также ряд экспериментов показал, что дождевые черви играют важную роль в распространении лесных почвенных грибов, причем некоторые виды почвенных грибов переносятся дождевыми червями только определенной жизненной формы, поскольку в пищеварительном тракте других форм их споры или фрагменты мицелия могут перевариться или стать для червя

патогеном (Montecchio et al., 2015). Тесная взаимосвязь существует между дождевыми червями разных жизненных форм и почвенными микроорганизмами: появление дождевых червей в лесных почвах, где они отсутствовали ранее, может увеличить микробную биомассу и изменить состав бактериального сообщества в связи с обеспечением более высокой доступности питательных веществ и витамина С в почве (Lejoly et al., 2023). В настоящее время при изучении трофических связей дождевых червей стали активно использовать метод изотопного анализа, позволяющий выделять узкоспециализированные трофические гильдии и оценивать роль источника пищи в энергетике организмов (Тиунов, 2007). С помощью этого метода был подробно исследован вклад дождевых червей в трансформации азотных соединений лесных почв (Гончаров, 2014). Изотопный анализ также применим к изучению копролитов дождевых червей, так как позволяет «проследить их путь»: из каких элементов почвы и подстилки они состоят, какие микробные сообщества развивались в них с течением времени, как происходит дальнейшее потребление копролитов растениями и/или почвенными животными (Vidal et al., 2019).

В лесных экосистемах почва и лесная подстилка являются не единственным местообитанием дождевых червей. Особую роль в изучении лесной люмбрикофауны сыграл валежник. Многие авторы выделяют его как специфический ярус напочвенного покрова, который обеспечивает депонирование углерода, вносит значительный вклад в разнообразие микромозаичной 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 ксилофаги и сапрофаги, в том числе дождевые черви (Гончаров, 2014; Гераськина и др., 2020). Валежник допустимо считать своеобразным «экотоном»: в нем встречаются как типичные обитатели лесной подстилки, так и представители

почвенной фауны, поэтому видовое и функциональное разнообразие населения валежника нередко превосходит таковое в упомянутых местообитаниях. При определенных условиях в зависимости от типа леса в валежнике формируются особые комплексы жизненных форм дождевых червей с довольно устойчивой структурой. Так в течение длительного времени северные темнохвойные леса считались практически непригодным местообитанием для дождевых червей и крайне бедным с точки зрения их видового состава (Перель, 1958, 1979). Позже было установлено, что в темнохвойных лесах (в особенности зеленомошных и чернично-зеленомошных) средней и северной тайги большая часть населения дождевых червей сосредоточена не в почве, а в валежнике, основными обитателями которого являются подстилочные и почвенно-подстилочные черви со сравнительно богатым видовым разнообразием. Валежник иногда заселяют и собственно-почвенные черви как временное местообитание для переживания неблагоприятных условий (Гераськина, 2016б, 2016в). Схожие выводы были сделаны и для других типов леса, а в местообитаниях с сильным нарушением или химическим загрязнением почвы валежник часто становился единственным местообитанием дождевых червей (Воробейчик и др., 2018).

Первоначально исследования ограничивались только фаунистическими сборами путем разбора случайно обнаруженного в лесах валежника (Чекановская, 1960). Со временем были предложены способы количественного учета плотности населения и биомассы дождевых червей на единицу объема, что позволило сравнивать полученные данные с численностью дождевых червей в почве (Koosh, 2012; Гераськина, 2016в; Воробейчик и др., 2020). В 2019 году был разработан оригинальный метод площадочного учета дождевых червей, универсальный для лесов разных типов, который позволил получать сопоставимые данные при сравнении структуры сообществ червей в почве и валежнике (Ashwood et al., 2019, 2020). В ряде работ установлено, что разнообразие видов и жизненных форм

дождевых червей в валежнике, а также их численность могут быть приурочены к виду дерева и стадии его разложения, в связи с чем дождевых червей возможно рассматривать как индикатор при классификации стадий разложения валежника (Koosh, 2012; Гераськина, 2016г; Гераськина, Шевченко, 2018). Недавние исследования в лесах Нидерландов позволили выявить предпочтения разных видов космополитных дождевых червей к валежнику конкретного вида дерева определенной стадии разложения и отследить изменения динамики их популяций при смене стадий разложения (Zuo et al., 2023). Поэтому в современной практике лесопользования рекомендуется сохранять разлагающийся валежник в лесах, поскольку его вывоз может привести к сокращению биоразнообразия дождевых червей и прочих организмов-редуцентов, что также влечет за собой нарушения в круговороте углерода и других биогенных элементов (Ashwood et al., 2020).

Помимо сказанного выше следует упомянуть, что леса являются сложным растительным сообществом, для каждого типа которого характерна структурная неоднородность, обусловленная лесной мозаичностью, то есть существованием разных микросайтов (микроместообитаний): подкроновых и межкroновых пространств и «окон» — больших прорывов в пологом. Лесные микросайты образуются в процессах преобразования почвы и растительности живыми организмами и абиогенными факторами, а также нередко являются местообитаниями для своеобразных «микропопуляций», не совсем типичных для лесных экосистем (Смирнова, 1998).

В разных лесных микросайтах часто обнаруживались существенные различия в таксономическом и функциональном разнообразии дождевых червей и прочих почвообитающих беспозвоночных. Например, даже в пределах одного типа леса «окна» значительно отличались от других микросайтов по обилию, видовому составу и структуре комплексов жизненных форм дождевых червей (Koosh, Naghverdi, 2014; Shevchenko et al., 2021; Гераськина, 2022). Однако в настоящее время таких исследований было проведено сравнительно немного и почти все они осуществлялись в

старовозрастных лесах, где наиболее выражена лесная мозаичность. Неоднократно высказывались предположения об участии дождевых червей в непосредственном формировании «окон» в широколиственных и смешанных лесах Северной Америки. Считается, что инвазивные виды дождевых червей (космополиты из Европы и Азии) интенсивно перерабатывают подстилку, значительно сокращая содержание органического углерода и азота в почве, изменяют микробный состав почв и нарушают образование арбускулярной микоризы, что приводит к недостатку питательных веществ в почве, и, как следствие, выпаданию деревьев и изменению состава травянистого яруса. В «помощь» к дождевым червям некоторые исследователи прибавляют деятельность белохвостых оленей, которые препятствуют естественному возобновлению лесов, выедая подрост деревьев на участках с инвазией червей (Bohlen et al., 2004; Dobson et al., 2020; Reed et al., 2023). Но также существует и противоположная точка зрения в виде экспериментальных работ, которые опровергают резко негативное влияние средообразующей деятельности дождевых червей, доказывая их положительное влияние на развитие лесного подроста и травянистого яруса, в частности за счет образования копролитов. Также было установлено, что наличие дождевых червей не оказывает существенного влияния на биомассу сообществ некоторых травянистых растений, типичных для лесов Северной Америки (Davalos et al., 2013; Thouvenot et al., 2021).

Таким образом к настоящему времени исследования дождевых червей в лесных экосистемах прошли путь от простой инвентаризации населения, к сложным концептуальным работам с использованием оригинальных методов учета и экспериментов, которые послужили полезным дополнением для всестороннего изучения функциональной экологии лесов.

1.3 К вопросу о вертикальном распределении дождевых червей в почве

В большинстве современных исследований вертикальное распределение дождевых червей в почве практически не рассматривается, хотя является одной из самых ключевых особенностей их образа жизни.

Первые работы, в которых подробно изучали вертикальное распределение дождевых червей в почве были проведены И.И. Малевичем в 1930–50-х годах. Они включали как обобщенные наблюдения за расселением дождевых червей в профиле почвы, например, скопление червей в верхних слоях почвы при ее переувлажнении и в нижних при пересыхании (Малевич, 1951), так и целенаправленное исследование миграций дождевых червей в профиле почвы в течение сезонов года, в том числе во время сильного промерзания почвы зимой или длительной летней засухе (Малевич, 1955). При этом почвенные пробы отбирались довольно «грубым шагом» — по 10 см от верхнего слоя, до глубины 40–50 см (а иногда и более). Поэтому большая часть полученных закономерностей выглядела следующим образом: дождевые черви обильно скапливались в слоях почвы 0–10 и 10–20 см весной, осенью и летом при отсутствии засухи, и в слоях 20–30 и 30–40 см в зимний период и летнюю засуху (Малевич, 1955). Разумеется, эти наблюдения позволили более подробно изучить образ жизни представителей семейства Lumbricidae, но, тем не менее, они не отражали специфики распределения отдельных видов, а также на тот момент не были изучены различия в распределении взрослых и ювенильных особей.

Более подробные исследования были проведены В.К. Балуховым при изучении дождевых червей в Ивановской области. Помимо описания различий комплексов дождевых червей в разных типах почвы, им была показана приуроченность разных видов дождевых червей к определенному почвенному слою. Среди видов были выделены «поверхностноживущие», «среднеярусные» и «нижнеярусные» в зависимости от преобладания в почвенном слое, а также установлено, что ювенильные (неполовозрелые)

особи разных видов в основном занимают слой почвы 0-5 см, в частности скапливаясь у корней травянистых растений (Балуев, 1950). В дальнейшем выводы Балуева оказали весомый вклад в создание классификации жизненных форм дождевых червей, но многие вопросы в изучении их вертикального распределения по-прежнему оставались не решены.

Весьма кропотливая работа была проведена М.Н. Горизонтовой и ее коллегами (1957) по руководством И.И. Малевича — изучении сезонных и годовых миграций дождевых червей с помощью оценки их вертикального распределения в почве. Теперь уже отмечали плотность населения каждого обнаруженного вида, причем как взрослых, так и ювенильных особей, а также динамику их численности в течение года и, частично, количество отложенных коконов. В результате были показаны особенности сезонных и годовых изменений двух сообществ дождевых червей, различающихся по количественным характеристикам, населяющих лесные и пойменные (овраг с ручьем) местообитания. Подобная работа была проведена В.Г. Матвеевой для лугов и полей Подмосковья (1970), однако в ней особенности сезонного вертикального распределения дождевых червей были рассмотрены в целом на уровне семейства, а полученные данные по сути подтвердили ранее сделанные выводы И.И. Малевича о сосредоточении дождевых червей в определенном слое почвы в зависимости от погодных и почвенных условий.

После создания классификации жизненных форм дождевых червей Т.С. Всеволодовой-Перель в 1975 году, подробные исследование вертикального распределения дождевых червей в почве почти не проводили. Краткие заметки встречались в некоторых исследованиях распределения численности и биомассы почвенных беспозвоночных, например, в ряде работ, проведенных на Алтае, где дождевые черви были вскользь упомянуты на уровне семейства (Гришина, 1968; Волковинцер, 1973). В разных типах леса Беловежской пущи похожими исследованиями занимался Г.А. Козулько (1996, 1998). И хотя в его данных о плотности населения педобионтов дождевые черви определены до видов, как и другие беспозвоночные, например,

представители семейств Elateridae и Tipulidae, вертикальное распределение плотности населения и биомассы почвенных беспозвоночных оценивалось только для крупных таксонов в целом. В работе Ю.Л. Кульбачко проведена оценка влияния весеннего половодья на вертикальное распределение почвенных беспозвоночных в почве прируслового вала, где дождевые черви были также определены до вида. Но их обилие и возрастная структура сравнивались только в подстилке (A_0) и слое почвы 0–10 см; кроме того, видовой состав дождевых червей в пойме оказался крайне беден, а плотность населения немногочислена (Кульбачко, 2006).

В последние десятилетия фаунистические сборы и количественные учеты дождевых червей в основном проводят разбором почвенных монолитов, глубина которых составляет ~30 см, но с учетом особенностей почвы в ряде случаев не превышает 10–15 см (Гончаров, 2014; Geraskina, Kuprin, 2021). В некоторых зарубежных работах к изучению распределения дождевых червей в почве подходят оригинальными современными методами, например, анализируя структуру и глубину ходов разных видов с помощью рентгенографии (Sapowicz et al., 2015). Тем не менее следует сделать особый акцент на том, что до сих пор не было проведено исследований вертикального распределения биомассы и плотности населения отдельных *жизненных форм* дождевых червей с учетом их *онтогенетического состояния*.

1.4 Почвенно-зоологические исследования и состояние изученности дождевых червей на юге Западной Сибири и в Новосибирской области

В 1960–70-х годах на юге Западной Сибири был проведен ряд работ по изучению видового и функционального разнообразия педобионтов, большая часть которых проходила в безлесных биогеоценозах: степях, лугах, горных системах и котловинах на территориях Республики Алтай, Алтайского края, Тувы, Хакасии и Новосибирской области под руководством И.В. Стебаева —

одного из последователей М.С. Гилярова. Объектом исследований в основном выступали личинки и имаго почвообитающих насекомых, в то время как одни из ключевых обитателей почвы — дождевые черви — были рассмотрены только на уровне семейства. Эти исследования примечательны подробной оценкой экологического и трофического разнообразия почвенных беспозвоночных каштановых почв и черноземов, анализом их вертикального распределения в почвенном профиле хребтов и котловин и изменением функционального разнообразия в градиенте катен и высотно-поясных ландшафтов (Стебаев, Волковинцер, 1964, 1968; Волковинцер, 1973). Также было изучено влияние антропогенного воздействия на сообщества педобионтов, на примере изменения трофической структуры их комплексов при сельскохозяйственном использовании черноземов (Гришина, 1968). Непосредственно научными изысканиями И.В. Стебаева было изучение животного населения и структуры биогеоценозов в стоково-геохимических системах (катенах) юга Сибири. При изучении почвенно-зоологических комплексов каштановых почв, им отмечена важная роль муравьёв, ногохвосток и чернотелок в разложении опада и распространении микроорганизмов и биогенных элементов в почве; подробно рассмотрены морфо-экологические адаптации жизненных форм различных почвенных беспозвоночных и их распределение в почве (Стебаев, 1971, 1976). Отдельные работы посвящены участию беспозвоночных животных в образовании пленочных почв и оценке их вклада в почвообразование на основе исследования экскрементов (Стебаев, 1958).

Отдельно следует упомянуть вклад в почвенную зоологию некоторых коллег, учеников и последователей И.В. Стебаева. Его супруга С.К. Стебаева известна своими многочисленными работами по изучению ногохвосток (*Collembola*), в том числе и почвенных, в разнообразных экосистемах юга Западной Сибири: облесенных и необлесенных территориях Алтае-Саянской горной системы, Кузнецкого Алатау, Салаира. Ей были описаны десятки новых видов, выделены сибирские горно-таежные эндемики, выявлены типы

ареалов и широтно-зональные группы ногохвосток, а также разработана система их жизненных форм, которая до сих пор применяется в зоологических и экологических исследованиях (Стебаева, 1970, 1976, 2011). Среди учеников И.В. Стебаева особое место занимает выдающийся эколог, специалист по экологии степей В.Г. Мордкович, которому принадлежит развитие «катенного» подхода к изучению почвенной фауны (Мордкович, 1982). Особого внимания заслуживает его книга «Зоологическая диагностика почв лесостепной и степной зон Сибири», в которой обобщены исследования почвенной мезофауны разных районов Сибири и Казахстана, в частности, биогеоэкологические исследования Барабы. С помощью кропотливого морфометрического анализа В.Г. Мордкович разработал классификацию жизненных форм жуков чернотелок (*Tenebrionidae*), а также предложил оригинальные способы диагностики, сопоставляя с характеристиками почв экологические особенности жужелиц и чернотелок (Мордкович, 1977). Также он описывал участие беспозвоночных-производителей детрита в так называемых «элементарных почвенных процессах» (ЭПП), то есть комбинаций биологических и химических явлений, которые запускаются при образовании гумуса, что позволяет диагностировать состояние почвы в разных регионах (Мордкович, 2013). Весьма оригинальные работы были проделаны В.Г. Мордковичем при изучении сезонной динамики герпето- и педобионтов в степных ландшафтах, например, исследования устойчивости и «пульсации» их агрегаций в микробиотопах, образованных полукустарничками и злаками (так называемые «системы куст-межкустье») (Мордкович, 1973). В последние годы научной деятельности И.В. Стебаев отдавал предпочтение морфо-экологическим классификациям, идеи которых развивал его ассистент В.Э. Колпаков. Так на основании особенностей строения почвообитающих личинок насекомых и их приспособлений к обитанию на разной глубине в почве с различной порозностью, ими была предложена оригинальная морфо-экологическая классификация для зоологической диагностики почв юга Сибири. Примечательна эта

классификация первыми попытками обобщения имеющихся на тот момент данных о морфологии и жизненных формах личинок и выделения так называемых «экоморф», которые предлагалось использовать в биондикации: обитающие на поверхности почвы, подстилочные формы, мезоэдафики, эуэдафики, личинки закрытых сред обитания, полиподные формы, змеевидно извивающиеся формы (Стебаев, Колпаков, 1995, 2003).

Одни из первых сводок о фаунистическом разнообразии дождевых червей в Западной Сибири были приведены Т.С. Всеволодовой-Перель во время ее многочисленных экспедиций по территории СССР с целью выявления закономерностей в зональном распределении дождевых червей, а также при пересмотре их родовой системы и описании видов с использованием в традиционной таксономии методов цитогенетики и кариосистематики (Перель, 1979; Перель, Графодатский, 1983, 1984). Примечательно, что в ходе ее исследований наибольшее внимание было уделено лесным ландшафтам, что, в свою очередь, нередко приводило к находкам новых видов. В частности, во время экспедиций на юге Западной Сибири в 1982–1984 годах ей были описаны такие виды, как *Eisenia atlavinyteae*, *Eisenia sibirica* и *Eisenia angusta*, а вместе с тем предложен определитель обитающих в Сибири представителей рода *Eisenia* (Перель, Графодатский, 1984; Перель, 1994).

Со временем фауну и экологию дождевых червей стали изучать в разных регионах Сибирского округа: в Омской, Томской, Кемеровской, Иркутской областях и Красноярском крае (Голованова, 2003; Козлов, 2003; Бессолицина, 2013; Заушинцева и др., 2014). Тем не менее, Новосибирская область долго оставалась «белым пятном» в этом вопросе, так как непосредственных исследований экологии и биологии дождевых червей не проводили до конца 2000-х годов. Целенаправленные исследования дождевых червей в регионе начались несколько лет назад с работ по кариосистематике (Kashmenskaya, Polyakov, 2008; Поляков, 2010), филогении, филогеографии и молекулярно-генетическому разнообразию (Шеховцов и др., 2016, 2017, 2020а), причем в

них рассматривались не только черви, собранные в Новосибирской области, но и в других регионах России. Затем последовало изучение видового состава, функционального разнообразия и биотопической приуроченности дождевых червей в речных долинах, лесах и антропогенно преобразованных местообитаниях отдельных районов Новосибирской области (Ермолов, 2019, 2020; Ермолов, Шеховцов, 2022; Ким-Кашменская, 2016, 2020), в результате чего были получены первые подробные сведения о люмбрикофауне данного региона.

Однако имеющиеся данные дают лишь общие представления о населении и разнообразии дождевых червей Новосибирской области, в то время как данный регион объединяет в себе несколько сложных природных комплексов, различающихся климатическими, почвенными и лесорастительными условиями, за что краеведы прозвали его «Западная Сибирь в миниатюре» (Мугако, 2008). Этот факт без сомнения подчеркивает необходимость, а также теоретическую и практическую значимость дальнейших почвенно-зоологических исследований, в том числе изучения дождевых червей.

Глава 2. Краткая характеристика исследованного региона

2.1 Почвенно-растительные условия лесостепного Приобья Новосибирской области

Территория Новосибирской области (НСО) располагается в южной части Западной Сибири. Протяженность области с севера на юг составляет 425 км, с востока на запад — 625 км, площадь: 17,776 млн га. Новосибирская область примечательна большим разнообразием природных условий и сложной мозаикой почвенного покрова. Здесь хорошо представлена широтная зональность, сменяющаяся в направлении от южной тайги до лесостепи и степи, а также вертикальная поясность в низкогорной тайге Салаира (Почвы..., 1966).

В Новосибирской области принято выделять пять природно-географических комплексов: Васюганье, Бараба, Кулунда, Приобье и Салаир (Мугако, 2008). Представленное исследование было проведено на территории лесостепного Приобья (рис. 1).



Рис. 1. Природные комплексы Новосибирской области (по Мугако, 2008)

Приобье располагается на Присалаирской дренированной равнине, включающей долину Оби, для которой характерен холмисто-увалистый рельеф, изрезанный долинами малых рек и оврагами. В центральной части комплекса выделяется группа Буготакских сопок. Формирование рельефа равнины продолжается и в настоящее время, поэтому в бассейнах местных рек наблюдаются молодые крутосклонные долины, глубоко врезаемые в днища древних, широких с пологими склонами долин. Долина Оби включает пойму и надпойменные террасы. Пойма Оби имеет хорошо выраженное строение с обособлением прирусловой, центральной и притеррасной частей. Высокие террасы Оби приподняты над поймой и тянутся вдоль долины широкой полосой, иногда простираясь на несколько десятков километров (Семендяева и др., 2010).

В ходе работы были исследованы следующие почвенные и ботанико-географические районы лесостепного Приобья Новосибирской области:

1. **Новосибирский район серых лесных почв.** Находится на правом берегу Оби восточнее Новосибирска. Имеет эрозионный сильно расчлененный рельеф, в котором преобладают **серые и темно-серые лесные почвы** с небольшим включением оподзоленных черноземов (Почвенная карта..., 2007). Светло-серые лесные почвы формируются в основном на склонах балок и долин, поросших лесом или являющихся сельскохозяйственными угодьями. В долинах рек и по балкам развиты болотные и луговые почвы. На данной территории расположен так называемый *район березовых парковых лесов* (промежуточный между черневой тайгой и лесостепью), где широко представлены мелколиственные леса и открытые пространства с травянистой растительностью. Наиболее распространенные мелколиственные леса — березняки с примесью осины (Ревердатто, 1931, цит. по: Почвы..., 1966). Флористический состав травянистых форм позволяет разделять березняки с преобладанием лугово-степных и луговых форм (ежа, клевер, вейник, пырей) и березняки с лесным

высокотравьем (горошек лесной, скерда сибирская, татарник разнолистный, борец).

2. **Район дерново-подзолистых и подзолистых почв, луговых, лугово-болотных и болотных аллювиальных почв.** Главным образом приходится на долину реки Обь, которая пересекает подзону южной тайги и зону лесостепи. В ней выделяется широкая пойма и серия надпойменных террас. Пойма выполнена преимущественно песчаными и реже илистыми аллювиальными отложениями, на которых формируются луговые и аллювиальные почвы, а в понижениях рельефа — лугово-болотные и болотные почвы. Здесь развиты пойменные луга, по мере отдаления от берега возрастает роль лугово-лесной растительности. На высоких надпойменных террасах, сложенных легкими породами, под сосновыми борами развиваются **дерново-подзолистые и подзолистые почвы** мелкого механического состава (Почвы..., 1966; Семендяева и др., 2010). Расположенный здесь ботанико-географический *район сосновых боров* сравнительно мал. Сосновые боры в основном расположены на террасах берегов Оби и её крупных притоков в местах песчаных отложений. Для этого рельефа характерно чередование грив и ложбин. Помимо распространенных боров-брусничников и разнотравно-папоротниковых боров, здесь также встречаются смешанные леса с развитым травянистым покровом (Ревердатто, 1931, цит. по: Почвы..., 1966).

Также довольно обширную часть лесостепного Приобья Новосибирской области занимает **Приобский центральный район выщелоченных черноземов** (не рассматривался в данном исследовании), расположенный на территории Приобского плато между поселками Колывань и Ордынское. Имеет эрозионный рельеф, где преобладают **выщелоченные и частично оподзоленные черноземы**. В долинах рек развиты луговые почвы, луговые солонцы и луговые аллювиальные почвы. Большая часть территории приходится на *собственно лесостепной район (приобская лугово-степная зона)*. Здесь лесные участки становятся более изреженными, увеличивается площадь открытых пространств, ландшафт в юго-западном направлении всё

больше принимает характерные черты степей. Основная растительность — злаково-бобовые луга, злаково-разнотравные луговые степи и березовые леса по склонам балок и оврагов. По днищам увлажненных балок и в заболоченных долинах рек разрастаются ивняки с травянистым покровом из гидрофильных и болотных растений. Многие безлесные территории с черноземными почвами распаханы (Кузьмина, 1948, цит. по: Почвы..., 1966).

2.2 Основные лесные формации лесостепного Приобья Новосибирской области

Для лесостепного Приобья Новосибирской области характерен сравнительно разнообразный породный состав лесов: сосна обыкновенная, кедр сибирский, лиственница, ель, пихта, береза, осина, тополь, ивы. Площадь территории, покрытой естественными лесными насаждениями, составляет 424,8 тыс. га, искусственными — 21,7 тыс. га. Наиболее преобладающими являются сосновые леса — 51 % от всех лесов, также широко распространены березовые — 34 %, менее осиновые — 11,5 %, остальные формации — 3,5 % (Таран и др., 1979).

Поскольку наше исследование было решено провести в светлохвойных и мелколиственных лесах, наиболее типичных для лесостепного Приобья Новосибирской области, то для этой цели нами были рассмотрены только сосновые и березовые леса.

Все сосновые леса лесостепного Приобья Новосибирской области по предложению И.В. Тарана (1973) сведены к 12 типам, которые объединены в 5 групп по лесорастительным условиям:

- *сосняки разнотравные* (52 % от площади сосновых лесов Приобья);
- *сосняки мшисто-ягодниковые* (44 % от площади сосновых лесов Приобья);
- *сосняки лишайниковые* (2 % от площади сосновых лесов Приобья);
- *сосняки сфагновые* (1,7 % от площади сосновых лесов Приобья);

•*сосняки травяно-болотные* (0,3 % от площади сосновых лесов Приобья).

Типологическая характеристика березовых лесов как лесостепного Приобья, так и Новосибирской области в целом считается недостаточно изученной (Таран и др., 1979). Поэтому на данный момент используются приблизительные классификации на основе предложений Г.В. Крылова (1953, 1961) и В.В. Кузьмичева (1963), согласно которым в области выделяется 9 типов лесов, объединенных в 4 группы. В свою очередь, в лесостепном Приобье было отмечено 3 группы типов леса:

•*березняки разнотравные* (74,2 % от площади березовых лесов Приобья);

•*березняки травяно-болотные* (25,5 % от площади березовых лесов Приобья);

•*березняки мишисто-ягодниковые* (0,3 % от площади березовых лесов Приобья).

Тем не менее в работе Е.И. Лапшиной (1963) дана несколько иная классификация березовых лесов лесостепи юго-востока Западной Сибири, в том числе и лесостепного Приобья Новосибирской области: поскольку довольно часто береза образует смешанные насаждения с осиной, то в этом случае следует называть лес осиново-березовым, а также все рассматриваемые леса разделять на две большие группы ассоциаций — суходольные и заболоченные, в каждой из которых приведены группы типов и типы леса, приуроченные к определенному природно-географическому региону. Также в предложениях Г.В. Крылова и В.В. Кузьмичева папоротники особо не выделяются из состав лесного разнотравья, в то время как Е.И. Лапшина делает на них отдельный акцент (Лапшина, 1963).

Таким образом сопоставив классификации Г.В. Крылова, В.В. Кузьмичева и Е.И. Лапшиной с собственными наблюдениями (см. ниже), наиболее распространенные мелколиственные леса лесостепного Приобья Новосибирской области, рассматриваемые в нашем исследовании, следует

обозначать как осиново-березовые папоротниковые леса. Наиболее распространенные светлохвойные леса региона представлены сосняками разнотравными, согласно классификации Тарана (Таран, 1973). Оба наименования — группы типов леса.

2.2.1 Сосняки разнотравные

Основу древостоя составляет сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), единично встречается береза повислая (*Betula pendula*). Подлесок и травянистый ярус образован рябиной сибирской (*Sorbus sibirica*), черемухой обыкновенной (*Padus avium*), калиной обыкновенной (*Viburnum opulus*), крушиной ломкой (*Frangula alnus*), малиной лесной (*Rubus idaeus*), шиповником майским (*Rosa majalis*), смородиной красной (*Ribes rubrum*), черникой обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*), брусникой (*Vaccinium vitis-idaea*), костянкой (*Rubus saxatilis*), земляникой лесной (*Fragaria vesca*), крапивой двудомной (*Urtica dioica*), ежей сборной (*Dactylis glomerata*), пыреем ползучим (*Elytrigia repens*), мятликом (*Poa sp.*), купеной душистой (*Polygonatum odoratum*), репейничком волосистым (*Agrimonia pilosa*), зопником клубненосным (*Phlomis tuberosa*), медуницей мягкой (*Pulmonaria mollis*), борщевиком рассеченным (*Heracleum dissectum*), снытью обыкновенной (*Aegopodium podagraria*), купырем лесном (*Anthriscus sylvestris*), дудником лесным (*Angelica sylvestris*), лилией саранкой (*Lilium martagon*), хвощем лесным (*Equisetum sylvaticum*), хвощом зимующим (*Equisetum hyemale*) и папоротниками — орляком обыкновенным (*Pteridium aquilinum*), страусником обыкновенным (*Matteuccia struthiopteris*), кочедыжником женским (*Athyrium filix-femina*). Также хорошо представлены разнообразные мхи и лишайники.

Разнотравные сосняки расположены на дерново-слабоподзолистых песчаных (боровые пески) и дерново-подзолистых почвах (Почвенная карта..., 2007), с мощной подстилкой из хвои и, частично, листовенного опада.

Под подстилкой залегает маломощный (6–10 см) гумусовый горизонт, затем следуют желтовато-бурые рыхлые песчаные горизонты. Далее следует постепенный переход к материнской породе — очень рыхлому песку. Значительная часть состава этих почв — песок (60–90 %). Почвы рыхлые из-за отсутствия CaCO_3 и низкого содержания гумуса (2–4 %), не засолены. Слабая гумусированность объясняется отсутствием участия травянистой растительности в почвообразовании (Почвы..., 1966; Классификация и диагностика..., 1979). Некоторые физико-химические свойства почвы и подстилки в исследованных сосняках приведены в Приложении 3.

2.2.2 Осиново-березовые папоротниковые леса

Преобладающий вид деревьев — береза повислая (*Betula pendula*), менее представлена осина (*Populus tremula*). Подлесок и травянистый ярус образуют рябина сибирская (*Sorbus sibirica*), черемуха обыкновенная (*Padus avium*), крушина ломкая (*Frangula alnus*), калина обыкновенная (*Viburnum opulus*), карагана древовидная (*Caragana arborescens*), орляк обыкновенный (*Pteridium aquilinum*), страусник обыкновенный (*Matteuccia struthiopteris*), кочедыжник женский (*Athyrium filix-femina*), костяника (*Rubus saxatilis*), земляника зеленая (*Fragaria viridis*), гравилат алеппский (*Geum aleppicum*), репейничек волосистый (*Agrimonia pilosa*), кровохлебка лекарственная (*Sanguisorba officinalis*), лабазник обыкновенный (*Filipendula vulgaris*), чина луговая (*Lathyrus pratensis*), горошек лесной (*Vicia sylvatica*), горошек мышиный (*Vicia cracca*), осока (*Carex sp.*), скерда сибирская (*Crepis sibirica*), кипрей узколистый (*Epilobium angustifolium*), лопух большой (*Arctium lappa*), клевер луговой (*Trifolium pratense*), черноголовка обыкновенная (*Prunella vulgaris*), пырей ползучий (*Elytrigia repens*), мятлик (*Poa sp.*), шиповник майский (*Rosa majalis*), колокольчик сибирский (*Campanula sibirica*), борщевик рассеченный (*Heracleum dissectum*), дудник лесной (*Angelica sylvestris*), купырь лесной (*Anthriscus sylvestris*), володушка

золотистая (*Bupleurum aureum*), сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria*), крапива двудомная (*Urtica dioica*), ежа сборная (*Dactylis glomerata*), бодяк полевой (*Cirsium arvense*), борец вьющийся (*Aconitum volubile*), герань лесная (*Geranium sylvaticum*), лилия саранка (*Lilium martagon*), купена душистая (*Polygonatum odoratum*), зопник клубненосный (*Phlomis tuberosa*), душица (*Origanum vulgare*), хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum*).

Под осиново-березовыми папоротниковыми лесами под воздействием развитой древесной и травянистой растительности формируются серые лесные почвы типичные для лесостепной зоны в пределах Новосибирской области. Серые лесные почвы не образуют сплошных массивов, а сочетаются со светло- и темно-серыми почвами. Наиболее распространенными считаются темно-серые лесные почвы, которым свойственно высокое содержание гумуса — 7–11 % (мощность горизонта 15–25 см, пронизан корнями травянистых растений). Для этих почв характерно воздействие нисходящих потоков влаги, распределяющих вглубь профиля органические и минеральные продукты разложения подстилки, и аккумуляция травянистой растительности, обогащающая верхние слои почвы гумусом (Почвы..., 1966; Семендяева и др., 2010). Почвы почти не засолены, на глубине до 1 м заметны потоки миграции вод и гумусовых веществ. Некоторые физико-химические свойства почвы и подстилки в исследованных осиново-березовых лесах приведены в Приложении 3.

2.3 Климатические условия лесостепного Приобья Новосибирской области

На территории лесостепного Приобья Новосибирской области особенности климата обусловлены не широтным положением территории, а географической близостью к горным системам Сибири и геоморфологическим устройством. В районе Присалаирской дренированной

равнины среднее количество осадков 380–450 мм возрастает с запада на восток. Продолжительность периода с устойчивым снежным покровом 160–165 дней. Почвы могут промерзать на глубину до 200 см, оттаивая только поздней весной. Безморозный период 100–120 дней. Зимой снег сносится с повышенных элементов рельефа в пониженные (колки, болота, лощины), что может приводить к заболачиванию и осолодению. Для весны, лета и осени характерно большое количество осадков. Краткость вегетативного периода компенсируется обилием солнечной радиации. Самый засушливый период года — весна. Наибольшее количество осадков выпадает в июле и в августе. Иногда наблюдаются воздушная и почвенная засухи, суховеи (Орлова, 1954).

В 2021-2022 годах период с мая по сентябрь в целом не отличался по показателям максимальной и минимальной температуры от данных последних десяти лет. При этом в 2022 году, когда были начаты исследования сезонной динамики популяций дождевых червей (см. Главы 3, 5, 6), в мае практически не было осадков, но в июне их количество даже превышало среднее значения многолетних данных (табл. 1). В декады последующих месяцев наблюдалось чередование минимального и умеренного количества осадков. Поскольку результаты учетов, полученных в этот период, сопоставимы с результатами ранее проведенных исследований в лесостепном Приобье Новосибирской области летом 2019 и 2021 годов (Ермолов, 2020, 2024), то **летний сезон 2022 года** следует считать **благоприятным** для дождевых червей.

В 2023 году 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 сравнениям архивных данных): максимальное значение +37.3 °С, отклонение от средних данных за 2022 год — +14.5 °С, за 2011-2021 года — +9.4 °С (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 °С (Архив погоды..., 2024; В девяти районах ..., 2023; 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-+2.9 °С, последствия даже непродолжительной засухи оказались весьма существенными, в частности утраты больших площадей посевов сельскохозяйственных культур. Результаты учетов дождевых червей, проведенных за **летний сезон 2023 года**, существенно отличались от предыдущих, что позволяет нам считать его **неблагоприятным** для них.

Таблица 1.

Сравнение метеорологических условий 2022, 2023 и 2011-2021 (среднее) гг.
Май-сентябрь, декады (Архив погоды..., 2024)

Декада месяца	2022			2023			2011-2021		
	t _{max} °C	t _{min} °C	Осадки, мм	t _{max} °C	t _{min} °C	Осадки, мм	t _{max} °C	t _{min} °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

Условные обозначения: красным цветом выделен период аномально высоких температур и малого количества осадков.

2.4 Фаунистическое разнообразие дождевых червей лесостепного Приобья Новосибирской области

2.4.1 Видовой состав дождевых червей Новосибирской области

До недавнего времени на территории Новосибирской области не проводили целенаправленные исследования, посвященные дождевым червям, поэтому список видов и подвидов для региона составлен на основе материалов почвенно-зоологических исследований Т.С. Перель, Ю.Б. Бызовой, И.В. Стебаева, проведенных в Западной Сибири (Стебаев, Волковинцер, 1964; Перель, 1979; Перель, Графодатский, 1984; Всеволодова-Перель, 1997; Бызова, 2007), а также собственных находок за период 2015-2023 годов.

Всего на территории Новосибирской области обитает 19 видов и подвидов дождевых червей, которых условно можно подразделить на следующие группы по территориальному распространению в регионе:

I. Космополиты

1. *Космополиты, широко распространенные в регионе* — виды и подвиды дождевых червей, которые наиболее часто встречаются на территории РФ, а также в странах бывшего СССР и Европы.

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* — виды широко распространены в Европейской части РФ и на сопредельных территориях, но в Азиатской части РФ не встречаются в природных биотопах, а приурочены исключительно к антропогенным местообитаниям (сады, огороды, парки, газоны, компостные кучи, силосные ямы и т.д.).

Eisenia fetida (Savigny, 1896)

Lumbricus terrestris Linnaeus, 1758

3. *Космополит азиатского происхождения* — представлен в Новосибирской области одним видом; встречается нечасто, в основном населяет западные районы (Стебаев, Волковинцер, 1964). Широко распространен в Евразии, однако не был отмечен в средней полосе РФ.

Allolobophora parva Eisen, 1874

II. Азиатские виды и подвиды

1. *Виды и подвиды с широким ареалом* — типичны для Западной и Восточной Сибири и Дальнего Востока. Также отмечены за пределами Азиатской части РФ: некоторые из них обитают в сопредельных странах Средней Азии, изредка встречаются в отдельных регионах Европейской части РФ.

Eisenia nordenskioldi nordenskioldi (Eisen, 1873)

Eisenia nordenskioldi pallida Malevič, 1956

Eisenia atlavinyteae Perel et Graphodatsky, 1984

Eisenia sibirica Perel et Graphodatsky, 1984

2. *Эндемики* — очень редкие азиатские виды дождевых червей с ограниченным ареалом. В Западной Сибири, в том числе в Новосибирской области, встречаются исключительно на территории Салаирского Кряжа (Красная книга Новосибирской области, 2000).

Eisenia malevici Perel, 1962

Eisenia salairica Perel, 1968

Во время исследований, проведенных с 2015 по 2023 годы в различных местообитаниях лесостепного Приобья Новосибирской области, нами были обнаружены почти все упомянутые виды и подвиды дождевых червей, кроме *Allolobophora parva* Eisen, 1874, эндемичных видов и *Eisenia atlavinyteae* Perel et Graphodatsky, 1984 (Ермолов, 2016, 2018 2019, 2020), хотя в работах Т.С. Перель упомянуты его находки на территории лесостепного Приобья (Всеволодова-Перель, 1997).

Ввиду того, что сборы материалов для текущего исследования (2021-2023) проводили в лесах, в них отсутствовали космополиты *Eisenia balatonica* (Pop, 1943) и *Eiseniella tetraedra tetraedra* (Savigny, 1826), которые являются афибиотическими и приурочены исключительно к речным поймам, особенно сильно затопляемым в весенний период, а *Aporrectodea trapezoides* (Savigny, 1826) и *Aporrectodea rosea* (Savigny, 1826) встречаются в лесостепном Приобье довольно редко и были единично найдены только в фаунистических сборах (Ермолов, Шеховцов, 2022). Примечательно, что при учетах в валежнике мелколиственных лесов нами был обнаружен космополит-синантроп *Eisenia fetida* (Savigny, 1896) (см. Главу 6).

2.4.2 Полиморфизм дождевых червей лесостепного Приобья Новосибирской области

Исследования дождевых червей лесостепного Приобья Новосибирской области 2019-2022 годов с применением подробного морфометрического анализа по внешним и внутренним морфологическим признакам, а также изучения изменчивости их митохондриального гена цитохром оксидазы I (*cox I*), который часто используется для идентификации видов животных (скорость мутации его последовательности часто бывает достаточно высока, что позволяет различать близкородственные виды (Воронова и др., 2012)), позволили выявить полиморфизм у нескольких видов.

***Octolasion lacteum*.** В данном регионе для этот вид представлен тремя размерными формами: мелкой и двумя крупными, значительно различающимися по длине и ширине тела, длине и ширине пояса, количеству сегментов и весу (рис. 2).

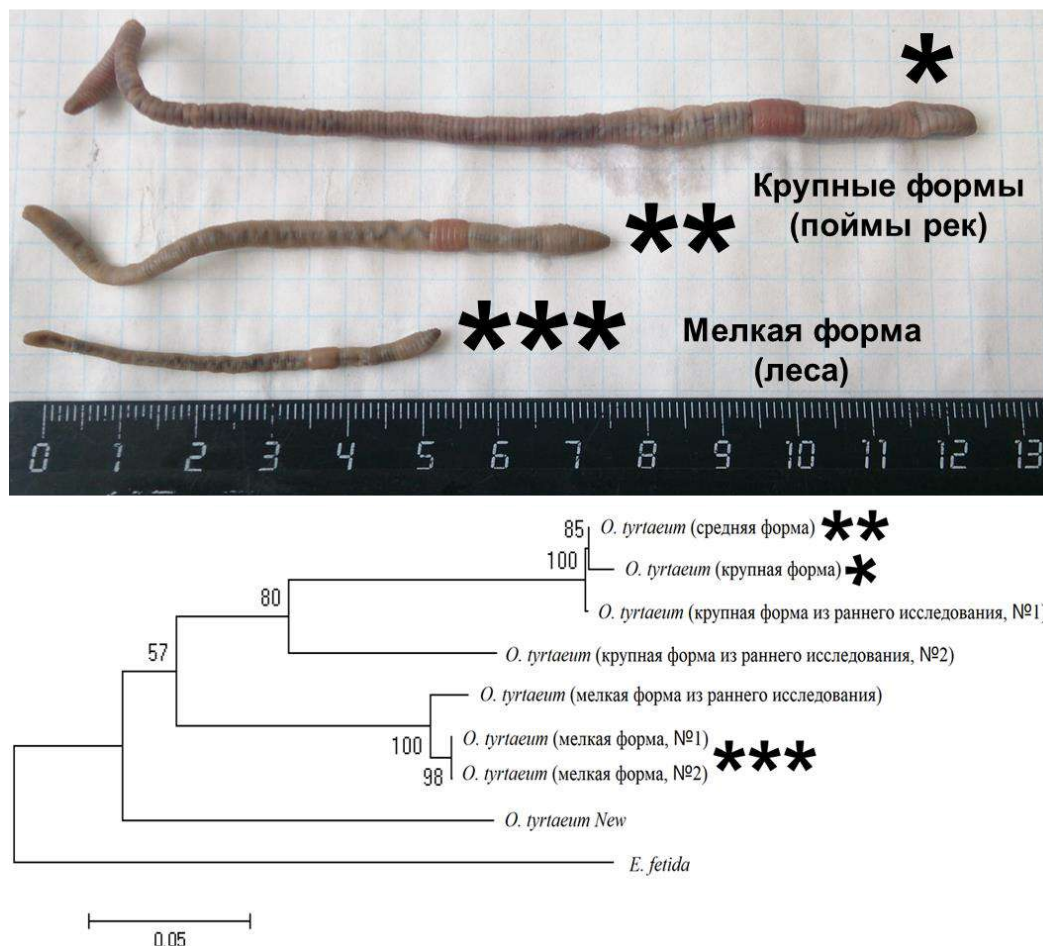


Рис. 2. Полиморфизм *O. lacteum* (по Шеховцов и др., 2020а)

Примечание: на филогенетическом древе вид ранее упоминали как синоним *O. tyrtaeum*

Особи *O. lacteum* разного размера различаются и на молекулярно-генетическом уровне: крупные и мелкие размерные формы вида относятся к разным генетическим линиям по митохондриальному гену *cox I*. Причем крупные формы в лесостепном Приобье Новосибирской области биотопически приурочены к переувлажненным и сильно гумусированным почвам, например, в поймах рек, а мелкая форма также встречается в поймах, антропогенных местообитаниях и наиболее представлена в лесах, особенно мелколиственных, где крупная форма отсутствует (Шеховцов и др., 2020а). (Примечание: в упомянутой статье вид ошибочно считался синонимом

Octolasion tyrtaeum). В результатах исследования, приведенных ниже, во всех комплексах дождевых червей *O. lacteum* представлен только мелкой формой.

***Eisenia nordenskioldi nordenskioldi*.** На территории лесостепного Приобья Новосибирской области обнаружены крупная и мелкая размерные формы *E. n. nordenskioldi* (Ермолов, 2020). Мелкая форма *E. n. nordenskioldi* в основном была отмечена в валежнике и верхних слоях почвы березняков и речных пойм, крупная — в почве сосняков, березняков и антропогенных местообитаний. При этом особи крупной формы нередко встречались в почве на глубине более 15–20 см, при этом питаясь на поверхности и прокладывая вертикальные ходы (были частично найдены при учетах), что позволяет считать их норными червями. Размерно-весовые характеристики крупной и мелкой форм подвида различались друг от друга как визуально, так и статистически значимо (Ермолов, 2020).

Полиморфизм этого типичного азиатского подвида упомянут в ряде литературных источников, где указана принадлежность различающихся по размеру особей к разным жизненным формам. Одной из первых о наличии двух жизненных форм у *E. n. nordenskioldi* сообщила Т.С. Перель, при продолжительном исследовании экологии и морфологии рода *Eisenia* в Западной Сибири (Перель, Графодатский, 1983; Перель, 1994; Всеволодова-Перель, Лейрих, 2014). В.С. Боескоров, изучавший экологию и особенности ареалов *E. n. nordenskioldi* в мерзлотных почвах Якутии, также выделял две морфо-экологические группы этих червей: почвенно-подстилочные и норные (Боескоров, 2004). Ю.Б. Бызова при проведении экспериментов с интенсивностью дыхания олигохет в почве обнаружила различия в физиологических особенностях у особей *E. n. nordenskioldi* разного размера, обозначив крупных особей как норных червей, часть которых, следует отметить, была привезена ей из березняков Новосибирской области (Бызова, 1965, 2007).

Кроме того, если сравнивать крупную форму *E. n. nordenskioldi* с типичным представителем норных червей, например, *L. terrestris*,

обитающим в лесостепном Приобье исключительно в антропогенных местообитаниях, то можно отметить сходство в их внешней морфологии. В частности, у крупной формы отчетливо выражено уплощение тела и ослабление пигментации в направлении от головного конца к хвостовому, в то время как у мелких червей явно выраженного уплощения тела нет, а пигментация распределена по телу весьма однородно (рис. 3).



Рис. 3. Полиморфизм *E. n. nordenskioldi* (по Ермолов, 2020)
На фото сверху сходство внешнего строения между крупной формой *E. n. nordenskioldi* и *L. terrestris*

Для *E. n. nordenskioldi* также характерно значительное генетическое разнообразие по митохондриальному гену *cox I*, о чем свидетельствуют работы С.В. Шеховцова (Шеховцов и др., 2016; Shekhovtsov et al., 2018). В пределах этого подвида на территории России было выделено девять разных генетических линий, но при этом не удалось выявить четкой взаимосвязи

между морфологическими и молекулярно-генетическими различиями особей (Шеховцов, Берман, 2018). Тем не менее, установлено, что черви определенных генетических линий различаются по холодоустойчивости: выделяют умеренно устойчивые линии (-10...-12 °C) и линии, переносящие экстремально низкие температуры (-28...-34 °C) (Берман и др., 2019).

***Dendrodrilus rubidus* (=Bimastos rubidus).** Полиморфизм вида был обнаружен вследствие пересмотра его систематического положения. Изначально считалось, что *Dendrodrilus* — это монотипический род, представленный двумя подвидами *D. r. tenuis* и *D. r. subrubicundus* (Omodeo, 1956), однако к концу 1990-х годов их насчитывалось уже четыре: *D. r. tenuis*, *D. r. rubidus*, *D. r. subrubicundus*, *D. r. norvegicus* (Holmstrup, Simonsen, 1996; Sims, Gerard, 1999). В 2017 году Cs. Csuzdi провел очередную ревизию родовой системы Lumbricidae, в результате чего *tenuis*, *rubidus* и *subrubicundus* ввиду отсутствия различий на молекулярно-генетическом уровне окончательно перестали считать подвидами и стали обозначать как формы одного вида. Помимо этого, филогенетический анализ показал, что монотипический род *Dendrodrilus* входит в род *Bimastos*, в связи с чем, в современной литературе все видовые формы стали обозначать как *Bimastos rubidus* (Savigny, 1826) (Csuzdi et al., 2017; Brown et al., 2023), хотя вид также допустимо упоминать как *Dendrodrilus rubidus*. Еще примечательно, что сравнительно редкая форма *norvegicus* (обитает в Норвегии, Дании и Гренландии) отличается от формы *rubidus* по четырем ферментам, а также примечательна своеобразной приспособленностью к обитанию в суровых холодах — около 60 % отложенных червями коконов развивались очень медленно, а выход ювенильных особей из них происходил спустя 110 дней, что не отмечалось ни у одного вида дождевых червей. Существует гипотеза, что форма *norvegicus* и другие формы находятся на ранней стадии расхождения видов (Holmstrup, Simonsen, 1996).

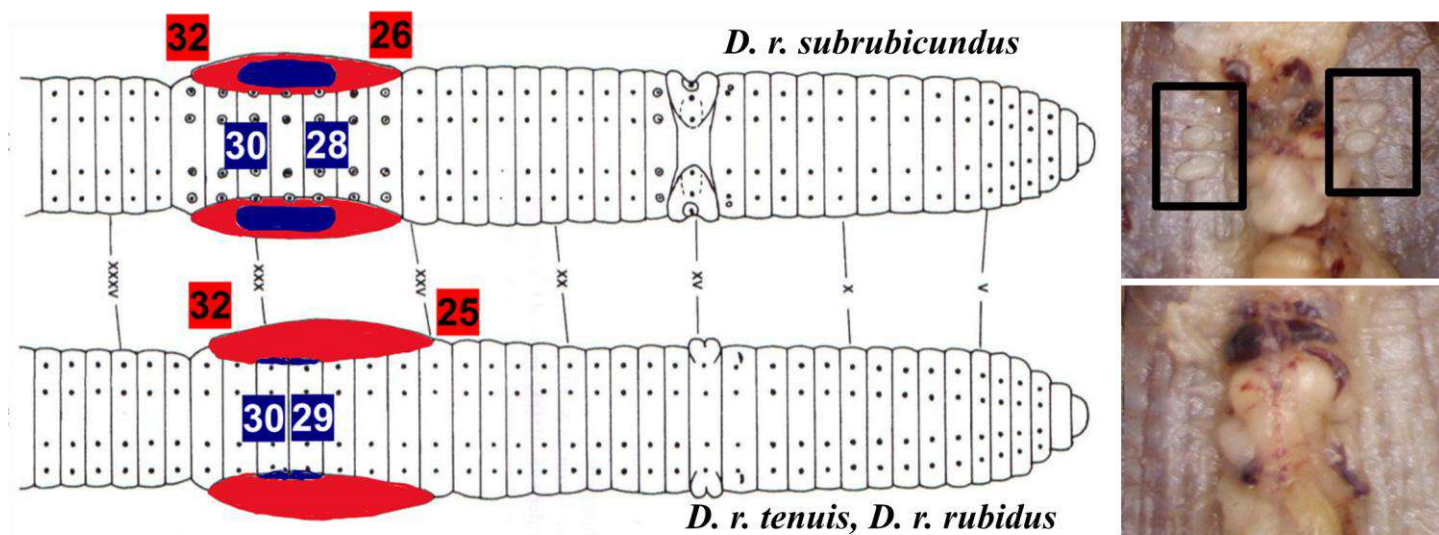


Рис. 4. Основные признаки для разграничения видовых форм *D. rubidus*
Примечание: графическая схема приведена из Sims, Gerard, 1999 с изменениями



Рис. 5. Различия оттенков пигментации у *D. rubidus* из разных регионов РФ

Результаты исследований особей *D. rubidus* (= *B. rubidus*) собранных в разных регионах России (в том числе Новосибирской области) и Беларуси, проведенные в 2021-2022 годах, показали, что на данных территориях вид представлен не двумя формами (ранее считавшимися подвидами), а тремя: *tenuis*, *rubidus*, *subrubicundus* (Ermolov et al., 2023), достоверно различить которые можно только у взрослых особей по «сочетанию наличия-отсутствия» пубертатных валиков и семяприемников (рис. 4), поскольку прочие признаки у них довольно схожи. Также было установлено, что различий по митохондриальному гену *cox I* между формами вида нет. Но

весьма примечательным отличием «сибирской выборки» *D. rubidus* стала буро-коричневая пигментация, так как у червей в выборках из других регионов она пурпурная (рис. 5). Поскольку данный признак наблюдался у всех форм вида в одной выборке, его нельзя считать систематическим, скорее всего он связан с особенностями местообитания дождевых червей, например, с источником пищи, то есть составом подстилки.

На территории лесостепного Приобья Новосибирской области вид представлен всеми тремя упомянутыми формами, при этом их встречаемость примерно одинакова — из 12 измеренных, вскрытых и просеквенированных особей 4 относились к форме *tenuis*, 5 — *rubidus* и 3 — *subrubicundus* (Ermolov et al., 2023).

Поскольку все видовые формы относятся к подстилочным червям, населяют одинаковые местообитания и слабо различаются по размерно-весовым характеристикам (Ermolov et al., 2023), то в дальнейшем тексте работы мы упоминаем вид как *Dendrodrilus rubidus* (как и в большинстве русскоязычных работ), поскольку нам не всегда удавалось проводить точную диагностику взрослых особей, а выделить видовую форму у ювенильных не представляется возможным. В составленном определителе дождевых червей лесостепного Приобья Новосибирской области (см. Приложение 1) приведены подробные ключи к определению выявленных видовых форм *Dendrodrilus rubidus* (= *Bimastos rubidus*).

Глава 3. Материалы и методы исследования

3.1 Район исследования

Сбор материала был проведен в летние сезоны 2021-2023 годов на территории лесостепного Приобья Новосибирской области в Новосибирском и Искитимском районах в двух группах типов леса (рис. 6).

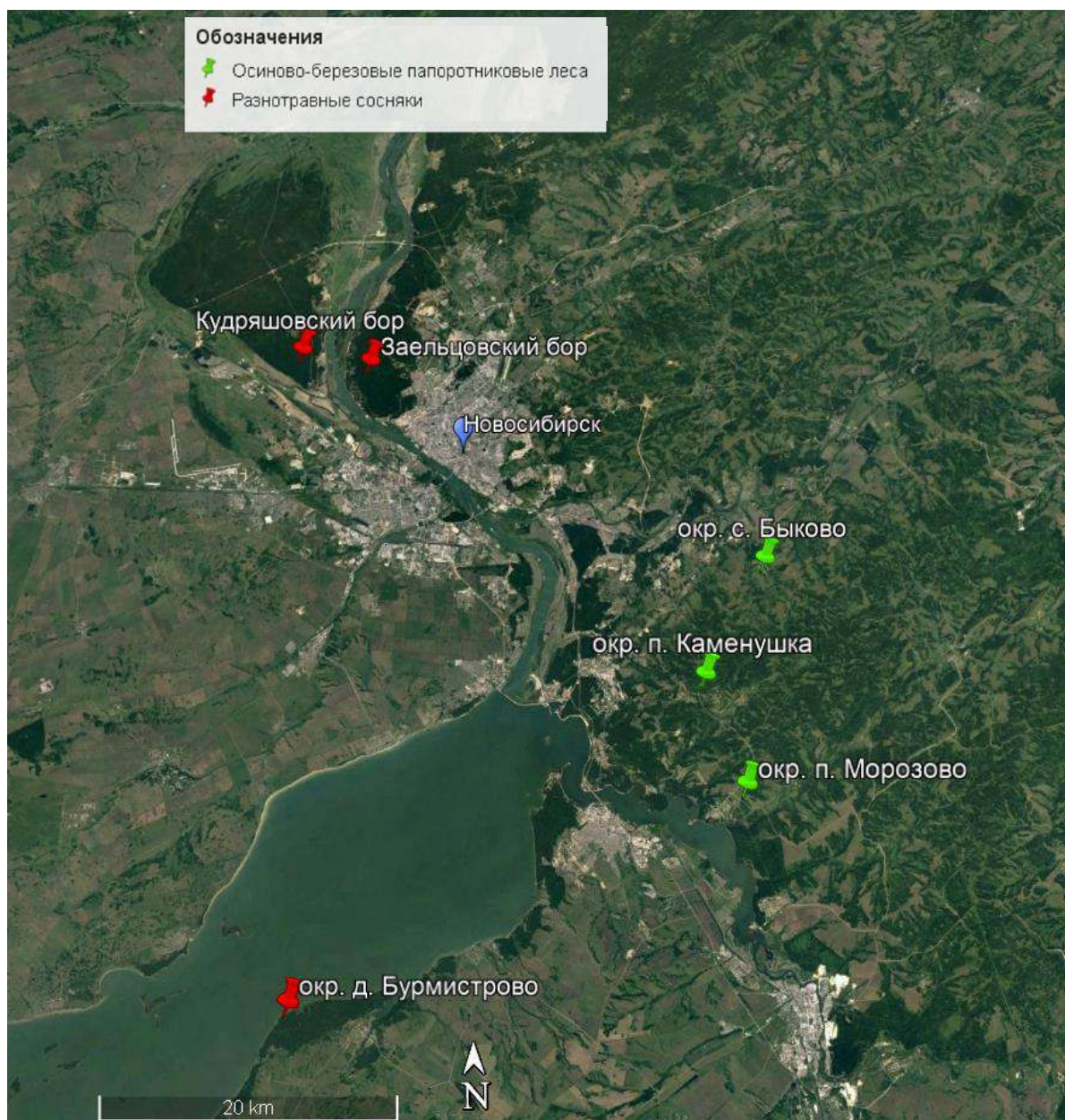


Рис. 6. Исследованные леса на фрагменте карты Новосибирской области

В пределах каждой группы лесные массивы исследовали в трехкратной повторности, обозначив их для удобства следующими топонимами: сосняки разнотравные — Заельцовский бор, Кудряшовский бор (Новосибирский район НСО), окрестности д. Бурмистрово (Искитимский район НСО); осиново-березовые папоротниковые леса — окрестности поселка Каменушка, окрестности села Быково (Новосибирский район НСО) и окрестности поселка Морозово (Искитимский район НСО) (рис. 6).

3.2 Количественный учет дождевых червей в почве

В каждом из исследованных лесных массивов нами были выделены лесные микросайты в соответствии с классификацией О.В. Смирновой (1998): были заложены три площадки $\sim 10 \times 10$ м для изучения подкронового и межкронового пространства и найдено три «окна» (табл. 2). Подкроновое пространство — проекция площади кроны растущего на площадке дерева на почву под ним; межкроновое 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 (рис. 7).

Таблица 2.
Координаты исследованных лесных микросайтов (WGS-84)

Сосняки разнотравные			
Топоним	Микросайт	Широта	Долгота
Заельцовский бор	Площадка 1 (ПК+МК)	55.08327	082.83231
	Площадка 2 (ПК+МК)	55.08258	082.82873
	Площадка 3 (ПК+МК)	55.08723	082.83291
	«Окно» 1	55.08327	082.83231
	«Окно» 2	55.08258	082.82873
	«Окно» 3	55.08632	082.82675

Таблица 2. (Продолжение)

Топоним	Микросайт	Широта	Долгота
Кудряшовский бор	Площадка 1 (ПК+МК)	55.09951	082.75615
	Площадка 2 (ПК+МК)	55.09139	082.75263
	Площадка 3 (ПК+МК)	55.09209	082.74751
	«Окно» 1	55.09150	082.74332
	«Окно» 2	55.09059	082.74586
	«Окно» 3	55.09209	082.74751
Окрестности д. Бурмистрово	Площадка 1 (ПК+МК)	54.64502	082.75788
	Площадка 2 (ПК+МК)	54.64508	082.75563
	Площадка 3 (ПК+МК)	54.64508	082.75594
	«Окно» 1	54.64502	082.75788
	«Окно» 2	54.64357	082.76356
	«Окно» 3	54.64357	082.76185
Осиново-березовые папоротниковые леса			
Топоним	Микросайт	Широта	Долгота
Окрестности п. Каменушка	Площадка 1 (ПК+МК)	54.85028	083.21450
	Площадка 2 (ПК+МК)	54.85067	083.21231
	Площадка 3 (ПК+МК)	54.85119	083.21330
	«Окно» 1	54.85028	083.21450
	«Окно» 2	54.85045	083.21403
	«Окно» 3	54.84936	083.21554
Окрестности п. Морозово	Площадка 1 (ПК+МК)	54.78058	083.25613
	Площадка 2 (ПК+МК)	54.77616	083.25125
	Площадка 3 (ПК+МК)	54.77570	083.25378
	«Окно» 1	54.78058	083.25613
	«Окно» 2	54.77703	083.25205
	«Окно» 3	54.77684	083.25205
Окрестности с. Быково	Площадка 1 (ПК+МК)	54.92997	083.29111
	Площадка 2 (ПК+МК)	54.93888	083.29081
	Площадка 3 (ПК+МК)	54.94041	083.29958
	«Окно» 1	54.93031	083.29218
	«Окно» 2	54.93942	083.29070
	«Окно» 3	54.94044	083.29981

Условные обозначения: ПК — подкроновое пространство, МК — междоусовое пространство.

Подкроновое пространство



Межкроновое пространство



Рис. 7. Примеры микросайтов в исследованных лесах

При учете дождевых червей в каждом микросайте нами было отобрано пять почвенно-зоологических проб по методике М.С. Гилярова (Методы..., 1975) в обработке И.В. Стебаева (1995), предложенной для оценки вертикального распределения педобионтов с учетом специфики почвенно-зоологических комплексов региона: на выбранном участке почвы размечался квадрат 25х25, 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 на клеенке в полевых условиях. Крупные комья и сплетения корней растений разбирали на мелкие части. Данный метод принято считать стандартным для учета численности почвенных беспозвоночных, так как он позволяет получить довольно точные результаты и гарантирует минимальные потери при сборе материала, а также позволят оценить не только количественные характеристики сообщества педобионтов, но и особенности их вертикального распределения в слоях почвы (рис. 8).



Рис. 8. Общий вид почвенно-зоологической пробы и схема слоев отбора почвы

Указанным способом сбор материала проводили как при общем исследовании всех рассмотренных в работе лесов в 2021 году, так и при отдельных сезонных учетах, проведенных в 2022 году. После первого года полевых работ мы выбрали один сосняк разнотравный и один осиново-березовый папоротниковый лес для дальнейшего более подробного изучения вертикального распределения дождевых червей в почве — Заельцовский бор, и лес в окрестностях с. Быково, соответственно, поскольку в данных местообитаниях были отмечены сравнительно высокие видовое и функциональное разнообразие дождевых червей, а также показатели их плотности населения и биомассы (см. Главу 4). Учеты в выбранных лесах проводили трижды — июнь, июль, август-начало сентября — для того, чтобы выяснить, насколько выявленные ранее закономерности вертикального распределения дождевых червей в почве сохраняются на протяжении летнего сезона.

3.3 Количественный учет дождевых червей в валежнике

Учет дождевых червей в валежнике проводили на протяжении всего периода исследования. За основу нами была взята методика, предложенная А.П. Гераськиной (Гераськина, 2016в): у упавших стволов деревьев 2–3-й стадий разложения, определенных по шкале П.В. Гордиенко (Бергман,

Воробейчик, 2017) или их фрагментов измеряли длину и диаметр в нескольких местах, после этого проводили ручной разбор выделенного фрагмента 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, поскольку при подходящей стадии разложения она была довольно мягкой или хрупкой (рис. 9).



Рис. 9. Пример валежника *Pinus sylvestris*, подходящего для учета дождевых червей, до (слева) и после (справа) разбора.

В 2021 году при общих учетах населения дождевых червей в лесных микросайтах мы исследовали валежник, который был найден непосредственно в пределах выделенных площадок и «окон». Из-за вариабельности расположение 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. Обнаруженные стволы разбирали целиком. В некоторых случаях на площадках и в «окнах» валежник отсутствовал или не

достигал подходящей стадии разложения, чем объясняются единичные учеты без повторностей (см. Главу 6). Тем не менее, по полученным результатам нам удалось обозначить характерные особенности комплексов дождевых червей валежника для каждой исследованной группы типов леса.

Выше было сказано, что Заельцовский бор (сосняк разнотравный) и березово-осиновый папоротниковый лес в окрестностях с. Быково были выбраны для проведения в них дальнейших подробных исследований, ввиду обильного и разнообразного населения дождевых червей, в том числе и в валежнике. Поэтому в этих лесах нами было проведено исследование изменений структуры населения дождевых червей валежника в благоприятный и засушливый летние сезоны 2022-2023 годов, соответственно (см. Главу 2). Объединив существующие способы учета дождевых червей в валежнике (Гераськина, 2016в; Ashwood et al., 2019), для данного блока работ мы 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 — 4 пробы (фрагмента) в каждом исследуемом лесу за период одного учета (не допустимо брать более 1 фрагмента одного и того же валежника за один учет).

Учет дождевых червей в выбранных лесах проводили трижды за сезон: июнь, июль, август-начало сентября. Расстояние между точками учета в среднем составило 1 км, так как подходящий валежник был найден неподалеку от пробных площадей, заложенных во время предыдущих

исследований. Каждый фрагмент валежника тщательно отмеряли до принятой длины и измеряли его диаметр в четырех местах (через каждые 25 см). Помимо дождевых червей в валежнике также были обнаружены их коконы, которые не включали в количественный учет.

3.4 Обработка зоологического материала в лабораторных условиях

Для транспортировки обнаруженных дождевых червей помещали в емкости с влажной почвой, мхом или подстилкой и снабжали этикеткой, обязательно указывая название лесного микросайта, глубину разобранного слоя почвы или вид дерева и стадию разложения валежника.

В лабораторных условиях дождевые черви были умерщвлены и зафиксированы с помощью этилового спирта. Для умерщвления дождевых червей помещали в емкость с 70 % раствором этанола и выдерживали там до полного прекращения мышечных сокращений. Затем червей вынимали на лист бумаги или салфетку, расправляли, продольно вытягивая за концы тела, и ненадолго оставляли на воздухе до легкого затвердения, периодически смачивая раствором для умерщвления (Чекановская, 1960). После этого червей фиксировали — помещали в подходящую по размеру коническую пробирку (5, 15, 50 мл), наполненную 96 % этанолом, снабжали этикеткой и плотно закупоривали. Через некоторое время после фиксации раствор в пробирках с материалом заменяли, так как он оттягивает из червей тканевые жидкости и мутнеет, из-за чего хранение ухудшается. Перед фиксацией отмечали оттенки пигментации некоторых червей, так как они могли измениться при хранении, вплоть до полного обесцвечивания.

Видовая принадлежность дождевых червей была установлена с помощью кадастра-определителя «Дождевые черви фауны России» Т.С. Всеволодовой-Перель (Всеволодова-Перель, 1997). Жизненные формы дождевых червей выделены согласно классификации Т.С. Всеволодовой-Перель, предложенной для семейства Lumbricidae (Перель, 1975).

Онтогенетическую стадию — взрослые (Adult) или ювенильные (Juv) особи — определяли по степени развития пояса, пубертатных валиков и, при наличии, железистых полей (Перель 1975; Всеволодова-Перель 1997). Также 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.

3.5 Статистическая обработка данных

Общие числовые расчеты и графическое отображение результатов проводили с помощью программы Microsoft Office Excel 2019. 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 для нахождения объема цилиндра: $V = \pi \cdot r^2 \cdot h$, где r — средний радиус ствола; h — высота ствола (Гераськина, 2016в). Для значений плотности населения и биомассы дождевых червей рассчитана стандартная ошибка (SE), кроме некоторых учетов в валежнике, когда повторности отсутствовали.

Статистическую обработку данных осуществляли с помощью программы Past (Version 4.17) (Hammer, 2019). Для сравнения выборок использовали дисперсионный анализ (ANOVA) и тест Тьюки, а в случае отсутствия нормального распределения в выборках применяли непараметрические критерии Манна-Уитни, Краскела-Уоллиса и тест Данна. Классификацию комплексов дождевых червей проводили с помощью кластерного анализа на основании вклада определенной жизненной формы в плотность населения и биомассу: во всех исследованных микросайтах рассчитывали долю каждой жизненной формы дождевых червей от общей плотности населения и биомассы комплекса; для измерения расстояния между объектами использовали Евклидово расстояние, а для построения

дендрограмм — метод Варда (Ward's method) (Вэн Райзин, 1980). Группы комплексов выделяли по принципу наибольшего сходства.

При оценке вертикального распределения дождевых червей в почве отдельно рассчитывали показатели плотности населения (особей/м²) и биомассы (г/м²) особей для каждого исследованного слоя почвы с учетом их онтогенетической стадии и принадлежности к определенной жизненной форме. В каждой группе типов леса проведено сравнение полученных вариантов вертикального распределения дождевых червей в почве при сезонных учетах на протяжении летнего периода. Для комплексов дождевых червей, населяющих валежник преобладающих видов деревьев, проведено попарное сравнение показателей плотности населения и биомассы в периоды учетов при благоприятном и засушливом летних сезонах.

3.6 Объем материала

В каждом отдельном лесу нами было исследовано по 3 площадки с подкроновым и межкроновым пространством и 3 «окна». В каждом лесном микросайте отобрано по 15 почвенно-зоологических проб. Всего за период исследования (2021-2023 годы) отобрано 480 почвенно-зоологических проб (по 240 в каждой группе типов леса) 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

4.1 Общая характеристика населения дождевых червей сосняков разнотравных и осиново-березовых папоротниковых лесов

В ходе исследования выбранных светлохвойных и мелколиственных лесов лесостепного Приобья Новосибирской области, представленных сосняками разнотравными и осиново-березовыми папоротниковыми лесами, соответственно, 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).

По своему географическому распространению среди этих дождевых червей выделяются как **космополиты** (*A. caliginosa*, *D. octaedra*, *D. rubidus*, *E. fetida*, *L. rubellus*, *O. lacteum*), так **представители азиатской люмбрикофауны** (*E. n. nordenskioldi*, *E. n. pallida*, *E. sibirica*) (Перель, 1979; Всеволодова-Перель, Лейрих, 2014). Космополиты составляют основу населения дождевых червей в осиново-березовых папоротниковых лесах (табл. 3). Напротив, в населении сосняков разнотравных чаще встречаются дождевые черви азиатской фауны, а также отмечена сравнительно высокая доля космополита *D. octaedra*, который считается типичным обитателем

тундр и бореальных лесов (Берман и др., 2001, 2002а; Kolesnikova et al., 2019).

Таблица 3.

Соотношение азиатских дождевых червей и космополитов в почве каждого из исследованных лесов (доля от общего населения, %)

Виды и подвиды дождевых червей	Сосняки разнотравные			Осиново-березовые папоротниковые леса		
	окр. д. Бурмистрово	Кудряшовский бор	Заельцовский бор	окр. п. Каменушка	окр. п. Морозово	окр. с. Быково
Космополиты	84	42	70	93	87	95
<i>A. caliginosa</i>	—	23	1	23	11	34
<i>D. octaedra</i>	83	18	35	2	10	7
<i>D. rubidus</i>	1	1	6	1	1	—
<i>E. fetida</i>	—	—	—	только в валежнике	—	только в валежнике
<i>L. rubellus</i>	—	—	11	25	10	25
<i>O. lacteum</i>	—	—	17	42	55	29
Азиатская фауна	16	58	30	7	13	5
<i>E. n. nordenskioldi</i>	4	17	6	—	6	2
<i>E. n. nordenskioldi</i> (горный)	—	3	1	1	4	2
<i>E. n. pallida</i>	11	38	23	6	—	1
<i>E. sibirica</i>	1	—	единично	единично	3	—

4.2 Сравнительная оценка видового и функционального разнообразия дождевых червей в двух группах типов леса

В сосняках разнотравных большая часть населения дождевых червей представлена подстилочными и собственно-почвенными среднеярусными формами. Среди подстилочных червей преобладает *D. octaedra*, а *D. rubidus* и *E. sibirica* единичны, среди собственно-почвенных среднеярусных — *E. n. pallida*, а в некоторых сосняках также часто встречается *A. caliginosa*. Почвенно-подстилочные черви, в основном *E. n. nordenskioldi*, немногочисленны, а собственно-почвенные верхнеярусные *O. lacteum* были отмечены только в одном из исследованных сосняков (Заельцовский бор).

Норные черви *E. n. nordenskioldi* в почве сосняков встречались практически единично (табл. 4, 5).

Таблица 4.

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
<u>Итого</u>	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
<u>Итого</u>	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 5.

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*
<u>Итого</u>	147±22	167±22	141±11	304±31*	294±25*	309±24*
Биомасса (г/м ³)						
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*
<u>Итого</u>	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. Табл. 4, ^H — норная форма.

В населении осиново-березовых лесов преобладают почвенно-подстилочные и собственно-почвенные верхнеярусные дождевые черви — *L. rubellus* и *O. lacteum*, соответственно, а также обильно встречаются собственно-почвенные среднеярусные — *A. caliginosa*. Подстилочных червей (*D. octaedra*, *D. rubidus*, *E. sibirica*) существенно меньше, норные — *E. n. nordenskioldi* — довольно немногочислены (табл. 4, 5).

В микросайтах одной группы типов леса статистически значимых различий в показателях плотности населения и биомассы дождевых червей не наблюдалось. Но комплексы дождевых червей в микросайтах разных групп типов леса значимо различались по показателям плотности населения и биомассы, как суммарным, так и для конкретных жизненных форм.

Согласно полученным результатам, наиболее высокие показатели плотности населения и биомассы дождевых червей были отмечены в осиново-березовых папоротниковых лесах (табл. 4, 5), что позволяет считать эту группу местообитаний благоприятными и предпочтительными для дождевых червей. Это наблюдение также подтверждается некоторыми природными условиями: исследованные осиново-березовые леса располагаются в Новосибирском районе серых лесных почв, для которых характерна слабокислая или нейтральная реакция, сравнительно развитый гумусовый горизонт и травяно-лиственная подстилка (Почвы..., 1966), предпочтительная для питания почвенно-подстилочных червей — одних из доминантов комплекса, представленных в большинстве случаев исключительно *L. rubellus*, которому свойственно весьма интенсивное потребление растительного опада (Suarez et al., 2006; Голованова, 2018; Steinwandter, Seeber, 2020). Это частично объясняет довольно малую мощность подстилки (от 2 до 5 см), что в свою очередь свидетельствует и о невысокой численности подстилочных червей. Предполагалось, что большая численность и биомасса подстилочных и почвенно-подстилочных червей будет в подкроновых пространствах, где накапливается больше опавшей листвы (Смирнова 1998), однако подкроновое, междкроновое пространства и

«окна» в осиново-березовых папоротниковых лесах в целом не различаются по видовому составу, структуре комплексов, показателям плотности населения и биомассе дождевых червей (табл. 4, 5). Также почва в этих лесах более влажная, чем в сосняках, что было подтверждено как органолептическим методом, так и измерениями, сделанными ранее (Ермолов, 2020), что благоприятствует обитанию собственно-почвенных верхнеярусных дождевых червей, представленного влаголюбивым видом *O. lacteum* (Перель, 1975). Собственно-почвенные среднеярусные черви в основном представлены довольно неприхотливым к почвенным условиям *A. caliginosa* — одним из самых распространенных космополитов в РФ (Шеховцов и др., 2017). При благоприятных условиях обитания его численность может быть очень высока, поскольку *A. caliginosa* активно размножается при достаточном увлажнении почвы, а в засушливые периоды впадает в диапаузу. Поэтому в комплексах «окон» осиново-березовых лесов, куда, как правило, поступает большее количество влаги из осадков (Shevchenko et al., 2021; Гераськина, 2022), мы наблюдали наиболее высокие показатели плотности населения этого вида, которые обусловлены как половозрелыми, так и ювенильными особями (см. Главу 5).

Сосняки считают малоблагоприятными местообитаниями для дождевых червей ввиду специфики почвенно-растительных условий (Перель, 1979; Гераськина, 2016б; Ким-Кашменская, 2020). «Окна» многих лиственных лесов ввиду большего увлажнения почвы и интенсивного развития травянистого яруса и подлеска, обеспечивают особо благоприятные условия для дождевых червей. Однако, из-за особенностей «ажурного» строения сосновых крон, микросайты сосняков довольно схожи по условиям увлажнения, освещенности, что также обуславливает постоянство почвенно-растительных условий (Смирнова, 1998, Shevchenko et al., 2021; Гераськина, 2022). Вследствие этого комплексы дождевых червей в исследованных микросайтах сосняков однородны по своему составу. Показатели плотности населения и биомассы дождевых червей в них значительно ниже, чем в

мелколиственных лесах (табл. 4, 5), но при этом прослеживаются характерные особенности фаунистического состава: в мелколиственных и смешанных лесах Новосибирской области на правобережье Оби типичные представители азиатской лумбрикофауны в почве встречаются редко, чаще населяют валежник, только в почве левобережных березовых лесов и колков они могут составлять основу популяции дождевых червей (Ермолов, 2019, 2020). Но в сосняках азиатские виды иногда являются единственными представителями Lumbricidae. Также следует отметить высокую плотность населения подстилочных червей, среди которых значительно преобладает космополит *D. octaedra*. Во многом это обусловлено особенностями биологии видов: почвенно-подстилочные и норные черви *E. n. nordenskioldi* и собственно-почвенные среднеярусные *E. n. pallida* отличаются высокой устойчивостью к низкой влажности почв и способны обитать в периодически засушливых биотопах, которыми являются многие сосняки и другие типы бореальных лесов. Для этих видов, а также для *D. octaedra*, *D. rubidus* и *E. sibirica* характерна довольно высокая холодоустойчивость и толерантность к низкой кислотности почв, которая свойственна хвойной подстилке и боровым пескам (дерново-слабоподзолистым почвам) (Почвы..., 1966), что позволяет им значительно расселяться в хвойных лесах на территории Западной и Восточной Сибири (Берман, 2002а,б, 2016). В исследованных сосняках отмечена довольно мощная подстилка (от 4 до 8 см), которая помимо хвои содержит останки травянистого покрова и листвы подлеска (рябина, черемуха, крушина, береза), что создает пригодный ярус для обитания подстилочных червей: в подстилке они перемещаются на сравнительно большие расстояния, размножаются (были отмечены особи разных возрастов и, иногда, коконы), питаются не только разлагающейся хвоей, но и другими составляющими, в почву проникают не глубже, чем на 2-3 см (см. Главу 5). Также следует отметить, что в некоторых микросайтах сосняков помимо почвенно-подстилочного *E. n. nordenskioldi* немногочисленно встречался *L. rubellus*, причем вместе с собственно-

почвенным верхнеярусным *O. lacteum*, что свидетельствует о наличии достаточно увлажненных участков, так как оба вида являются влаголюбивыми и часто сопутствуют друг другу, например, в речных поймах (Жуков и др., 2007; Ермолов, 2019). Тем не менее, их численность существенно ниже, чем в осиново-березовых лесах. Значительную долю населения микросайтов составляют собственно-почвенные среднеярусные черви, среди которых помимо обычного для сосняков азиатского *E. n. pallida* эпизодически встречается космополит *A. caliginosa*, вносящий существенный вклад общую биомассу комплекса, так как черви этого вида довольно крупные и массивные. Следует полагать, что подстилочные и собственно-почвенные среднеярусные черви, составляющие основу комплекса дождевых червей сосняков разнотравных, по своим функциям образуют такой же «тандем», как почвенно-подстилочные и собственно-почвенные верхнеярусные в осиново-березовых папоротниковых лесах — переработка подстилки и минерализация органического вещества почвы, соответственно.

У норной формы *E. n. nordenskioldi* определенных биотопических предпочтений нет (Всеволодова-Перель, Лейрих, 2014), поэтому черви встречаются во всех микросайтах исследованных лесов. Плотность их населения крайне низка, но при этом заметен вклад в общую биомассу комплексов дождевых червей ввиду очень крупного размера. Также норные черви служат своеобразным индикатором: их присутствие в полночленном комплексе дождевых червей говорит о благоприятности эдафических факторов и малой нарушенности почв (Dunger, 1974; Перель, 1975; Гераськина, 2016а).

4.3 Классификация комплексов дождевых червей в почве лесных микросайтов

По вкладу жизненных форм в общую плотность населения и биомассу исследованные комплексы дождевых червей четко подразделяются на две группы (рис. 10, 11):

- группа комплексов с высокой долей подстилочных и собственно-почвенных среднеярусных червей;
- группа комплексов с высокой долей почвенно-подстилочных и собственно-почвенных верхнеярусных червей.

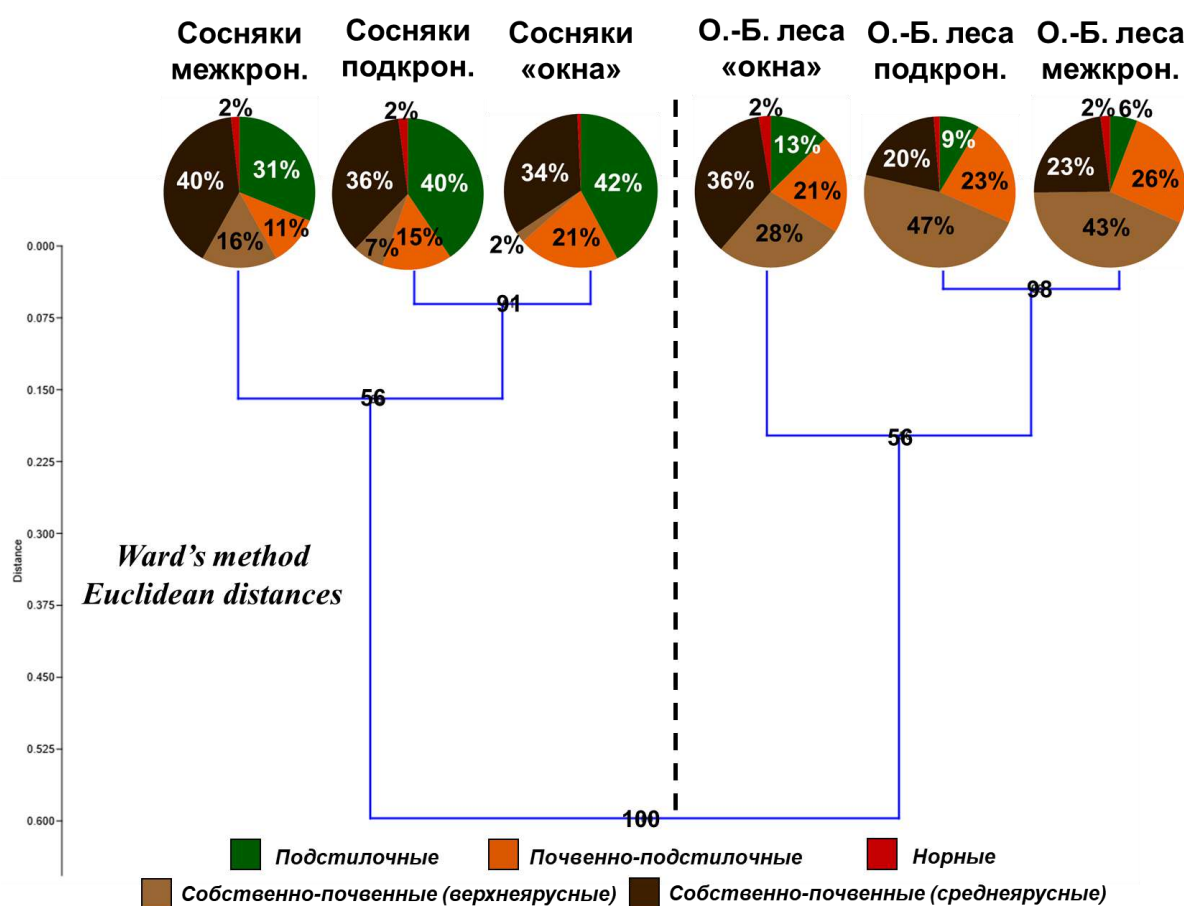


Рис. 10. Классификация комплексов дождевых червей лесных микросайтов по вкладу жизненных форм в общую плотность населения
 Условные обозначения: О.-Б. леса — осиново-березовые папоротниковые леса; межкрон. — межкроновое пространство. подкрон. — подкроновое пространство.

Следует отметить, что выделенные группы комплексов дождевых червей соответствуют группам типов леса, в которых они были обнаружены, что подтверждает закономерности биотопической приуроченности, выявленные выше. При этом в каждой группе есть некоторые особенности, наблюдаемые в зависимости от способа классификации. Например, в группе комплексов дождевых червей с высокой долей почвенно-подстилочных и собственно-почвенных верхнеярусных червей, населяющих осиново-березовые леса, комплексы подкروнового и межкروнового пространств наиболее сходны между собой, так как эти формы являются в них преобладающими, как по вкладу в общую плотность населения, так и в биомассу, в то время как комплекс «окна» в обоих случаях «ответвляется» от них, ввиду значительно высокой доли собственно-почвенных среднеярусных форм (рис. 10, 11).

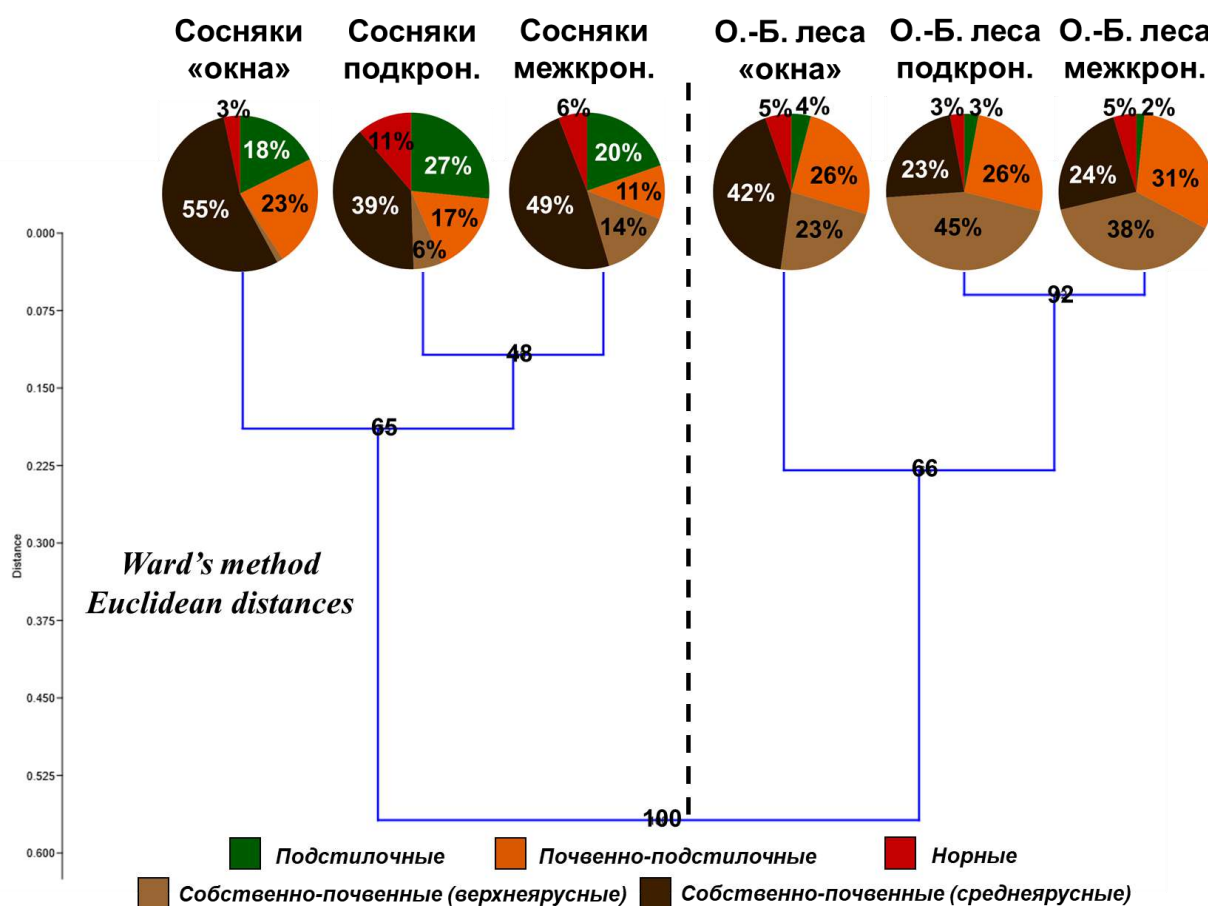


Рис. 11. Классификация комплексов дождевых червей лесных микросайтов по вкладу жизненных форм в общую биомассу
Условные обозначения: см. Рис. 10.

У комплексов дождевых червей в группе с высокой долей подстилочных и собственно-почвенных среднеярусных форм, населяющих разнотравные сосняки, в каждом варианте классификации наблюдается несколько иное «ответвление». В случае с классификацией по вкладу жизненных форм в общую плотность населения, мы наблюдаем наибольшее «сродство» у комплексов подкронового пространства и «окна», поскольку доля подстилочных червей в них наибольшая, а в комплексе межкронового пространства, преобладают собственно-почвенные среднеярусные черви. Однако, при классификации по вкладу в общую биомассу «ответвляется» «окно» из-за невысокой биомассы подстилочных червей и резкого преобладания таковой у собственно-почвенных среднеярусных. Также у комплексов подкронового и межкронового пространства примечателен заметный вклад норных червей в общую биомассу (рис. 11).

Таким образом, объединив все проведенные сравнения комплексов, можно предположить следующее: в осиново-березовых папоротниковых лесах комплексы дождевых червей в разных микросайтах статистически не различаются по суммарным показателям плотности населения и биомассы, но различаются по показателям для собственно-почвенных среднеярусных форм (табл. 4). Поскольку эти различия подтвердились в двух вариантах кластерного анализа, то при дальнейших исследованиях дождевых червей региона допустимо объединять подкроновое и межкроновое пространство осиново-березовых лесов в один микросайт — «подпологовое пространство», а «окна» рассматривать отдельно. В сосняках разнотравных комплексы дождевых червей разных микросайтов статистически не различались между собой по показателям плотности населения и биомассы жизненных форм, а при кластерном анализе они объединялись в одну группу, в пределах которой «ответвления не сохраняли стабильности» при разных вариантах классификации (рис. 10, 11). Следовательно, в разнотравных сосняках региона лесную мозаичность следует считать фактором, не влияющим на структуру, состав и распределение комплексов дождевых червей.

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

5.1 Закономерности вертикального распределения дождевых червей в почве микросайтов разнотравных сосняков и осиново-березовых папоротниковых лесов

В разнотравных сосняках дождевые черви сосредоточены в верхнем слое почвы 0-2 см, который населяют представители всех обнаруженных жизненных форм (рис. 12): у подстилочных червей, доминантов этого слоя, в подкроновом и межкроновом пространствах преобладают взрослые формы (Adult), в «окнах» численность взрослых и ювенильных особей (Juv) сопоставима. В слое 2-5 см подстилочных червей обоих возрастов заметно меньше, глубже они встречаются единично и крайне редко. Плотность населения ювенильных и взрослых особей почвенно-подстилочных форм в слоях почвы 0-2 и 2-5 см невысока; ювенильные особи собственно-почвенных верхнеярусных червей в подкроновом и межкроновом пространствах также населяют слои 0-2 и 2-5 см, взрослые особи единично встречаются во всех слоях почвы, в «окнах» данная форма почти отсутствует. Взрослые особи собственно-почвенных среднеярусных дождевых червей единично встречаются на глубине 0-2 см, в остальных слоях почвы значения их плотности населения почти одинаковы и довольно низки; ювенильные особи наиболее обильны в слоях 2-5 см, с глубиной значения их плотности населения уменьшаются. Эти закономерности наблюдаются во всех микросайтах сосняков (рис. 12).

В осиново-березовых папоротниковых лесах плотность населения дождевых червей значительно выше, чем в сосняках разнотравных; дождевые черви практически равномерно распределены в каждом микросайте по слоям почвы 2-5, 5-10 и 10-30 см, а наибольшие значения плотности населения отмечены в слое 0-2 см что обусловлено высокой численностью ювенильных

особей, особенно почвенно-подстилочных и собственно-почвенных верхнеярусных форм (рис. 12). Для данной группы типов леса характерны следующие закономерности распределения онтогенетических стадий дождевых червей: у почвенно-подстилочных форм наибольшая плотность населения ювенильных особей сосредоточена в слое почвы 0-2 см, значения которой с глубиной уменьшаются, 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 прослеживается увеличение плотности населения взрослых и уменьшение таковой ювенильных особей (рис. 12). Плотность населения подстилочных червей довольно низкая, все возраста главным образом населяют слой почвы 0-2 см.

Весьма наглядно наблюдаемые закономерности дополняют показатели вертикального распределения биомассы дождевых червей (рис. 13). Ввиду небольшого размера и малого веса подстилочных червей и низкой плотности населения представителей прочих форм, в сосняках значения общей биомассы дождевых червей как бы «выравниваются» по всем слоям в каждом микросайте — показатели невысокие и статистически значимо не отличаются друг от друга. В осиново-березовых папоротниковых лесах также наблюдается некая «выравненность», но показатели общей биомассы выше (рис. 13). Ювенильные особи в данной группе типов леса вносят весомый вклад в значение показателей плотности населения дождевых червей, в то время как вклад в общую биомассу в основном приходится на взрослых особей; ведь в самых населенных слоях почвы 0-2 см показатели биомассы меньше, чем в остальных (межкроновое пространство и «окна») или сопоставимы с ними (подкроновое пространство). Закономерности распределения биомассы отдельных жизненных форм полностью совпадают с закономерностями, выявленными при анализе распределения плотности населения: наибольшие значения плотности населения ювенильных особей почвенно-подстилочных и собственно-почвенных верхнеярусных форм отмечены в слое почвы 0-2 см; наибольшие значения биомассы взрослых

особей почвенно-подстилочных форм наблюдаются в слоях 2-5 и 5-10 см, собственно-почвенных верхнеярусных — 5-10 и 10-30 см. У собственно-почвенных среднеярусных форм схожая закономерность распределения биомассы более четко прослеживается только в «окнах», так как в подкроновом и межкroновом пространствах плотность населения взрослых довольно низка и показатели их биомассы сопоставимы с таковыми у ювенильных, которые несмотря на высокую численность имеют сравнительно малый вес (рис. 13). У подстилочных форм заметный вклад в общую биомассу прослеживается только у взрослых особей.

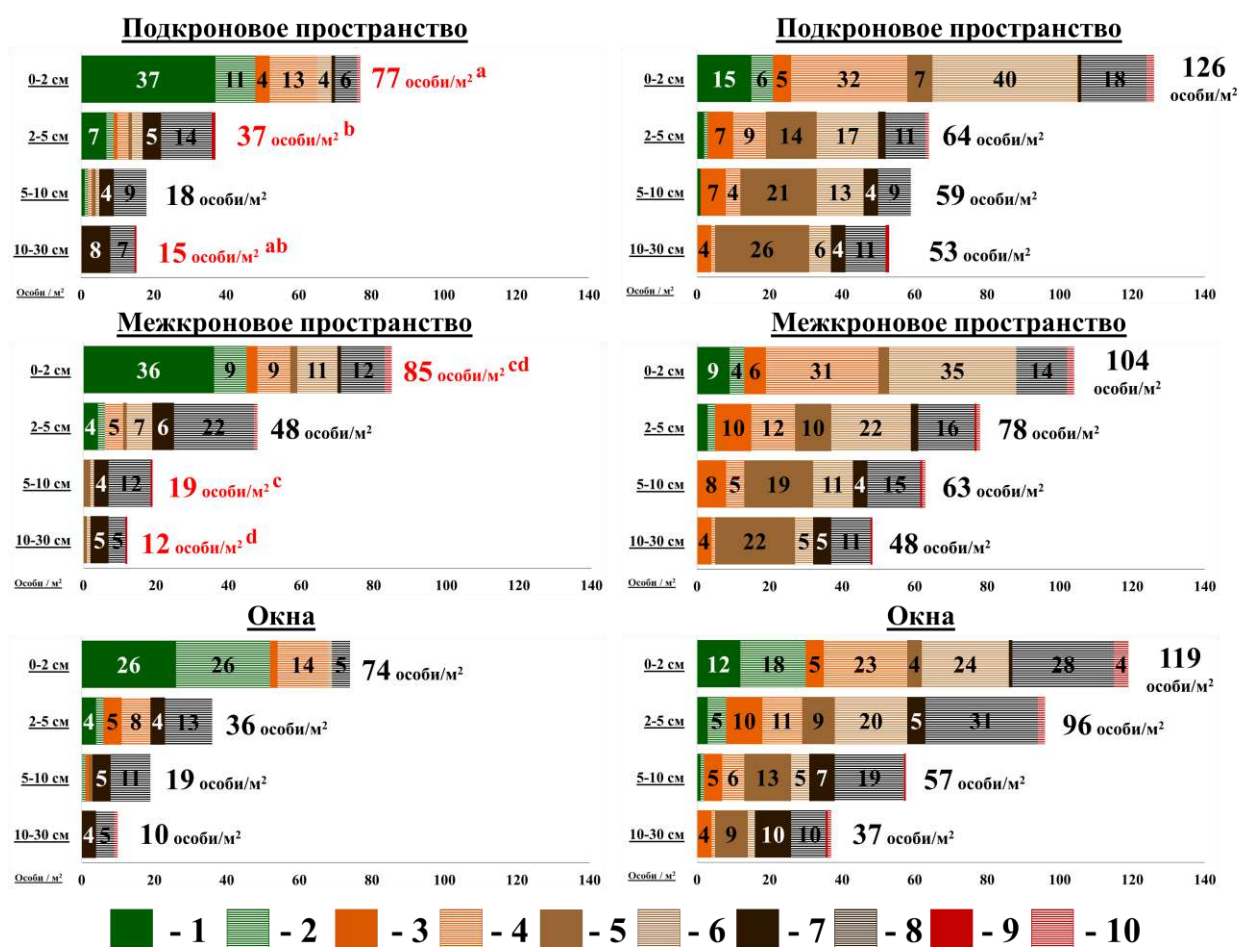


Рис. 12. Вертикальное распределение плотности населения дождевых червей (особей/м²) в микросайтах сосняков (слева) и осиново-березовых лесов (справа)

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.

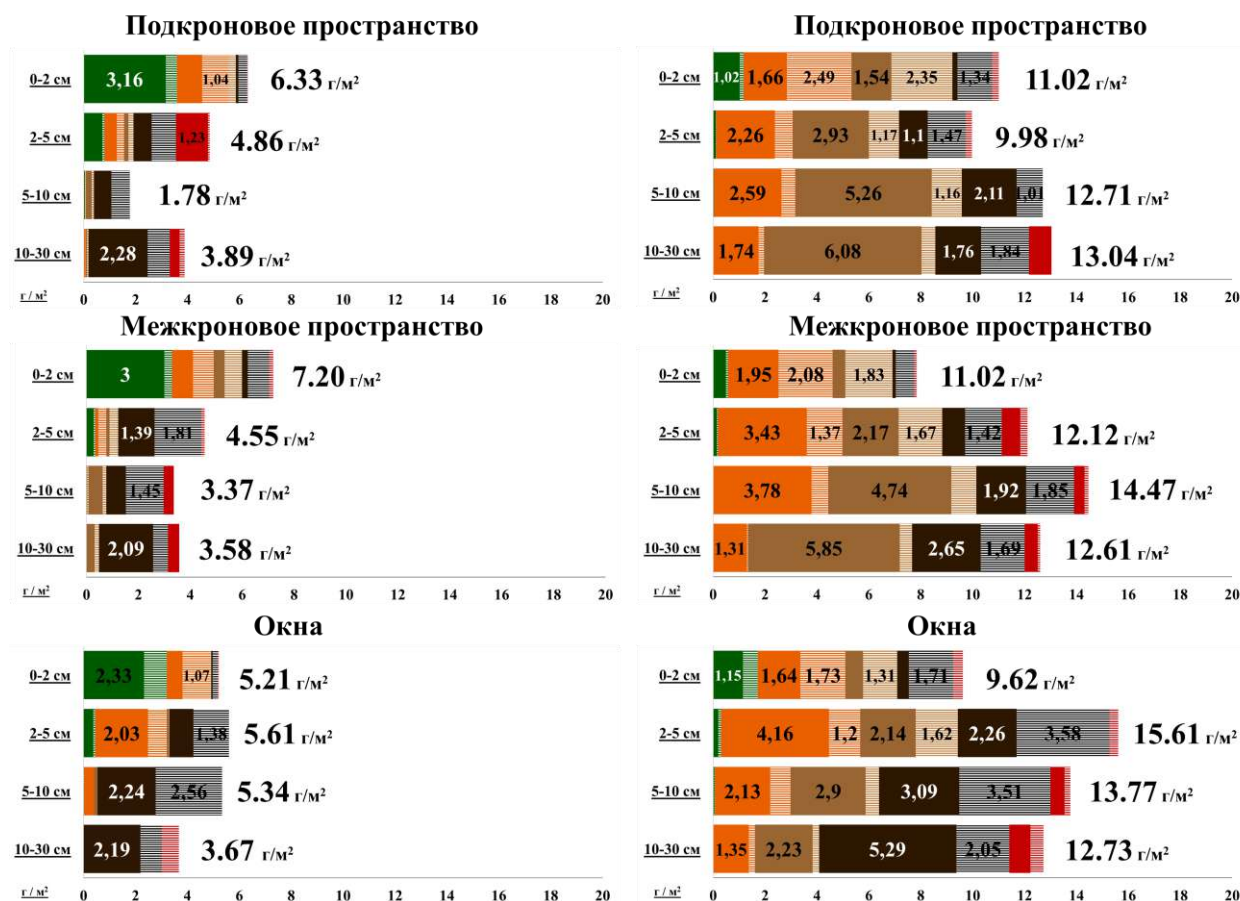


Рис. 13. Вертикальное распределение биомассы дождевых червей (г/м^2) в микросайтах сосняков (слева) и осиново-березовых лесов (справа)

Условные обозначения: см. Рис. 12.

Примечание: отсутствие подписи — биомасса менее 1 г/м^2 .

Отдельно следует отметить роль норных червей *E. n. nordenskioldi*. Плотность населения ювенильных особей очень низкая, а взрослые зачастую встречаются единично как в разных группах типов леса, так и в отдельных микросайтах (рис. 12, 13), но при этом вклад последних в общую биомассу комплекса довольно существенен из-за их крупных размеров (Zicsi, 1983). Поскольку представители этой жизненной формы обитают в продольных вертикальных ходах и питаются растительным опадом (Перель, 1975; Тиунов, Scheu, 1999; Тиунов, 2003; Reed et al., 2023), то обнаружить их можно в любом слое почвы, что и наблюдалось в данном исследовании.

В имеющихся работах по оценкам вертикального распределения педобионтов дождевые черви рассмотрены исключительно на уровне семейства, видов или в составе группы почвенных сапрофагов (Горизонтова и др., 1957; Гришина, 1968; Волковинцер, 1973; Козулько, 1998). Наше

исследование показало, что в каждом лесном микросайте закономерности вертикального распределения дождевых червей схожи, однако, они существенно различаются в двух контрастных группах типов леса. Полученные различия обосновываются взаимосвязью некоторых экологических факторов лесных биотопов с принадлежностью дождевых червей к определенной жизненной форме, их онтогенетическим состоянием, а также показателями плотности населения и биомассы.

В сосняках разнотравных с дерново-слабоподзолистыми песчаными почвами подстилка мощная (до 8 см), а гумусовый горизонт слаборазвитый (Таран и др., 1979), что обуславливает высокую численность дождевых червей в верхних слоях почвы (0-2 см), среди которых преобладает *D. octaedra* — широко распространенный в бореальной и лесостепной зоне подстилочный вид, приспособленный к обитанию в кислых и слабогумусированных почвах (Берман и др., 2001, 2002а; Мещерякова, 2011). В свою очередь в осиново-березовых лесах подстилка маломощная (2-4 см), и подстилочные черви по большей части обитают в валежнике (Ермолов, 2024). Подстилочные черви не расселяются на большие глубины, поэтому у них не наблюдается четкого разделения разных возрастов по конкретным слоям почвы в обеих группах типов леса.

Поскольку откладка коконов у дождевых червей происходит на поверхности (Чекановская, 1960; Перель, 1979), то в каждой группе типов леса в слое почвы 0-2 см у прочих жизненных форм преобладают ювенильные особи.

Лиственная подстилка осиново-березовых лесов более питательна для почвенно-подстилочных червей, в частности зачастую единственного, но обильно встречающегося представителя этой формы *L. rubellus*, в то время как в сосняках кислую хвойную подстилку с примесью листвы подлеска населяет более выносливый и немногочисленный *E. n. nordenskioldi* (почвенно-подстилочная форма) (Берман и др., 2019). Наибольшая численность ювенильных особей этой формы отмечена в слое почвы 0-2 см

(в сосняках значение меньше, в осиново-березовых лесах больше). Взрослые особи, питающиеся на поверхности, обычно населяют гумусовый горизонт (Перель, 1975), поэтому в сосняках они практически не встречаются глубже 2-5 см, а в осиново-березовых лесах с темно-серыми лесными почвами, которые умеренно увлажнены и имеют сравнительно мощный гумусовый горизонт (Почвы..., 1966; Таран и др., 1979), могут обитать на глубине 10-30 см, но чаще всего были отмечены в слоях почвы 2-5 и 5-10 см. Также темно-серые лесные почвы осиново-березовых лесов благоприятствуют обилию собственно-почвенного верхнеярусного *O. lacteum* — влаголюбивого калькофильного гумусопотребителя, столь редкого в сосняках и изобиливающего в речных поймах и мелколиственных лесах лесостепного Приобья Новосибирской области (Ермолов 2020, 2024). В нашем случае, вид является одним из доминантов осиново-березовых папоротниковых лесов, ювенильные особи которого, особенно мелкие, недавно вышедшие из коконов, изобилиуют в слое почвы 0-2 см; с глубиной их численность уменьшается, при этом встречаются ювенильные особи более крупных размеров, а численность взрослых растёт и достигает максимума в слоях 5-10 и 10-30 см. Мощность гумусового горизонта в темно-серых почвах может достигать 15-25 см, а представители данной жизненной формы не только питаются в гумусовом горизонте, но и населяют его (Перель, 1975). Такую же закономерность мы наблюдаем и у группы собственно-почвенных среднеярусных червей, питающихся в гумусовом горизонте, и прокладывающих ходы в минеральном (Перель, 1975). В сосняках они практически полностью представлены видом *E. n. pallida*, для которого характерны холодо- и засухоустойчивость (взрослые и ювенильные особи были обнаружены в слое почвы 10-30 см, где уже начинался песчаный горизонт), но при этом сравнительно небольшой размер и вес (Всеволодова-Перель, Лейрих, 2014), по сравнению с обитающим в осиново-березовых папоротниковых лесах *A. caliginosa*, взрослые особи которого несмотря на низкую численность вносят значительный вклад в общую биомассу

комплекса, нередко превосходя по весу ювенильных, численность которых намного выше (рис. 12, 13).

Норные черви *E. n. nordenskioldi* в виду своей экологической пластичности населяют практически все типы лесов Западной Сибири (Перель, 1994; Всеволодова-Перель, Лейрих, 2014). Иногда представители данной группы откладывают коконы не на поверхности почвы, а в ответвления своих ходов (Перель, 1975; Гераськина, Шевченко, 2018), поэтому ювенильных особей, как и взрослых, возможно обнаружить на разных глубинах. Следовательно, у норных форм, как и у подстилочных, не наблюдается четкого вертикального распределения возрастов по слоям почвы.

5.2 Стабильность вариантов вертикального распределения дождевых червей в почве лесных микросайтов в течение летнего сезона

Для лесов, отдельно рассматриваемых в данной части исследования, справедливы закономерности вертикального распределения дождевых червей в почве, выявленные для группы типов в целом. Так во всех микросайтах сосняка разнотравного (Заельцовский бор) дождевые черви, особенно подстилочные и ювенильные особи прочих жизненных форм, преобладали в слое почвы 0-2 см, а в более глубоких слоях их плотность населения была довольно низка и в большинстве случаев примерно одинакова (рис. 14). И хотя в «окнах» суммарные показатели плотности населения и биомассы дождевых червей в слое 0-2 см были меньше таковых в межкроновом и подкroновом пространствах, эти различия оказались статистически незначимыми. Значения суммарной биомассы для каждого слоя почвы в этом сосняке сравнительно невысокие и почти «выравнены» из-за малой массы подстилочных червей и ювенильных особей других форм в слое почвы 0-2 см и низкой плотности населения почвенно-подстилочных и собственно-почвенных форм в более глубоких слоях (рис. 15). В течение всего летнего

сезона полученная закономерность сохраняется, несмотря на небольшие «колебания» числовых значений, которые могут быть связаны с перемещением червей при совершении вертикальных миграций в почве и горизонтальных на ее поверхности с целью расселения, поисков партнера или откладки коконов (Горизонтова и др., 1957; Гераськина, 2016а).

В осиново-березовом папоротниковом лесу (окрестности села Быково) закономерности вертикального распределения дождевых червей были также в целом сходны с таковыми для всей группы типов (рис. 16, 17): высокие значения плотности населения дождевых червей слое почвы 0-2 см из-за обилия ювенильных особей разных жизненных форм, четко выраженное распределение онтогенетических стадий по слоям почвы у почвенно-подстилочных и собственно-почвенных верхне- и среднеярусных форм, почти равномерное распределение суммарной биомассы дождевых червей по всем изученным слоям почвы или ее увеличение с глубиной за счет увеличения численности взрослых особей. При этом показатели плотности населения и биомассы дождевых червей в слоях почвы подкронового и межкронового пространств слабо различались между собой в разные периоды учета, в то время как в «окнах» показатели плотности населения и биомассы в начале сезона (июнь) были выше, чем в последующих учетах (июль, август-начало сентября), хотя между ними нет статистически значимых различий (рис. 16, 17). Это объясняется сравнительно высокой долей взрослых особей основных жизненных форм комплекса, так как начало лета считается наиболее благоприятным сезоном для размножения дождевых червей, которые скапливались в окнах как в более влажных местообитаниях, а в дальнейшем могли мигрировать в другие микроместообитания (Малевич, 1951; Shevchenko et al., 2021). Тем не менее, суть закономерностей вертикального распределения от этого не меняется и сохраняет общую тенденцию в течение всего летнего сезона.

Таким образом, мы можем утверждать, что варианты вертикального распределения дождевых червей в почве, полученные для определенной

группы типов леса лесостепного Приобья Новосибирской области, стабильны на протяжении летнего сезона, который наиболее благоприятен для их активной жизнедеятельности, и могут быть использованы как экологический признак при изучении сообществ дождевых червей в лесных экосистемах региона. По-видимому, подобная стабильность характерна и для сообществ дождевых червей других биотопов лесостепного Приобья Новосибирской области.

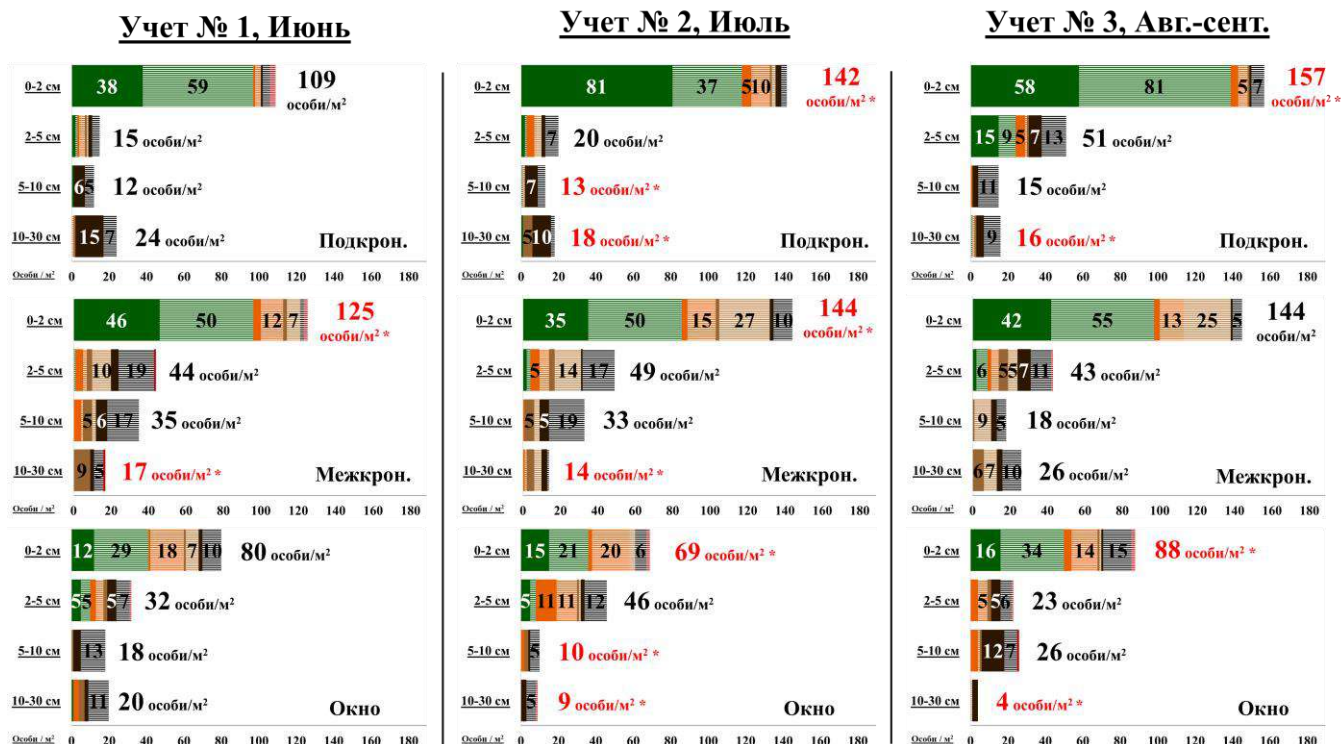


Рис. 14. Вертикальное распределение плотности населения дождевых червей (особи/м²) в микросайтах сосняка разнотравного (Заельцовский бор) в течение летнего сезона.

Условные обозначения: см. Рис. 12.

* — статистически значимые различия между слоями почвы в пределах микросайта, $p < 0.05$ (критерий Краскела-Уоллиса).

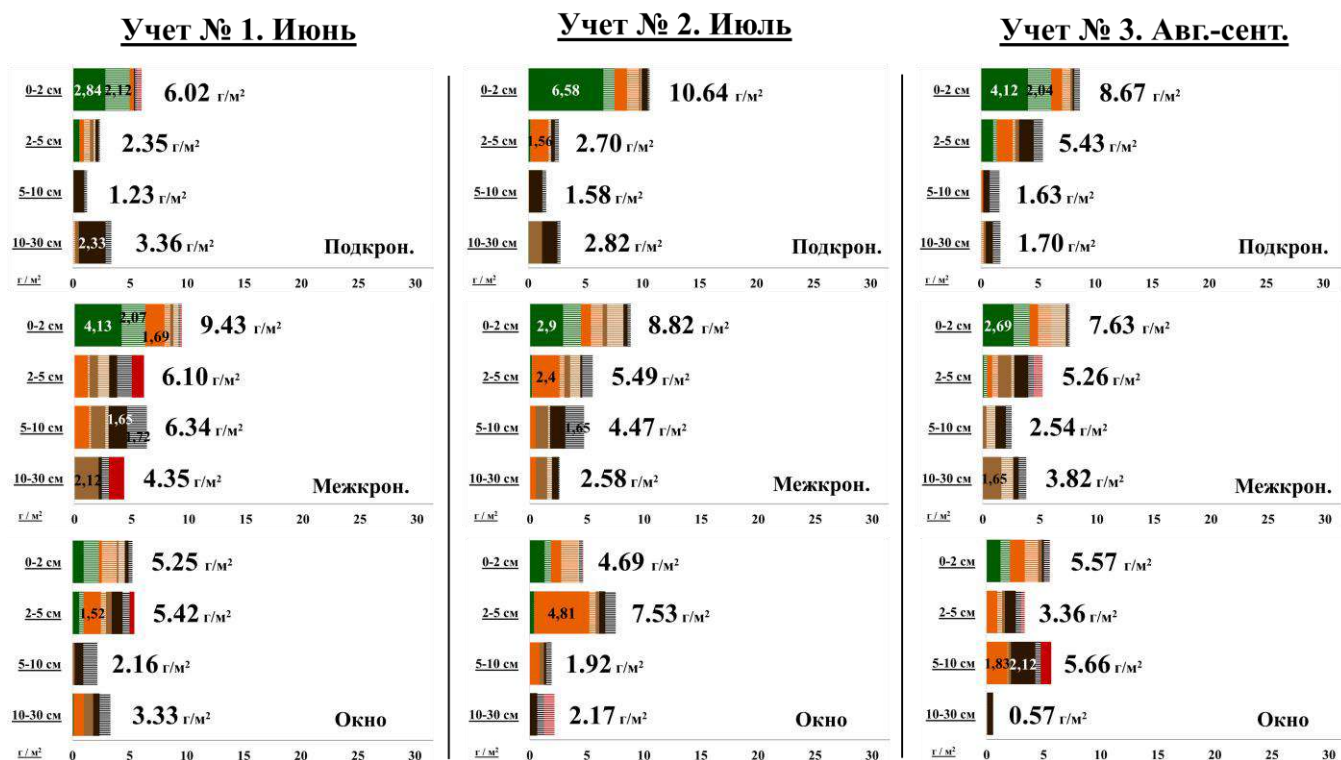


Рис. 15. Вертикальное распределение биомассы дождевых червей (г/м²) в микросайтах сосняка разнотравного (Заельцовский бор) в течение летнего сезона.

Условные обозначения: см. Рис. 12, 13.

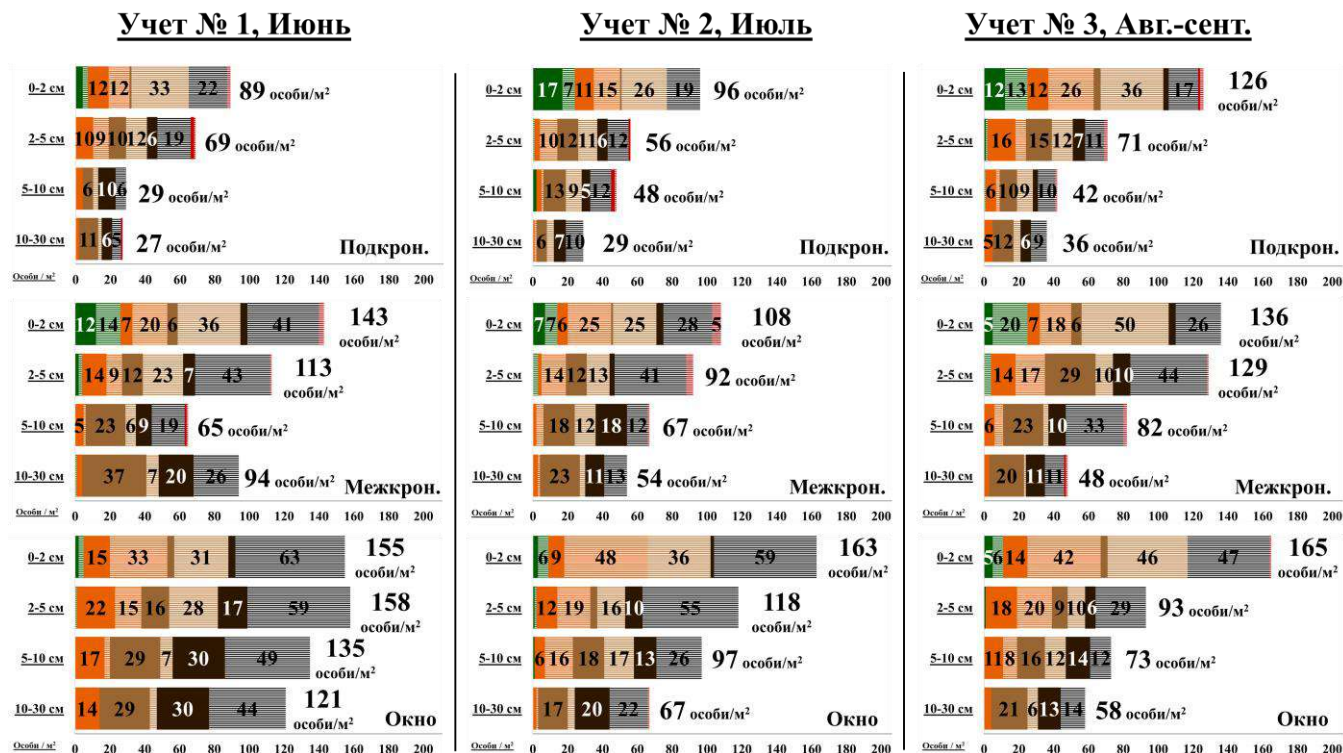


Рис. 16. Вертикальное распределение плотности населения дождевых червей (особи/м²) в микросайтах осиново-березового папоротникового леса (окр. с. Быково) в течение летнего сезона
Условные обозначения: см. Рис. 12.

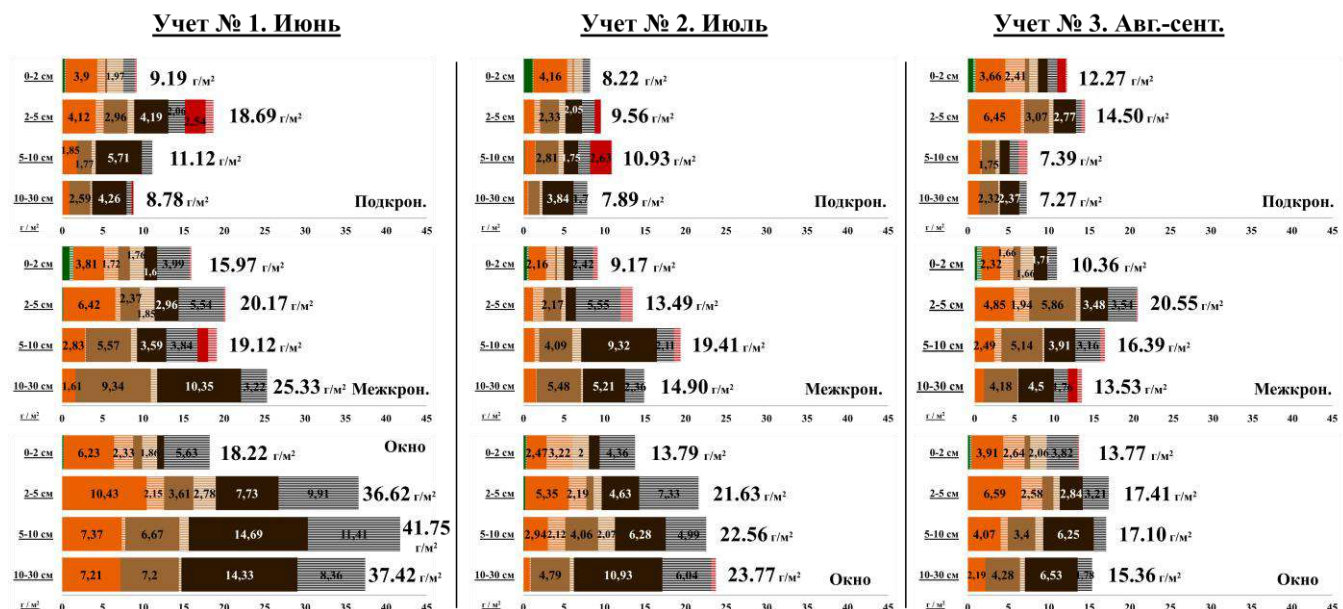


Рис. 17. Вертикальное распределение биомассы дождевых червей (г/м²) в микросайтах осиново-березового папоротникового леса (окр. с. Быково) в течение летнего сезона
Условные обозначения: см. Рис. 12, 13.

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

6.1 Общая характеристика и классификация комплексов дождевых червей в валежнике сосняков разнотравных и осиново-березовых папоротниковых лесов

В валежнике сосняков разнотравных почти все население комплекса дождевых червей представлено подстилочными *D. octaedra*, *D. rubidus* и почвенно-подстилочным *E. n. nordenskioldi*. Собственно-почвенный среднеярусный *E. n. pallida* и норный *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, что вероятно объясняется меньшей мощностью подстилки в «окнах», в то время как показатели плотности населения и биомассы прочих видов и жизненных форм, в том числе и в редко встречающемся в сосняках березовом валежнике, практически одинаковы (табл. 6, 7).

В осиново-березовых папоротниковых лесах валежник населен полночленным комплексом жизненных форм 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, показатели их плотности населения и биомассы сопоставимы (табл. 6, 7).

Несмотря на то, что состав населения дождевых червей валежника главным образом обусловлен их разнообразием в почве лесов, в ряде случаев

нами был обнаружен не отмеченный в почве почвенно-подстилочный синантропный космополит *E. fetida*. Также сравнительно часто встречались довольно редкие в почвенных пробах *E. sibirica* и *D. rubidus*, последний из которых был субдоминантом среди подстилочных форм. Это показывает биотопическую приуроченность данных видов к валежнику.

Таблица 6.

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

Плотность населения (особей/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	—
<u>Итого</u>	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	—
<u>Итого</u>	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).

Таблица 7.

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

Плотность населения (особей/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> ^Н	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
<i>Итого</i>	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> ^Н	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
<i>Итого</i>	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. Табл. 6, ^Н — норная форма.

По аналогии с лесными микросайтами для комплексов дождевых червей валежника была проведена классификация по вкладу жизненных форм как в общую плотность населения, так и в общую биомассу, по результатам которой в каждом варианте были выделены следующие основные группы (рис. 18, 19):

- группа комплексов с высокой долей населения подстилочных червей;
- группа комплексов с высокой долей населения почвенно-подстилочных червей.

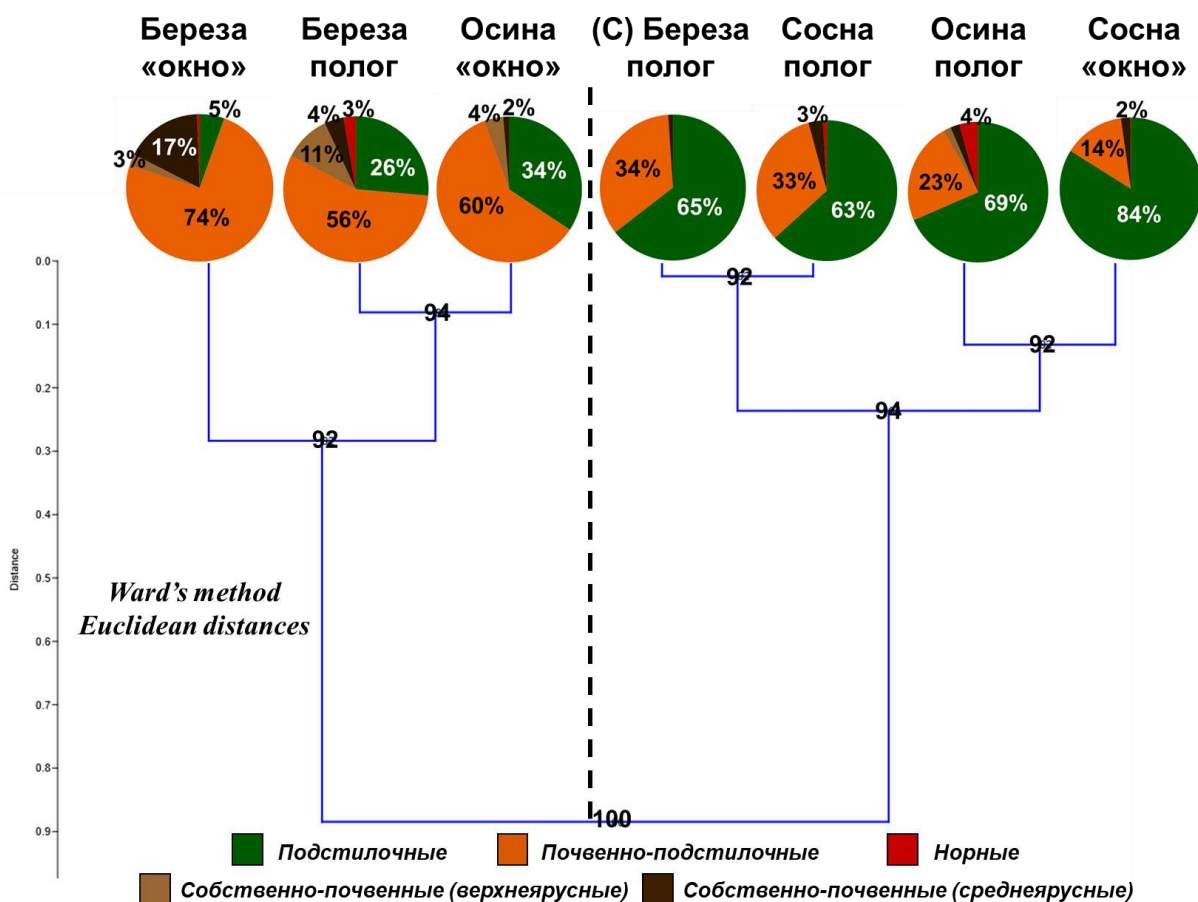


Рис. 18. Классификация комплексов дождевых червей валежника по вкладу жизненных форм в общую плотность населения
Условные обозначения: (С) — проба из сосняка разнотравного.

Примечательно, что в данном случае классификации мы не наблюдаем четкого разделения по признаку «вид дерева», поскольку в валежнике разных видов деревьев комплексы дождевых червей могут иметь сходную структуру. По этой же причине нет и явного разделения комплексов дождевых червей валежника по принадлежности к конкретной группе типов леса. Например,

валежник осины из-под полога осиново-березового леса, ввиду преобладания в нем подстилочных червей, по своей структуре схож со всеми изученными вариантами валежника в сосняках разнотравных. Зависимость населения валежника от приуроченности к лесным микросайтам слабо прослеживалась только в сосняках разнотравных, где плотность населения и биомасса комплекса дождевых червей была больше в «окнах», чем под пологом (табл. 6). В осиново-березовых лесах существенных различий в данном случае нет.

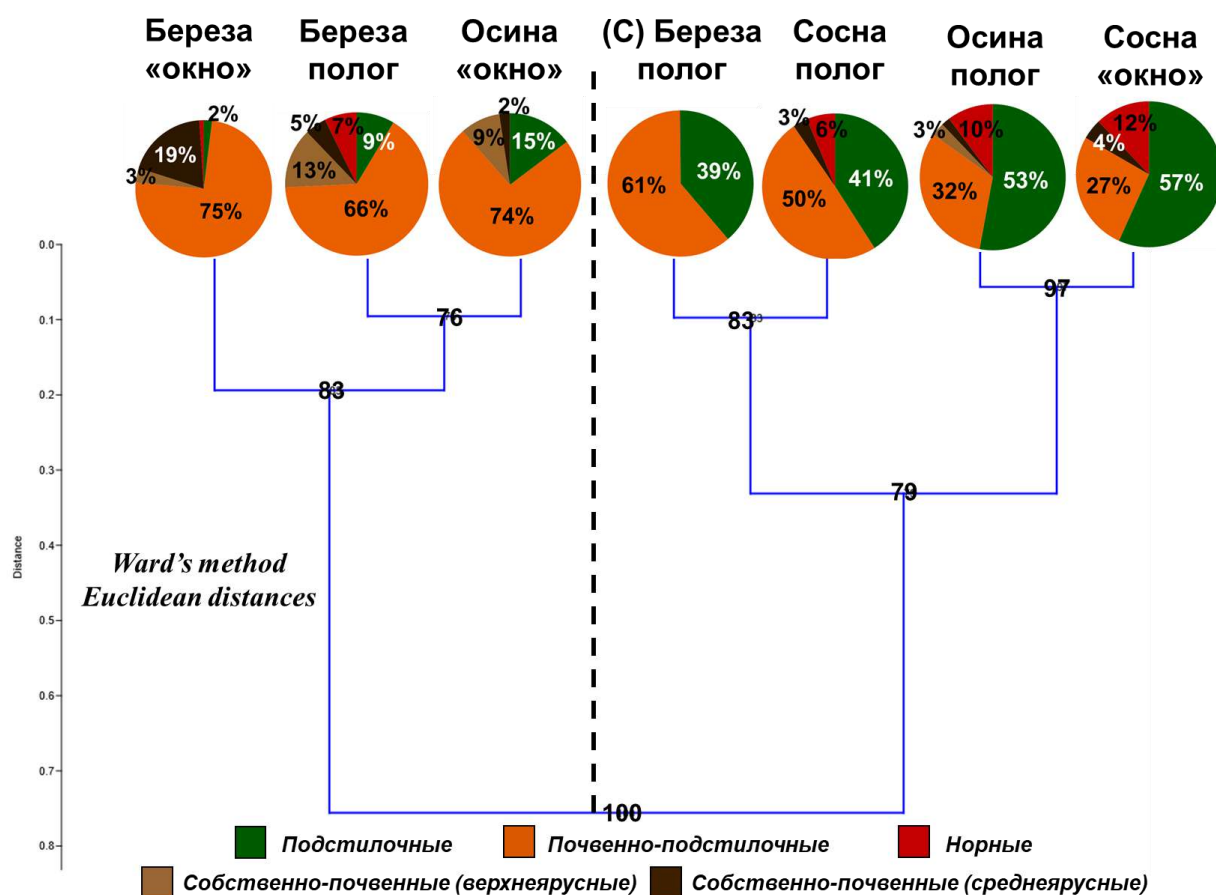


Рис. 19. Классификация комплексов дождевых червей валежника по вкладу жизненных форм в общую биомассу
Условные обозначения: см. Рис. 18.

Несмотря на сходную структуру, комплексы дождевых червей валежника могут различаться по видовому составу даже в пределах одной группы: так в группе с преобладанием в населении почвенно-подстилочных червей в валежнике березы под пологом эта форма представлена *L. rubellus* и *E. n. nordenskioldi* и *E. fetida*, в «окне» — *L. rubellus* и *E. n. nordenskioldi*, а в осиновом валежнике — только *L. rubellus*. 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 (табл. 7).

В варианте классификации комплексов по вкладу жизненных форм в общую биомассу прослеживается довольно весомый вклад норных червей при их сравнительно невысокой численности. У собственно-почвенных червей во всех случаях вклад в общую биомассу комплекса сопоставим с таковым в общую плотность населения. У почвенно-подстилочных червей в группе, где они преобладают, вклад в биомассу также сопоставим с таковым в общую плотность населения. В группе с высокой долей подстилочных червей вклад преобладающей формы в общую биомассу комплексов заметно ниже, так как для подстилочных червей характерны мелкий размер и небольшой вес; в данной группе весьма заметен вклад в общую биомассу почвенно-подстилочных червей, являющихся по сути субдоминантами комплексов (рис. 18, 19).

6.2 Роль валежника в вертикальном распределении дождевых червей

Следует отметить, что валежник мелколиственных деревьев по органолептическим свойствам более влажный и мягкий, чем хвойных, чем обусловлено присутствие в нем дождевых червей определенных жизненных форм. Ряд исследований показал что в валежнике хвойных деревьев подстилочные и почвенно-подстилочные черви способны обитать длительное время, нередко в течение всей жизни, и размножаться, о чем свидетельствуют найденные коконы; напротив, в валежнике мелколиственных деревьев помимо этих форм также подолгу могут обитать собственно-почвенные и норные черви, в то время как валежник хвойных при достаточной влажности они используют лишь в качестве временного убежища (Гераськина, 2016б,г, 2022; Гераськина, Шевченко, 2018).

Особенности структуры комплексов дождевых червей в валежнике исследованных лесов позволяют рассматривать его как своеобразный «дополнительный ярус» при оценке вертикального распределения дождевых червей в лесной почве:

- валежник в сосняках разнотравных, как сосновый, так и редко встречающийся березовый, в плане населения дождевых червей можно считать своего рода «*продолжением*» верхних слоев почвы (0-2 и 2-5 см), так как он населен в основном подстилочными и почвенно-подстилочными дождевыми червями, *D. octaedra*, *D. rubidus*, и *E. n. nordenskioldi*, соответственно, которые проникают туда из подстилки и почвы; норные и собственно-почвенные среднеярусные черви по большей части отмечены в нем единично;

- в валежнике осиново-березовых папоротниковых лесов большую часть комплексов дождевых червей составляют почвенно-подстилочные черви *L. rubellus* и, что примечательно, *E. n. nordenskioldi* (за исключением валежника осины под пологом леса, где доминировали подстилочные черви). Но также в березовом и осиновом валежнике довольно заметно представлены обе группы собственно-почвенных червей (*O. lacteum*, *A. caliginosa*) и неоднократно встречающиеся норные черви (*E. n. nordenskioldi*), причем как взрослые, так и ювенильные особи. В большинстве комплексов валежника осиново-березовых лесов данные формы представлены практически в равном соотношении. Из этого следует, что валежник в осиново-березовых лесах является не продолжением верхних слоев почвы, а отдельным **обособленным микросайтом**, в котором, как и в лесной почве, сосредоточен полночленный комплекс жизненных форм дождевых червей (только доля населения собственно-почвенных форм в нем значительно меньше).

Наглядно вышеизложенные суждения подтверждает сравнительный анализ долевого соотношения онтогенетических стадий дождевых червей разных жизненных форм в валежнике (рис. 20). В сосняках разнотравных основу комплексов составляют подстилочные черви, у которых взрослые и

ювенильные особи представлены в соотношении 1:1 или 1:3, и ювенильные особи почвенно-подстилочных червей, за исключением березового валежника, где изобиливали взрослые почвенно-подстилочные черви. Доли от биомассы комплекса у взрослых и ювенильных особей почвенно-подстилочных и подстилочных червей практически сопоставимы, несмотря на высокую численность последних. При большей массе, численность собственно-почвенных среднеярусных и норных крайне мала (табл. 6). Полученное соотношение очень схоже с результатами анализа вертикального распределения дождевых червей в почве разнотравных сосняков для слоев 0-2 и 2-5 см (см. Главу 5).

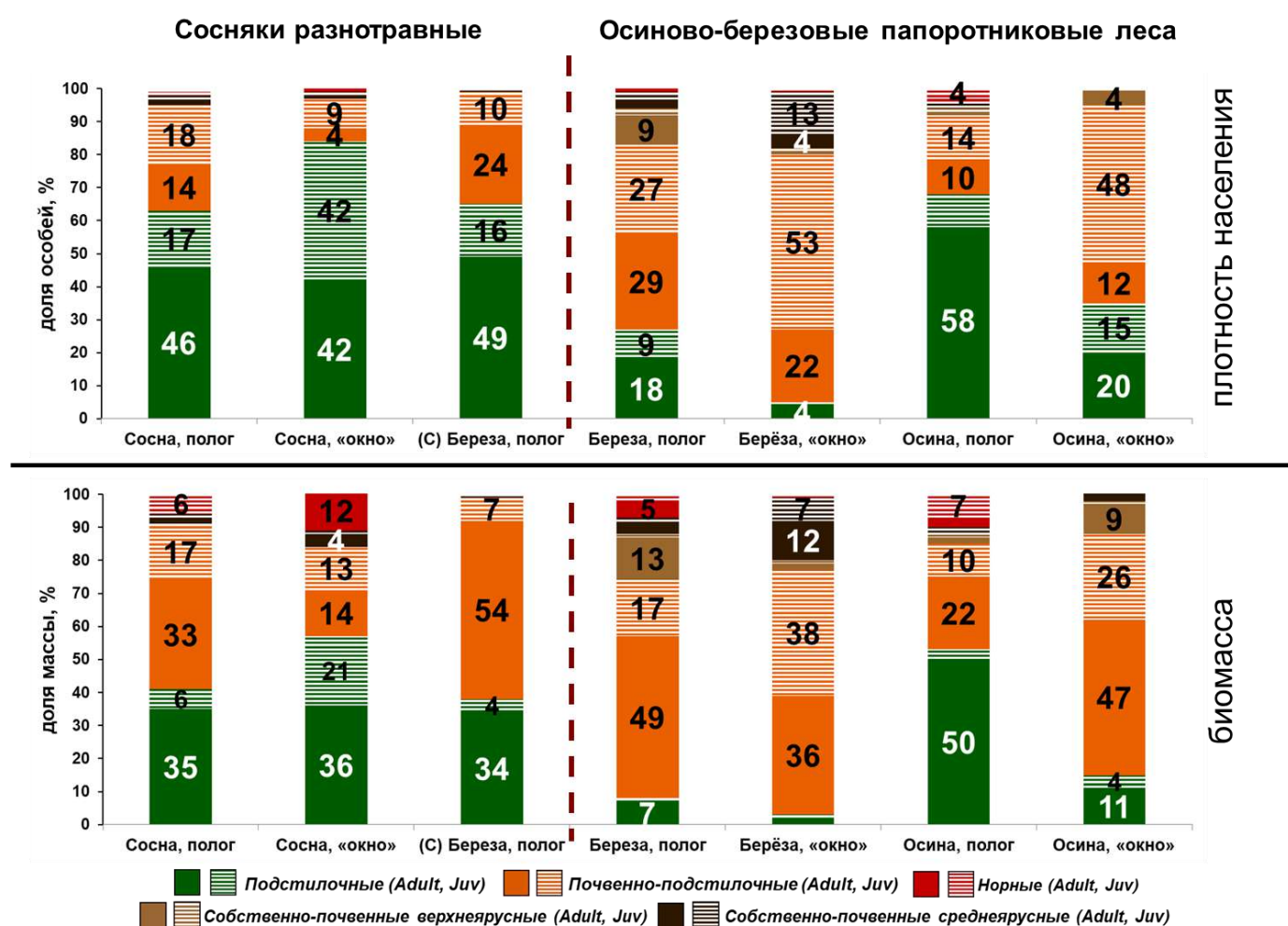


Рис. 20. Долевое соотношение онтогенетических стадий дождевых червей разных жизненных форм в валежнике исследованных лесов, (%)

Условные обозначения: см. Рис. 18.

Примечание: отсутствие подписи — доля менее 4 %.

В осиново-березовых папоротниковых лесах при изобилии почвенно-подстилочных дождевых червей валежник (за редким исключением) буквально «пестрит» разнообразием жизненных форм и онтогенетических стадий дождевых червей (рис. 20; табл. 6). Такие комплексы по своей структуре напоминают некое «усреднение» вариантов вертикального распределения дождевых червей в слоях 0-2, 2-5, 5-10 и 10-30 см почвы осиново-березовых лесов, так как в каждом из них присутствует полночленный, а в некоторых и полновозрастной комплекс дождевых червей (см. Главу 5).

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.

6.3 Сравнительный анализ структуры комплексов дождевых червей валежника *Pinus sylvestris* и *Betula pendula* в благоприятный и засушливый летние сезоны

6.3.1 Различия в населении дождевых червей валежника *Pinus sylvestris* и *Betula pendula*

Основу населения валежника в исследованных типах леса составляют виды-космополиты (*D. octaedra*, *L. rubellus*, *O. lacteum*, *A. caliginosa*), тогда как численность представителей азиатской люмбрикофауны (*E. n. nordenskioldi*, *E. n. pallida*, *E. sibirica*) сравнительно низка.

При сравнении данных о населении дождевых червей в почве (в пересчете на единицу объема, м³) с таковыми в валежнике, мы получили, что в сосняке разнотравном плотность населения и биомасса дождевых червей в почве и в валежнике одинаковы, а в осиново-березовом лесу показатели для почвы выше (табл. 8). Но в то же время для комплексов дождевых червей

валежника *Pinus sylvestris* характерно довольно невысокое функциональное разнообразие, по сравнению с комплексами валежника *Betula pendula*.

Таблица 8.

Обобщенные значения населения дождевых червей в почве микросайтов лесов и в валежнике, при расчете на единицу объема (min-max)

Обобщенные количественные характеристики	Сосняк разнотравный (Заельцовский бор)		Осиново-березовый папоротниковый лес (окр. с. Быково)	
	Почва	Валежник <i>Pinus sylvestris</i>	Почва	Валежник <i>Betula pendula</i>
Плотность населения, особи/м ³	473-974	487-928	723-1600	645-679
Биомасса, г/м ³	59.19-95.65	35.87-70.84	181.48-281.52	102.70-119.78

В валежнике *Pinus sylvestris* сосняка разнотравного (Заельцовский бор) практически все население было представлено только подстилочными червями, преимущественно *D. octaedra*. в то время как в валежнике *Betula pendula* осиново-березового папоротникового леса (окр. с. Быково) нами был обнаружен полночленный комплекс дождевых червей с доминированием почвенно-подстилочного *L. rubellus*, и довольно значительной долей собственно-почвенных червей (*O. lacteum*, *A. caliginosa*), подстилочные черви по большей части были представлены *D. rubidus*.

Валежник *Pinus sylvestris* считается менее благоприятным местообитанием для дождевых червей, так как он более сухой, чем березовый, и содержит смолу, которая служит средством защиты от фитофагов и препятствует заселению многих редуцентов (Луговая и др., 2013; Стороженко, 2018). Поэтому подстилочные черви, населяющие сосновый валежник, по большей части были сосредоточены под моховыми наростами и корой, а непосредственно в самой разлагающейся древесине внутри фрагмента ствола встречались редко. Собственно-почвенные среднеярусные и норные черви в сосновом валежнике были найдены только под корой, отмечены единично.

В валежнике *Betula pendula* у дождевых червей не наблюдалось четкой приуроченности к определенному «слою»: представители различных видов и жизненных форм, как взрослые, так и ювенильные особи, населяют моховые наросты, обитают под корой и в толще разлагающейся древесины. По всему объему валежника изобиловали почвенно-подстилочные черви разных возрастов, а в части упавшего ствола, соприкасающейся с почвой, чаще встречались собственно-почвенные черви, которые оттуда распространялись по всему валежнику. Норные черви в березовом валежнике были единично найдены только в толще древесины.

6.3.2 Изменение структуры комплексов дождевых червей валежника *Pinus sylvestris* и *Betula pendula* в благоприятный и засушливый летние сезоны

В течение благоприятного летнего сезона (2022) структура комплексов дождевых червей сохраняла определенную стабильность, так как валежник периодически увлажнялся осадками (см. Главу 2), что предотвращало его чрезмерное перегревание и высыхание.

В сосняке разнотравном на протяжении летнего сезона все население валежника *Pinus sylvestris* составляли подстилочные черви (табл. 9, рис. 21) (за исключением единично обнаруженных собственно-почвенных среднеярусных *E. n. pallida*). Значения показателей общей плотности населения и биомассы дождевых червей к концу сезона становились ниже, так как взрослые особи могли покидать валежник с целью миграций и расселения, а масса оставшихся ювенильных особей была существенно меньше, чем взрослых.

Таблица 9.

Население дождевых червей в валежнике *Pinus sylvestris*
в летние сезоны 2022-2023 гг. (X±SE)

Плотность населения, особей/м ³							
Жизненная форма	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/м ³							
Жизненная форма	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, ^b, ^c, ^d — статистически значимые различия общих показателей межгодовых периодов учета, *, ** — статистически значимые различия межгодовых показателей отдельных видов, $p < 0.05$ (критерий Краскела-Уоллиса).

В осиново-березовом папоротниковом лесу в валежнике *Betula pendula* мы не наблюдали существенных различий в показателях биомассы дождевых червей на протяжении благоприятного сезона; значительно отличались лишь только показатели плотности населения второго учета (июль) за счет увеличения доли подстилочных червей (табл. 10). Как правило в мелколиственных лесах подстилка маломощная, в связи с чем подстилочные черви большую часть лета в основном населяют валежник (Ермолов, 2020;

Гераськина, Шевченко, 2018; Гераськина и др., 2020), однако наибольший вклад в биомассу комплекса на протяжении всего сезона вносили почвенно-подстилочные черви (рис. 22), особенно *L. rubellus*.

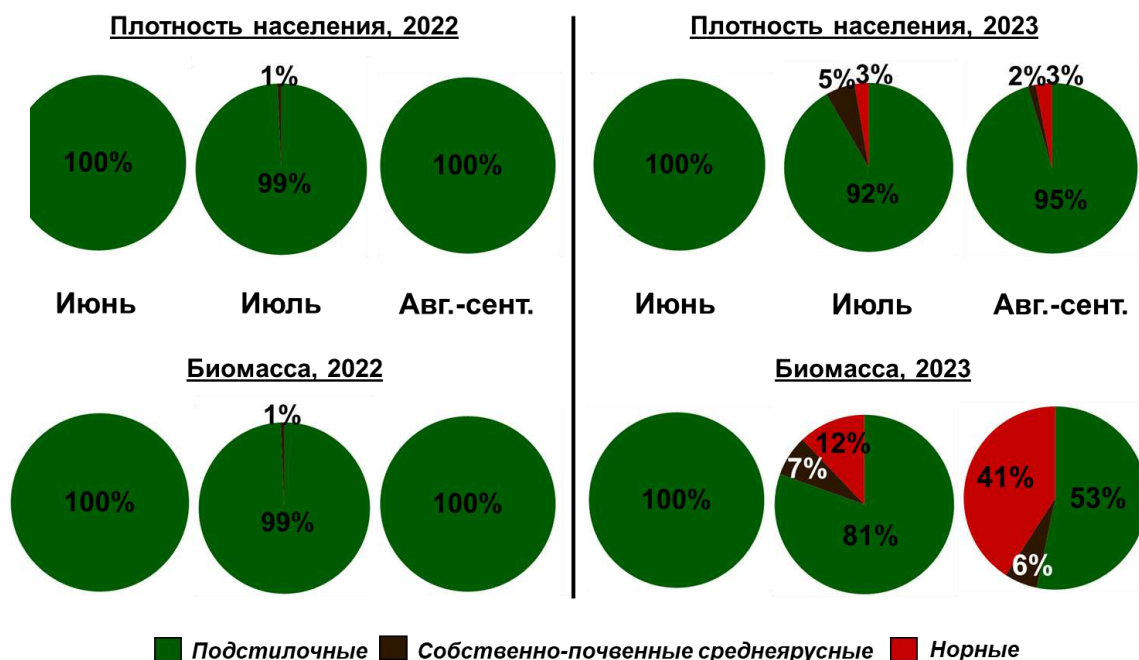


Рис. 21. Структура комплексов дождевых червей в валежнике *Pinus sylvestris* в благоприятный (2022, слева) и засушливый (2023, справа) летние сезоны

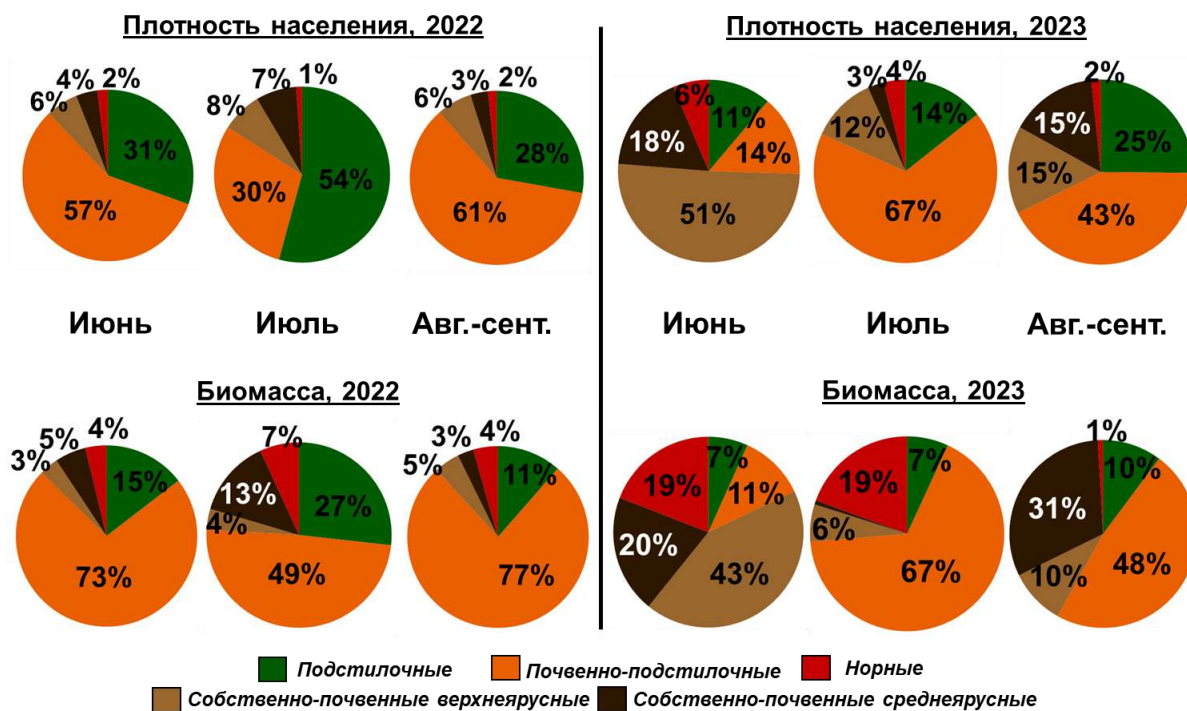


Рис. 22. Структура комплексов дождевых червей в валежнике *Betula pendula* в благоприятный (2022, слева) и засушливый (2023, справа) летние сезоны

Таблица 10.

Население дождевых червей в валежнике *Betula pendula*
в летние сезоны 2022-2023 гг. ($\bar{X} \pm SE$)

Плотность населения, особей/м ³							
Жизненная форма	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 верхнеярусные	<i>Octolasion lacteum</i>	74±9*	202±20	83±4	263±15*	73±8	141±14
Собственно-почвенные среднеярусные	<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							
Жизненная форма	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 верхнеярусные	<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 среднеярусные	<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. 9.

В период засушливого летнего сезона (2023) мы наблюдали существенные различия в структуре комплексов дождевых червей.

При первом учете (июнь) в сосняке разнотравном было отмечено, что валежник *Pinus sylvestris* сильно пострадал от засухи (см. Главу 2), 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. 9), а доминирующий вид *D. octaedra* встречался единично, форма была представлена *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 высокая температура стала понижаться и увеличилось месячное количество осадков (см. Главу 2), плотность населения и биомасса подстилочных червей стали заметно выше. *D. octaedra* вновь стал доминирующим видом; возможно увлажненный валежник заселяли черви из подстилки и почвы (Гераськина, Шевченко, 2018; Ермолов, 2023), о чем свидетельствует увеличение их количества и частоты встречаемости в прикопках. Также примечательно обнаружение в валежнике собственно-почвенных среднеярусных и норных дождевых червей (табл. 9, рис 21), последние из которых внесли существенный вклад в биомассу комплекса. Следует полагать, что в данном случае представители этих групп, найденные под мхами и корой в участках, соприкасающихся с почвой, использовали увлажненный осадками валежник как временное местообитание (Koosch, 2012; Гераськина, 2016г; Гераськина и др., 2020).

В осиново-березовом папоротниковом лесу в начале засушливого сезона (июнь) заметно изменилась структура комплекса дождевых червей валежника *Betula pendula* (табл. 10, рис. 22). Некоторые виды, в основном из группы подстилочных червей, встречались в валежнике единично, но главное отличие от предыдущих наблюдений заключалось в увеличении доли

собственно-почвенных червей, особенно верхнеярусных (Ермолов, 2020, 2023). Эта форма представлена *O. lacteum*, который считается довольно влаголюбивым видом (Перель, 1975), а поскольку валежник *Betula pendula* 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 его встречаемости 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 года комплексы дождевых червей валежника *Betula pendula* вернулись к своей ранее отмеченной структуре с доминированием почвенно-подстилочных червей *L. rubellus* (табл. 10, рис. 22), в то время как собственно-почвенные черви стали покидать валежник при достаточном увлажнении почвы осадками, однако их вклад в плотность населения и биомассу комплекса по-прежнему оставался высок по сравнению с учетами как 2022 года, так и прошлых лет (Ермолов, 2020, 2023). Несмотря на изменение структуры комплекса, существенных различий между показателями общей плотности населения и биомассы дождевых червей в течении сезона отмечено не было.

Следует отметить, что на протяжении благоприятного летнего сезона в валежнике каждого исследованного леса суммарная доля ювенильных особей либо находилась в равном соотношении с суммарной долей взрослых, либо превышала таковую (рис. 23), что свидетельствует о нормальном состоянии популяции дождевых червей, так как в ней с высокой вероятностью происходит смена поколений (Гераськина, Шевченко, 2018; Kooch, Naghverdi, 2014). В засушливый сезон доля ювенильных особей в валежнике *Pinus sylvestris* стала превышать долю взрослых (причем весьма значительно)

только при увеличении количества осадков (август/сентябрь), в то время как в валежнике *Betula pendula* доля взрослых особей превышала долю ювенильных только в первом учете (июнь), а последующих учетах был отмечен противоположный результат (рис. 23). Таким образом мы можем полагать, что в сосновом валежнике происходило восстановление развивающейся популяции дождевых червей после засушливого периода, а в березовом — возрастная структура популяции дождевых червей оставалась практически неизменной.

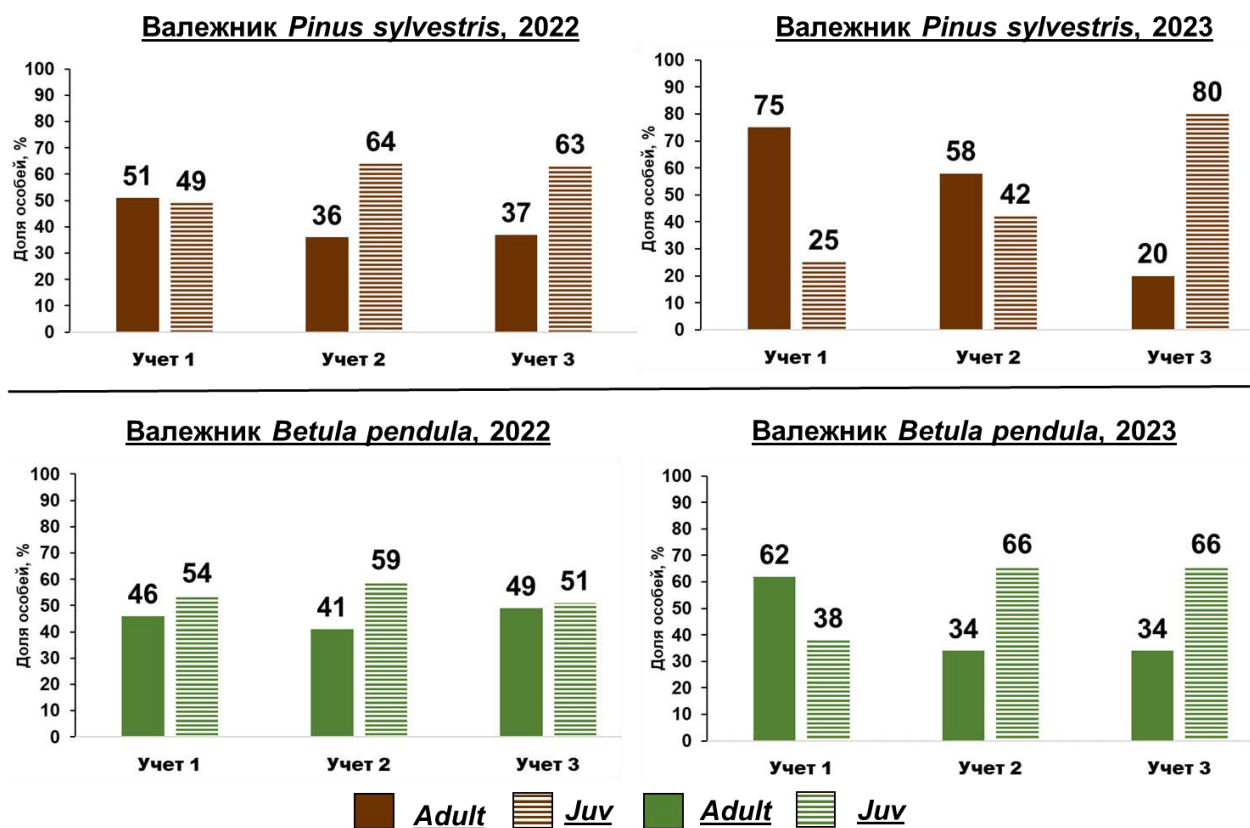


Рис. 23. Возрастная структура комплексов дождевых червей валежника *Pinus sylvestris* и *Betula pendula* в благоприятный (2022, слева) и засушливый (2023, справа) летние сезоны, (%)

В некоторых исследованиях принято считать валежник своеобразным рефугиумом, защищающим животных от неблагоприятных абиотических, биотических и антропогенных факторов (Бергман, Воробейчик, 2017; Воробейчик и др., 2020). Наше исследование показывает, что справедливость подобных утверждений во многом зависит от определенного типа леса, видов деревьев и особенностей фаунистического разнообразия (в данном случае

дождевых червей). Валежник *Pinus sylvestris* 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 населения 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 осиново-березовом папоротниковом лесу серые лесные почвы умеренно увлажненные, слабокислые, с маломощной подстилкой (2-3 см), а валежник *Betula pendula* более влажный, чем сосновый, не содержит смол и едких веществ, раздражающих покровы дождевых червей; также березовый валежник 2-3 стадий 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 *Betula pendula* более устойчивое к засухе местообитание для дождевых червей, так как при неблагоприятных условиях в нем возможно наблюдать высокую численность даже не совсем типичных для валежника собственно-почвенных червей.

Сравнив полученные результаты с литературными данными, мы можем обозначить валежник *Betula pendula* как один из влагоудерживающих субстратов, которые дождевые черви могут заселять при переживании засухи. Например, в работе Plum и 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 диапаузирует, а *L. rubellus* совсем не сворачивается и высыхает в своих почвенных ходах (Роднянская, 1957; Берман и др., 2002б; Кудряшева, 2003; McDaniel et al., 2013). В валежнике все упомянутые виды (в том числе и норная форма *E. nordenskioldi*) были обнаружены в активном состоянии в течение всего засушливого сезона. Таким образом влажный валежник *Betula pendula* справедливо назвать «универсальным рефугиумом» для дождевых червей.

При сравнении значений плотности населения и биомассы комплексов дождевых червей в валежнике каждого вида дерева установлено, что показатели комплексов валежника *Pinus sylvestris* в июне и июле засушливого летнего сезона (2023) статистически значимо отличаются от таковых в благоприятный (2022) (табл. 9). У комплексов дождевых червей валежника *Betula pendula* различия между этими показателями также были статистически значимы, особенно в июне для *L. rubellus* и *O. lacteum*, и в июле для *D. octaedra* и *D. rubidus* (табл. 10). Тем не менее полночленный комплекс дождевых червей в валежнике *Betula pendula* в целом оставался без изменений на протяжении сезона, что свидетельствует о создании им благоприятных условий для выживания дождевых червей в период засухи.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Отличительной особенностью территории лесостепного Приобья и Новосибирской области в целом является полное отсутствие широколиственных лесов естественного происхождения и крайне невысокая доля темнохвойных лесов, по сравнению с богатым разнообразием лесных формаций Центральной России, Северо-Западного Кавказа, Урала и Дальнего Востока (Перель, 1964, 1967; Всеволодова-Перель, Надточий, 1992; Ганин, 2013б). В регионе преобладают светлохвойные и мелколиственные леса, наиболее представленные сосняками разнотравными и осиново-березовыми папоротниковыми лесами, соответственно (Таран и др., 1979). Две «контрастных» группы типов леса имеют характерные различия в фауне дождевых червей: в сосняках разнотравных чаще встречаются азиатские виды и подвиды, в осиново-березовых папоротниковых лесах — космополиты. Среди прочих регионов России подобное «разделение» фауны дождевых червей отмечалось на Северном Урале, где темнохвойные леса населяют исключительно азиатские виды и местные эндемики, на Северо-Западном Кавказе, где в некоторых типах широколиственных и темнохвойных высокогорных лесов встречаются только кавказские эндемики и средиземноморские виды, а в пойменных мелколиственных лесах и на лугах обитают космополиты, и на юге Дальнего Востока, где в разных типах хвойно-широколиственных лесов варьирует соотношение космополитов, азиатских видов и тропического эндемика, в то время как практически все лесные и нелесные ландшафты Центральной России населены только космополитами (Малевич, 1959; Рапопорт, 2010а,б; Крылова и др., 2011; Гераськина, 2016б; Гераськина, Шевченко, 2018; Geraskina, Kuprin, 2021).

Полученные данные позволяют считать сосняки разнотравные лесостепного Приобья Новосибирской области одними из наиболее благоприятных для обитания дождевых червей светлохвойных лесов, поскольку видовое разнообразие, показатели плотности населения и

биомассы их комплексов намного выше, чем в лишайниковых, зеленомошных, сфагновых и мшисто-ягодниковых сосняках, исследованных в Подмоскowie, Вологодской области, Поволжье и на юге Красноярского края, где население дождевых червей часто было представлено одним-тремя видами, а плотность населения часто не превышала 10 особей/м² (Матвеева и др., 1984; Нагуманова, 1999; Бессолицына, 2013; Гордиенко, Сабанцев, 2014). В осиново-березовых папоротниковых лесах лесостепного Приобья Новосибирской области видовое разнообразие дождевых червей, несмотря на высокие показатели численности, заметно ниже, чем в березняках, ольшаниках и осинниках Центральной России и Северо-Западного Кавказа, что обусловлено обитанием в последних эндемичных видов и космополитов, не приспособленных к почвенно-климатическим условиям Западной Сибири (Соколова, 2008, 2013; Рапопорт, 2010б; Гераськина, Шевченко, 2018). По той же причине видовое разнообразие дождевых червей мелколиственных лесов Новосибирской области уступает и в сравнении с распространенными в Европейской части России широколиственными лесами, которые по видовому составу дождевых червей могут даже превосходить местные мелколиственные леса (Пенев и др., 1994; Рапопорт, 2010а; Гордиенко, Сабанцев, 2014; Гордиенко 2019).

Помимо видового состава, комплексы дождевых червей в основных группах типов леса лесостепного Приобья Новосибирской области отличаются и функциональной структурой: основу комплексов в сосняках разнотравных составляют подстилочные и собственно-почвенные среднеярусные формы, в осиново-березовых папоротниковых лесах — почвенно-подстилочные и собственно-почвенные верхнеярусные формы, что связано с особенностями биологии дождевых червей по их отношению к составу подстилки, типам и физико-химическим свойствам почвы исследованных лесов. Однако, в данном случае в каждой группе типов леса мы наблюдаем некое «равновесие» по соотношению питающихся на поверхности и собственно-почвенных форм, в то время как в большинстве

темнохвойных и светлохвойных лесов таёжной зоны функциональное разнообразие дождевых червей представлено только подстилочными и частично почвенно-подстилочными червями (Грюнталь, 2010; Крылова и др., 2011), а в степной зоне преобладают собственно-почвенные черви, которые также являются доминирующей группой в высотно-поясном распределении сообществ дождевых червей на горных территориях от степной до субальпийской зоны (Рапопорт, 2010б). Особый интерес представляет изобилие в осиново-березовых папоротниковых лесах собственно-почвенных верхнеярусных червей, представленных видом *O. lacteum*, малочисленным в ряде регионов Европейской части России (Гаврилов, Перель, 1958; Матвеева, 1970; Гераськина, 2016а), для которого характерен полиморфизм, частично связанный с биотопической приуроченностью (Шеховцов и др., 2020а). Полиморфизм также наблюдается и у азиатского *E. nordenskioldi nordenskioldi*, одна из морф которого — единственный представитель норных червей в естественных местообитаниях региона, что отличает местные комплексы дождевых червей от таковых в Европейской части России, где широко распространен норный червь *L. terrestris* (Малевич, 1959; Атлавитте, 1975; Всеволодова-Перель, 1997; Гераськина, 2016а), встречающийся в Новосибирской области только на антропогенных ландшафтах (Ермолов, 2020).

Влияние лесной мозаичности на сообщества дождевых червей было изучено лишь в небольшой части отечественных и зарубежных исследований. Установлено, что в лесостепном Приобье Новосибирской области комплексы жизненных форм дождевых червей не различаются между собой в подкроновых и межкroновых пространствах лесов одной группы типов, поэтому при дальнейших исследованиях эти микросайты допустимо объединить в один, обозначив его как «подпологовое пространство». К такому же допущению привели результаты оценки влияния лесной мозаичности на пространственное распределение и структуру сообществ дождевых червей в разных типах лесов Брянской области, Краснодарского

Края, Республики Адыгея, Свердловской области и Приморского края (Гераськина и др., 2020; Гераськина, 2022). О влиянии «окон» однозначной точки зрения нет, что видимо связано с региональными почвенно-климатическими факторами — например, в хвойно-широколиственных лесах Северо-Западного Кавказа в «окнах» отмечали наибольшее разнообразие и численность дождевых червей по сравнению с другими микросайтами (Shevchenko et al., 2021), в то время как в широколиственных лесах Ирана численность дождевых червей разных экологических групп уменьшалась пропорционально площади «окон» (Koosh, Haghverdi, 2014). В сосняках лесостепного Приобья структура комплекса дождевых червей в «окнах» значительно не отличается от таковой в других микросайтах, а в «окнах» осиново-березовых лесов комплекс отличается по показателям плотности населения и биомассы конкретных жизненных форм, что подтверждает целесообразность рассматривать «окна» как отдельный лесной микросайт в этой группе типов леса при дальнейшем изучении почвенной фауны.

Исследования вертикального распределения дождевых червей в почве лесов позволили получить довольно интересные закономерности, ранее не отмеченные в литературных источниках. У подстилочных и норных форм не наблюдается приуроченности разных онтогенетических стадий к определенной глубине почвы: взрослые и ювенильные подстилочные черви изобилиуют в слое 0-2 см, норные — встречаются на разных глубинах. Напротив, у почвенно-подстилочных и собственно-почвенных верхне- и среднеярусных форм онтогенетические стадии закономерно распределены по конкретным слоям почвы: у всех трех форм ювенильные особи преобладают в слое 0-2 см; взрослые особи почвенно-подстилочных червей в основном сосредоточены в слое 2-5 и 5-10 см, собственно-почвенных — в слоях 5-10 и 10-30 см (особенно четко эти закономерности прослеживаются в осиново-березовых лесах). Показатели плотности населения и биомассы дождевых червей во всех слоях почвы осиново-березовых папоротниковых лесов были выше, чем в сосняках разнотравных. Наибольший вклад в общие показатели

плотности населения комплексов вносят ювенильные дождевые черви, в общие показатели биомассы — взрослые. Также следует отметить, что в почве разных микросайтов в пределах одной группы типов леса не обнаружено различий в вариантах вертикального распределения дождевых червей, а наблюдаемые закономерности в целом сохраняются в течение летнего сезона.

Впервые для региона были проведены подробные исследования населения дождевых червей в лесном валежнике. В рассмотренных группах типов леса комплексы дождевых червей валежника существенно различаются по структуре: в сосняках разнотравных валежников по большей части заселен подстилочными и почвенно-подстилочными червями, среди которых доминирует *D. octaedra*, как бы «продолжая» население верхних слоев почвы и подстилки, где преобладают те же самые виды и жизненные формы, но в меньшем количестве; валежник в осиново-березовых папоротниковых лесах населен дождевыми червями разных жизненных форм, фактически образующими полночленный комплекс, содержащий от пяти до восьми видов, с доминированием почвенно-подстилочного *L. rubellus*, а также только в валежнике осиново-березовых лесов был обнаружен синантропный (в Новосибирской области) почвенно-подстилочный червь *E. fetida*. Сосновый валежник (*Pinus sylvestris*) ранее почти не исследовали не предмет дождевых червей, но обнаруженные в нем комплексы во многом сходны по видовому составу и структуре с таковыми из валежника ели и пихты темнохвойных лесов Республики Коми и Карачаево-Черкессии (Гераськина, 2016б, г). Сведения о населении дождевых червей березового валежника (*Betula pendula*) немногочисленны, а учитывая, что эти исследования проводили в северной тайге, где фауна дождевых червей не отличается богатым разнообразием (Гераськина, 2016б), а также на среднем Урале в условиях сильного загрязнения почвы тяжелыми металлами (Воробейчик и др., 2020), то сопоставить их с полученными данными не представляется корректным. Если сравнивать комплексы дождевых червей березового валежника с

комплексами дождевых червей валежника лиственных пород в целом, исследованных главным образом на Северо-Западном Кавказе, то для последних характерны высокие доли подстилочных и собственно-почвенных космополитов и эндемиков, а доля почвенно-подстилочных червей, в частности *L. rubellus*, довольно мала (Гераськина, 2016г; Гераськина, Шевченко, 2018).

О роли валежника, как рефугиума для дождевых червей, неоднократно было упомянуто при изучении техногенных загрязнений лесных территорий (Воробейчик и др., 2018, 2020). Тем не менее, валежник также оказался пригодным местообитанием для дождевых червей при переживании ими засухи. Сформировавшиеся комплексы дождевых червей валежника в каждой группе типов леса сохраняют свою структуру на протяжении всего благоприятного летнего сезона без значительных изменений, отмечаются лишь небольшие колебания численности и соотношения онтогенетических стадий, обусловленные сезонным расселением популяции. В период засушливого летнего сезона комплекс дождевых червей соснового валежника в общих чертах сохранил свою структуру: в начале сезона изменился состав преобладающих видов подстилочных червей и резко снизились значения общей плотности населения и биомассы, а к концу сезона в нем отмечали единичных собственно-почвенных среднеярусных и норных червей, что привело к увеличению количественных показателей комплекса. Комплекс дождевых червей березового валежника значительно изменил свою структуру в начале засушливого летнего сезона, которая в дальнейшем постепенно восстановилась к исходному состоянию, при этом не утратив видового и функционального разнообразия, наблюдаемого в благоприятный сезон; значения плотности населения и биомассы комплекса на протяжении засушливого сезона были примерно одинаковы, но ниже, чем в благоприятный сезон. Возрастная структура популяции дождевых червей и соснового и березового валежника в благоприятный сезон характеризуется равным соотношением ювенильных и взрослых особей или большей долей

ювенильных. В комплексе дождевых червей соснового валежника доля взрослых особей превышала долю ювенильных до конца засушливого сезона, тогда как в березовом валежнике такое изменение возрастной структуры было отмечено только при первом учете в начале засушливого сезона.

Таким образом по результатам проведенного исследования можно сделать следующие **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

поверхностнообитающие 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 ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аккумуляция углерода в лесных почвах и сукцессионный статус лесов / Под ред. Н.В. Лукиной. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 232 с.
2. Анциферова О.А., Юсупова Д.И., Сафонова Д.Н. Влияние экологических условий на состав мезофауны и численность дождевых червей в почвах агрофитоценозов Калининградской области // Научный журнал «Известия КГТУ». 2022. № 65. С. 24–34.
3. Архив погоды в Новосибирске. 2024. URL: <https://arhivpogodi.ru/arhiv/novosibirsk> (дата обращения: 03.05.2024).
4. Атлавините О.П. Экология олигохет в почвах Литовской ССР. // Автореф. дисс. канд. биол. наук. Вильнюс: Вильнюсский гос. ун-т., 1960. 30 с.
5. Атлавините О.П. Экология дождевых червей и их влияние на плодородие почвы в Литовской ССР. Вильнюс: Мокслас, 1975. 202 с.
6. Атлас Новосибирской области / под ред. В.М. Кравцова. М.: Роскартография, 2002. 56 с.
7. Бабьева И.П., Зенова Г.М. Биология почв. Учебник для вузов. М.: Изд. Московского университета, 1983. 248 с.
8. Балугев В.К. Дождевые черви основных почвенных разностей Ивановской области // Почвоведение. 1950. № 4. С. 219–227.
9. 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.
10. Берман Д.И., Лейрих А.Н. О способности дождевого червя *Eisenia nordenskioldi* (Eisen) (Lumbricidae, Oligochaeta) переносить отрицательные температуры // Докл. АН СССР. 1985. Т. 285. № 5. С. 1252–1261.

11. Берман Д.И., Мещерякова Е.Н., Алфимов А.В., Лейрих А.Н. Распространение дождевого червя *Dendrobaena octaedra* (Oligochaeta, Lumbricidae) из Европы в Северную Азию ограничено недостаточной морозостойкостью // Доклады академии наук. 2001. Т. 377. № 3. С. 415–418.
12. Берман Д.И., Мещерякова Е.Н., Алфимов А.В., Лейрих А.Н. Распространение дождевого червя *Dendrobaena octaedra* (Oligochaeta, Lumbricidae) на севере Голарктики ограничено недостаточной морозостойкостью // Зоологический журнал. 2002а. Т. 81. № 10. С. 1210–1221.
13. 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. 2002б. Т. 81. № 11. С. 1308–1318.
14. Берман Д.И., Булахова Н.А., Мещерякова Е.Н. Холодоустойчивость и ареал дождевого червя *E. sibirica* (Oligochaeta, Lumbricidae) // Сибирский экологический журнал. 2016. № 1. С. 56–64.
15. Берман Д.И., Булахова Н.А., Мещерякова Е.Н., Шеховцов С.В. Холодоустойчивость и распространение генетических линий дождевого червя *Eisenia nordenskioldi* (Oligochaeta, Lumbricidae) // Известия РАН. Серия биологическая. 2019. № 5. С. 457–465.
16. Бессолицына Е.П. Ландшафтно-экологические закономерности распределения дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) в почвах юга Средней Сибири // Сибирский экологический журнал. 2013. № 1. С. 27–36.
17. Боескоров В.С. Экологические условия обитания дождевого червя *Eisenia nordenskioldi*, Eisen в мерзлотных почвах Якутии // Автореф. ... дисс. канд. биол. наук. Улан-Удэ: ИОиЭБ СО РАН, 2004. 24 с.
18. Бызова Ю.Б. Зависимость потребления кислорода от образа жизни и размера тела на примере дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) // Журнал общей биологии. 1965. Т. 26. № 5. С. 555–562.

19. Бызова Ю.Б. Дыхание почвенных беспозвоночных. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 328 с.
20. В девяти районах Новосибирской области из-за засухи ввели режим ЧС. 2023. // Сиб. фм. URL: <https://sib.fm/news/2023/06/27/v-devyati-rajonah-novosibirskoj-oblasti-iz-za-zasuhi-vveli-rezhim-chs> (дата обращения: 18.01.2024).
21. Войтехов М.Я. О некоторых факторах, лимитирующих почвообразовательную роль дождевых червей в европейской части таежной зоны России // Почвы и окружающая среда. 2018. Т. 1. № 4. С. 267–276.
22. Волковинцер В.В. Структура животного населения почв высотнопоясных ландшафтов Горного Алтая // Экология и структура населения почвообитающих животных Алтая. Новосибирск. 1973. С. 195–222.
23. Воробейчик Е.Л., Ермаков А.И., Нестеркова Д.В., Гребенников М.Е., Нестерков А.В. Восстановление сообществ почвенной мезофауны после прекращения промышленных выбросов // Материалы XVIII Всероссийского совещания по почвенной зоологии: Тез. докл. 22–26 октября 2018 г. Москва, 2018. С. 54–55.
24. 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.
25. Воронова Н.В., Буга С.В., Курченко В.П. Последовательность гена субъединицы I цитохромоксидазы C в молекулярной таксономии животных: принципы, результаты и проблемы использования // Труды БГУ. 2012. Т. 7. Часть 1-2. С. 22–42.
26. Всеволодова-Перель Т.С. Дождевые черви фауны России. Кадастр и определитель. М.: Наука, 1997. 102 с.
27. Всеволодова-Перель Т.С., Карпачевский О.Л. О роли сапрофагов в формировании лесной подстилки // Лесоведение. 1987. № 1. С. 28–32.

28. Всеволодова-Перель Т.С., Егорова С.В., Надточий С.Э. Участие различных групп беспозвоночных-сапрофагов в разложении опада в дубравах южной лесостепи // Лесоведение. 1991. № 1. С. 80–85.
29. Всеволодова-Перель Т.С., Надточий С.Э. О структуре почвенного населения дубрав на юге Среднерусской лесостепи // Экология. 1992. № 2. С. 68–74.
30. Всеволодова-Перель Т.С., Романовский М.Г., Ильюшенко А.Ф. Почвенное население естественных и искусственных дубрав лесостепи // Лесоведение. 1997. № 2. С. 60–68.
31. Всеволодова-Перель Т.С., Лейрих А.Н. Распространение и экология дождевого червя *Eisenia nordenskioldi pallida* (Oligochaeta, Lumbricidae), массового на юге Сибири и Дальнего Востока // Зоологический журнал. 2014. Т. 93. № 1. С. 45–52.
32. Высоцкий Г.Н. Дождевой червь // Полная энциклопедия русского сельского хозяйства. 1900. Т. 2. С. 12–39.
33. Вэн Райзин Дж. Классификация и кластер. М.: Мир, 1980. 390 с.
34. Гаврилов К.А. Влияние состава лесонасаждений на микрофлору и фауну лесных почв // Почвоведение. 1950. № 3. С. 129–141.
35. Гаврилов К.А., Перель Т.С. Дождевые черви и другие беспозвоночные в почвах лесов Вологодской области // Почвоведение. 1958. № 8. С. 133–140.
36. Ганин Г.Н. Дождевые черви Приамурья, их пищевая активность в детритных цепях зональных экосистем // Зоологический журнал. 1994. Т. 73. № 7, 8. С. 8–13.
37. Ганин Г.Н. Земляные черви *Drawida ghilarovi* Gates, 1969 (Moniligastridae, Oligochaeta): 1. Полиморфизм, распространение, особенности экологии // Амурский зоологический журнал. 2013а. № 4. С. 401–404.

38. Ганин Г.Н. Структурно-функциональная организация сообществ мезопедобионтов юга Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2013б. 380 с.
39. Ганин Г.Н. Дальневосточный эндемик *Drawida ghilarovi* (Monoligasiridae, Oligochaeta): полиморфизм, особенности экологии и кариотип // Зоологический журнал. 2014. Т. 93. № 9. С. 1070–1079.
40. Гапонов С.П., Хицова Л.Н. Почвенная зоология. Воронеж: Воронежский государственный университет, 2005. 143 с.
41. Гераськина А.П. Экологическая оценка динамики комплекса дождевых червей (Lumbricidae) в ходе восстановительных сукцессий: монография. Смоленск: Изд. СГМУ, 2016а. 149 с.
42. Гераськина А.П. Население дождевых червей (Lumbricidae) в основных типах темнохвойных лесов Печеро-Ильчского заповедника // Зоологический журнал. 2016б. Т. 95. № 4. С. 394–405.
43. Гераськина А.П. Проблемы количественной оценки и учета фаунистического разнообразия дождевых червей в лесных сообществах // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2016в. Т. 2. № 2. Р. 1–9.
44. Гераськина А.П. Дождевые черви (Oligochaeta, Lumbricidae) окрестностей пос. Домбай Тебердинского заповедника (Северо-западный Кавказ, Карачаево-Черкессия) // Труды Зоологического института РАН. 2016г. Т. 320. № 4. С. 450–466.
45. Гераськина А.П. Пространственное распределение дождевых червей в элементах лесной мозаики // Биота, генезис и продуктивность почв: материалы XIX Всероссийского совещания по почвенной зоологии / под ред. А.В. Тиунова, К.Б. Гонгальского, А.В. Уварова. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2022. С. 45–46.
46. Гераськина А.П., Шевченко Н.Е. Биотопическая приуроченность дождевых червей в малонарушенных лесах Тебердинского биосферного заповедника // Лесоведение. 2018. № 6. С. 464–478.

47. Гераськина А.П., Куприн А.В., Ермолов С.А., Ухова Н.Л. Распределение почвенных макросапрофагов в элементах лесной мозаики // Научные основы устойчивого управления лесами: Материалы IV Всероссийской научной конференции с международным участием. Москва: ЦЭПЛ РАН, 2020. С. 18–21.
48. Гиляров М.С. Роль почвенных животных в формировании гумусового слоя почвы // Успехи современной биологии. 1951. Т. 31. № 2. С. 161–169.
49. Гиляров М.С. Зоологический метод диагностики почв. М.: Наука, 1965. 280 с.
50. Гиляров М.С., Стриганова Б.Р. Роль почвенных беспозвоночных в разложении растительных остатков и круговороте веществ // В кн.: Почвенная зоология (Итоги науки, зоол. беспозвон.). М.: 1978. Вып. 5. С. 8–69.
51. Гиляров М.С., Перель Т.С. Соотношение численности разных групп беспозвоночных-сапрофагов как показатель различий лесных буроземов и серых лесных почв // Докл. АН СССР. 1983. Т. 192. № 3. С. 290–299.
52. Голованова Е.В. Популяции дождевых червей придорожных полос в условиях загрязнения свинцом // Автореф. ... дисс. канд. биол. наук. Омск: ОМГПУ, 2003. 23 с.
53. Голованова Е.В., Князев С.Ю., Карабан К. Есть ли преимущества у аборигенного вида дождевых червей по сравнению с видами вселенцами в Западной Сибири? // Материалы XVIII Всероссийского совещания по почвенной зоологии: Тез. докл. 22–26 октября 2018 г. Москва, 2018. С. 60–61.
54. Гончаров А.А. Структура трофических ниш в сообществах почвенных беспозвоночных (мезофауна) лесных экосистем // Дисс. канд. биол. наук. Москва, ИПЭЭ РАН. 2014. 177 с.
55. Гордиенко Т.А. Дождевые черви (Lumbricidae) Волжско-камского заповедника // Российский журнал прикладной экологии. 2019. № 4. С. 3–18.

56. Гордиенко Т.А. Сабанцев Д.Н. Дождевые черви (Lumbricidae) Сравнительный анализ фауны и населения почвенных беспозвоночных государственного заповедника «Большая Кокшага» республики Марий Эл // Сборник научных трудов Института проблем экологии и недропользования АН РТ. Казань: Отечество, 2014. С. 24–34.
57. Горизонтова М.Н., Красная Л.А., Перель Т.С. Наблюдения над распределением и численностью дождевых червей в почве в течение года // Ученые записки МГПУ им. Потемкина. 1957. Т. LXV. № 6. С. 161–178.
58. Гришина Л.Г. Животное население черноземов и сопутствующих им почв Горного Алтая и его изменение под влиянием сельскохозяйственного использования // Животное население почв в безлесных биогеоценозах Алтае-Саянской горной системы. Новосибирск. 1968. С. 209–239.
59. Грюнталь С.Ю. Мезофауна различных типов почв под южнотаежными ельниками (Тверская область) // Почвоведение. 2010. № 11. С. 1370–1380.
60. Дарвин Ч. Дождевые черви / под ред. В.В. Станчинского. М., Л.: Государственное издательство биологической и медицинской литературы, 1936. 134 с.
61. Димо Н.А. Земляные черви в почвах Средней Азии // Почвоведение. 1938. № 4. С. 42–47.
62. Ермолов С.А. Сравнительный анализ населения и динамики численности кольчатых червей в биотопах речных долин // Экология России и сопредельных территорий: Тез. докл. Всерос. студ. конф. с междунар. участием. 28-30 октября 2016 г. Новосибирск, 2016. С. 104.
63. Ермолов С.А. Особенности распределения жизненных форм дождевых червей (Lumbricidae) лесостепного Приобья // Научные основы устойчивого управления лесами: Материалы Всероссийской научной конференции. Москва: ЦЭПЛ РАН, 2018. С. 43–45.

64. Ермолов С.А. Биотопическое распределение дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) в малых речных долинах лесостепного Приобья // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2019. Vol. 4. No. 2. P. 1–18.
65. Ермолов С.А. Сообщества дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) хвойных и мелколиственных лесов лесостепного Приобья // Вопросы лесной науки. 2020. Т. 3. № 2. С. 1–24.
66. Ермолов С.А. Оценка пространственного распределение дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) в основных типах леса лесостепного Приобья Новосибирской области // Экология: факты, гипотезы, модели. Материалы Всерос. конф. молодых ученых, 17–21 апреля 2023 г. / ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург, 2023. С. 87–93.
67. Ермолов С.А. Влияние лесной мозаичности на функциональное разнообразие дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) (на примере лесостепного Приобья Новосибирской области) // Сибирский экологический журнал. 2024. № 4. С. 612–624.
68. Ермолов С.А., Шеховцов С.В. Дождевые черви лесостепного Приобья Новосибирской области: биотопическое распределение, комплексы жизненных форм, полиморфизм // IV Всероссийская (XIX) молодежная научная школа-конференция «Молодежь и наука на Севере – 2022». 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 / Отв. редактор С.В. Дёгтева. Сыктывкар, 2022. С. 43–44.
69. Жуков О.В. Дождевые черви как компонент биогеоценоза и их роль в зооиндикации // Грунтознавство. 2004. Т. 5. № 1-2. С. 44–57.
70. Жуков О.В., Пахомов О.С., Кунах О.М. Биологическое разнообразие Украины. Днепропетровская область. Дождевые черви (*Lumbricidae*): монография / Под общ. ред. проф. А. Е. Пахомова. Днепропетровск: Изд-во Днепропетр. нац. ун-та, 2007. 371 с.

71. Заушинцена А.В., Скалон Н.В., Заушинцен А.С., Зубко К.С. Реакция дождевых червей (сем. Lumbricidae) на изменение абиотических факторов // Вестник КемГУ. Биология. 2014. Т. 1. № 1 (57). С. 7–13.
72. Зиновьева Л.А. Почвенная фауна в различных типах леса Белорусского Полесья // Зоологический журнал. 1955. Т. 34. № 5. С. 965–974.
73. Зражевский А.И. Дождевые черви как фактор плодородия лесных почв. Киев: Изд-во АН СССР, 1957. 271 с.
74. Ким-Кашменская М.Н. Фауна дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) долины р. Бердь в Присалаирье // Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы: Тез. докл. Всерос. конф. молодых ученых с междунар. участием. 23–27 июня 2016 г. Улан-Удэ, 2016. С. 242–243.
75. Ким-Кашменская М.Н. Оценка сообществ дождевых червей лесных природных зон юга Западной Сибири. // Научные основы устойчивого управления лесами: Материалы Всероссийской научной конференции. Москва: ЦЭПЛ РАН, 2020. С. 53–55.
76. Классификация и диагностика почв Западной Сибири: / Ин-т Запсибгипрозем, Ин-т почвоведения и агрохимии СО АН СССР. Новосибирск: ин-т Запсибгипрозем, 1979. 47 с.
77. Козлов К.С. Разнообразие дождевых червей Томской области. // Сборник материалов II международной научной конференции «Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах». Днепропетровск. 2003. С. 76–78.
78. Козловская Л.С. Характеристика фауны заболоченных лесных почв Средней Тайги // Почвоведение. 1959. № 8. С. 35–39.
79. Козулько Г.А. Почвенные беспозвоночные основных типов леса Беловежской пущи и пути их сохранения // Автореф. дисс. ...канд. биол. наук. Минск. 1996. 20 с.
80. Козулько Г.А. Почвенные беспозвоночные ясеневых лесов Беловежской пущи как показатель режима их почв // Веснік Віцебскага дзяржаўнага ўніверсітэта. 1998. Т. 4. № 10. С. 78–82.

81. Костычев П.А. Образование и свойства перегноя (статья первая) // Тр. Сиб-ского общ-ва естествоиспыт. 1889. Т. 120. Отдел ботаники. С. 123–168.
82. Кошманова Т.А., Лозовская М.В. Педозоологические исследования на аридных территориях // Естественные науки. 2008. № 3. С. 30–32.
83. Красная книга Новосибирской области: Млекопитающие. Птицы. Земноводные. Рыбы. Черви. Насекомые / отв. ред. М.Г. Сергеев. Новосибирск: Госкомэкология Новосибирской области, 2000. 316 с.
84. Крылов Г.В. Березовые леса Томской области и их типы / Под ред. С.И. Глуздакова. Новосибирск, 1953. 123 с.
85. Крылов Г.В. Леса Западной Сибири. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 255 с.
86. Крылова Л.П., Акулова Л.И., Долгин М.М. Дождевые черви (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) Таежной зоны республики Коми. Сыктывкар, 2011. 104 с.
87. 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.
88. Кузьмичев В.В. Типы леса и особенности роста колочных березняков Барабы / В кн.: Организация лесного хозяйства в некоторых категориях лесов Сибири. Красноярск, 1963. С. 41–59.
89. Кульбачко Ю.Л. Влияние весеннего половодья на вертикальное распределение почвенных беспозвоночных в прирусловой пойме р. Самара // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія. 2006. Вип. 20. Т. 1. С. 96–99.
90. Кунах О.М., Жуков О.В., Пахомов О.Є. Морфологія дощових черв'яків (*Lumbricidae*): навч.-метод. посіб. – Дніпропетровськ: ФОП Дрига Т.В., 2010. 52 с.

91. Лапшина Е.И. Березовые леса лесостепи юго-востока Западной Сибири // Труды Центрального Сибирского ботанического сада СО АН СССР. Вып.6. Новосибирск. 1963. С. 103–130.
92. Лейрих А.Н. Холодоустойчивость почвообитающих беспозвоночных на северо-востоке Азии // Автореф. ... дисс. д. биол. наук. СПб.: СПбГУ., 2012. 35 с.
93. Луговая Д.Л., Смирнова О.В., Запрудина М.В., Алейников А.А., Смирнов В.Э. Микромозаичная организация и фитомасса напочвенного покрова в основных типах темнохвойных лесов Печоро-ильтского заповедника // Экология. 2013. № 1. С. 3–10.
94. Малевич И.И. Собираение и изучение дождевых червей-почвообразователей. М., Л.: Изд. АН СССР, 1950. 39 с.
95. Малевич И.И. Дождевые черви (Lumbricidae) окрестностей Галичской биостанции // Ученые записки МГПУ им. Потемкина. 1951. Т. XVIII. № 1. С. 85–114.
96. Малевич И.И. О сезонных миграциях дождевых червей в почве // Ученые записки МГПУ им. Потемкина. 1951. Т. XXXVIII. № 1. С. 223–230.
97. Малевич И.И. К изучению распространения дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) в СССР // Ученые записки МГПУ им. Потемкина. 1959. Т. CIV. С. 299–310.
98. Малевич И.И., Перель Т.С. Дождевые черви Теллермановского лесничества и их распределение в нагорной дубраве и лесах поймы // Ученые записки МГПУ им. Потемкина. 1958. Т. LXXXIV. Вып. 7. С. 257–268.
99. Матвеева В.Г. Почвенная мезофауна лугов и полей Подмоскovie // Фауна и экология животных. Ученые записки МГПУ им. В. И. Ленина. 1970. № 394. С. 21–46.
100. Матвеева В.Г., Манькова Т.С., Писанов В.С. Почвенные беспозвоночные (мезофауна) в гидрологическом ряду сосняков Дарвиновского заповедника // Фауна и экология беспозвоночных животных.

Межвузовский сборник научных трудов. М: МГПИ им. В.И. Ленина, 1984. С. 171–182.

101. 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.

102. Методы почвенно-зоологических исследований // под ред. М.С. Гилярова. М.: Наука, 1975. 281 с.

103. Мещерякова Е.Н. Устойчивость дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*, *Moniligastridae*) к отрицательным температурам // Автореф. ... дисс. канд. биол. наук. СПб.: СПбГУ., 2011. 19 с.

104. Мордкович В.Г. Устойчивость и динамика агрегаций педобионтов под крупными растениями Курайской степи // Экология и структура населения почвообитающих животных Алтая. Новосибирск. 1973. С. 182–194.

105. Мордкович В.Г. Зоологическая диагностика почв лесостепной и степной зон Сибири. Новосибирск: Наука, 1977. 110 с.

106. Мордкович В.Г. Степные экосистемы. Новосибирск: Наука, 1982. 207 с.

107. Мордкович В.Г. Зоологическая диагностика почв: императивы, предназначение и место в составе почвенной зоологии и почвоведения // Журнал общей биологии. 2013. Т.74. № 6. С. 463–471.

108. Мугако А.Л. Природа Новосибирской области. Новосибирск: Новосибирский государственный краеведческий музей, 2008. 40 с.

109. Нагуманова Н.Г. Эколого-фаунистическая характеристика почвенной мезофауны Оренбургской области // Автореф. ... дисс. канд. биол. наук. Москва: МГПУ, 1999. 17 с.

110. Орлова Е.Н. Там, где протекает Обь: Популярный географический очерк. Издание 2-е, исправленное и дополненное. Новосибирск: Новосибирское книжное издательство, типография № 1 Полиграфиздата, 1954. 295 с.

- 111.** Пенев Л.Д., Васильев А.И., Головач С.И., Квавадзе Э.Ш. Видовой состав и классификация группировок дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) дубрав русской равнины // Зоологический журнал. 1994. Т. 73. № 2. С. 23–37.
- 112.** Перель Т.С. Зависимость численности и видового состава дождевых червей от породного состава лесонасаждений // Зоологический журнал. 1958. Т. 37. № 9. С. 1307–1314.
- 113.** Перель Т.С. Дождевые черви как показатель почвенных условий в лесонасаждениях // Автореф. ... дисс. канд. биол. наук. М: МГПИ им. В.И. Ленина, 1959. 15 с.
- 114.** Перель Т.С. Комплексы почвенных беспозвоночных в сложных сосняках различных типов // *Pedobiologia*. 1962. Bd. 8. С. 174–188.
- 115.** Перель Т.С. Распределение дождевых червей *Lumbricidae* в равнинных лесах Европейской части СССР // *Pedobiologia*. 1964. Bd. 4. С. 92–110.
- 116.** Перель Т.С. Дождевые черви реликтовых лесов Западного Закавказья и Талыша // *Pedobiologia*. 1967. Bd. 4. С. 93–120.
- 117.** Перель Т.С. Жизненные формы дождевых червей (*Lumbricidae*) // Журнал общей биологии. 1975. Т. 36. № 2. С. 189–202.
- 118.** Перель Т.С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. М., Наука, 1979. 272 с.
- 119.** Перель Т.С. Дождевые черви (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) в лесах Западного Саяна (с описанием нового вида) // Зоологический журнал. 1994. Т. 73. № 2. С. 18–22.
- 120.** Перель Т.С., Семенова Л.М. Расположение мышечных волокон у дождевых червей (*Lumbricidae*) как систематический и филогенетический признак // Зоологический журнал. 1968. Т. 47. № 2. С. 200–211.
- 121.** Перель Т.С., Уткин А.И. Характеристика экологических условий в елово-широколиственных лесах по почвенно-зоологическим данным // Лесоведение. 1972. № 2. С. 29–43.

122. Перель Т.С., Графодатский А.С. Полиморфизм *Eisenia nordenskioldi* (Eisen) // Докл. АН СССР. 1983. Т. 269. № 4. С. 1019–1021.

123. Перель Т.С., Графодатский А.С. Новые виды рода *Eisenia* (Lumbricidae, Oligochaeta) и их хромосомные наборы // Зоологический журнал. 1984. Т. 63. № 4. С. 610–612.

124. Погода в Новосибирске. 2024. URL: <http://www.pogodaiklimat.ru/monitor.php?id=29638> (дата обращения: 03.05.2024).

125. Полимпсестов А.И. Степи Юга России, били ли искони веков степями и можно ли облесить их? // Лесной журнал. 1882. № 2. С. 93–141.

126. Поляков А.В. Перспективы кариотипической диагностики для изучения структуры видов дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) в Западной Сибири // V Международная конференция по кариосистематике беспозвоночных животных: Тез. докл. 16 – 20 августа 2010 г. Новосибирск, 2010. С. 66.

127. Почвенная карта Новосибирской области / под ред. К.С. Байкова. Новосибирск: Изд. ИПА СО РАН, 2007.

128. Почвы Новосибирской области / под ред. Р.В. Ковалева. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1966. 421 с.

129. Рапопорт И.Б. Сезонная активность дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) пояса широколиственных лесов Кабардино-балкарского государственного высокогорного заповедника и прилегающих территорий (Центральный Кавказ) // Известия самарского научного центра Российской академии наук. 2010а. Т. 12. № 1(5). С. 1345–1348.

130. Рапопорт И.Б. Фауна, экология и высотно-поясное распределение дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) центральной части Северного Кавказа // Автореф. ... дисс. канд. биол. наук. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2010б. 21 с.

131. Роднянская И.С. К вопросу о способности дождевых червей переносить высыхание // Ученые записки МГПУ им. Потемкина. 1957. Т. LXV. № 6. С. 131–149.

132. Семендяева Н.В., Галеева Л.П., Мармулев А.Н. Почвы Новосибирской области и их сельскохозяйственное использование: учеб. пособие / Под ред. Н.В. Семендяевой. Новосибирск: Новосиб. гос. аграр. ун-т. 2010. 187 с.

133. Смирнова О.В. Популяционная организация биоценотического покрова лесных ландшафтов // Успехи современной биологии. 1998. Т. 118. Вып. 2. С. 148–165.

134. Соколова Т.Л. Влияние физико-химических свойств почв на биоразнообразие и численность дождевых червей // Вестник КГУ им. Н.А. Некрасова. 2008. Т. 14. № 2. С. 20–21.

135. Соколова Т.Л. Видовое разнообразие люмбрицид в различных биогеоценозах города Костромы и костромского Заволжья // Вестник КГУ им. Н.А. Некрасова. 2013. Т. 19. № 2. С. 12–14.

136. Стебаев И.В. Животное население первичных наскальных почв и его роль в почвообразовании // Зоологический журнал. 1958. Т. 37. № 10. С. 1433–1448.

137. Стебаев И.В. Экологическое своеобразие и пространственная структура почвенно-зоологических комплексов каштановых и сопутствующих им почв гор юга Сибири: Автореф. дис. д-ра биол. Наук: 03.097. Москва, 1971. 55 с.

138. Стебаев И.В. Пространственная структура животного населения и биогеоценозов в стоково-геохимических сериях ландшафтов // Зоологический журнал. 1976. Т. 55. № 2. С. 191–204.

139. Стебаев И.В., Волковинцер В.В. Животное населения почв северной части Барабинской лесостепи и водный режим почв // Зоологический журнал. 1964. Т. 43. № 10. С. 1425–1439.

- 140.** Стебаев И.В., Волковинцер В.В. Животное население каштановых и сопутствующих им почв Тувы и южной части Хакасии // Животное население почв в безлесных биогеоценозах Алтае-Саянской горной системы. Новосибирск. 1968. С. 7–78.
- 141.** Стебаев И.В., Колпаков В.Э. Экоморфы почвообитающих личинок насекомых с полным превращением как биоиндикационные элементы экологического мониторинга. Новосибирск: Редакционно-издательский отдел НГУ, 1995. 93 с.
- 142.** Стебаев И.В., Колпаков В.Э. Роль экоморф в почвенно-зоологическом учении и первая попытка их классификации // Зоологический журнал. 2003. Т. 82. № 2. С. 224–228.
- 143.** Стебаева С.К. Жизненные формы ногохвосток (Collembola) // Зоологический журнал. 1970. Т. 49. № 10. С. 1437–1454.
- 144.** Стебаева С.К. Изученность фауны ногохвосток (Collembola) Сибири в зональном аспекте // Фауна гельминтов и членистоногих Сибири. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние. 1976. С. 85–133.
- 145.** Стебаева С.К. Структура населения коллембол (Hexapoda, Collembola) низкогорных хвойных лесов юга Сибири // Зоологический журнал. 2011. Т. 90. № 11. С. 1338–1359.
- 146.** Стороженко В.Г. Объемы, структура и динамика разложения древесного опада в коренных ельниках таежной зоны европейской части России // Труды Карельского научного центра РАН. 2018, январь. С. 1–10.
- 147.** Стриганова Б.Р. Исследование роли мокриц и дождевых червей в процессах гумификации разлагающейся древесины // Почвоведение. 1968. № 8. С. 85–90.
- 148.** Таран И.В. Сосновые леса Западной Сибири, отв. ред. д-р биол. наук, проф. Г. В. Крылов. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1973. 291 с.

149. Таран И.В., Кабалин С.И., Бех И.А., Платаис А.Э. Леса и лесное хозяйство Новосибирской области. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1979. 269 с.
150. Тиунов А.В. Влияние нор дождевых червей *Lumbricus terrestris* на пространственное распределение и таксономическую структуру почвенных сообществ // Зоологический журнал. 2003. Т. 82. № 2. С. 269–274.
151. Тиунов А.В. Стабильные изотопы углерода и азота в почвенно-экологических исследованиях // Известия РАН. Серия биологическая. 2007. № 4. С. 475–489.
152. Чекановская О.В. Дождевые черви и почвообразование. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 208 с.
153. Чеснова Л.В., Стриганова Б.Р. Почвенная зоология – наука XX века. М.: Янус-К, 1999. 162 с.
154. Шарова И.Х. Почвенная мезофауна лиственных лесов в Подмосковье // Фауна и экология животных. Ученые записки МГПУ им. Ленина. 1970. № 394. С. 3–20.
155. Шеховцов С.В., Базарова Н.Э., Берман Д.И., Булахова Н.А., Голованова Е.В., Коняев С.В., Кругова Т.М., Любечанский И.И., Пельтек С.Е. ДНК-штрихкодирование: сколько видов дождевых червей живет на юге Западной Сибири? // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016. Т. 20. № 1. С. 125–130.
156. 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.
157. Шеховцов С.В., Ермолов С.А., Держинский Е.А., Полубоярова Т.В., Ларичева М.С., Пельтек С.Е. Генетическая и размерная изменчивость *Octolasion tyrtaeum* (Lumbricidae, Annelida) // Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции. 2020а. Т. 6. № 1. С. 5–9.

- 158.** 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. 2020б. Т. 24. № 1. С. 48–54.
- 159.** Шиперович В.Я. Почвенная фауна в различных типах леса // Зоологический журнал. 1937. Т. 16. № 2. С. 301–308.
- 160.** Шиперович В.Я. Фауна почв и древостоев в различных типах леса заповедника «Бузулукский бор» // Зоологический журнал. 1939. Т. 18. № 2. С. 196–211.
- 161.** 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. P. 1–12.
- 162.** Ashwood F., Vanguelova E.I., Benham S., Butt K.R. Looking for earthworms in deadwood // Frontiers for Young Minds. 2020. Vol. 8. P. 1–7.
- 163.** Baltzer R. Regenwurmfauna und Bodentyp // Z. Pflanzenernähr. Diing. und Bodenkunde. 1955. No. 71 (116). S. 246–252.
- 164.** Barois I., Lavelle P., Brossard M., Tondoh J., Martinez M., Rossi J. P., Senapati B. K., Angeles A., Fragoso C., Jimenez J. J., Lattaud C., Kanyonyo J., Blanchart E., Chapuis I., Brown G., Moreno A. G. Ecology of earthworms species with large environmental tolerance and/or extended distributions [in:] Earthworm Management in tropical agroecosystems (Eds. P. Lavelle, L. Brussard, P. Hendrix). UK, Wallingford: CAB International Publishing, 1999. P. 57–85.
- 165.** Bhadauria T., Ramakrishnan P.S. Population dynamics of earthworms and their activity in forest ecosystems of North-east India // Journal of Tropical Ecology. 1991. Vol. 7. No. 3. P. 305–318.
- 166.** Biological Invasions Belowground: Earthworms as Invasive Species / Ed.: P.F. Hendrit. USA, Georgia: University of Georgia, 2006. 130 p.
- 167.** Bohlen P.J., Scheu S., Hale C.M., McLean M.A., Migge S., Groffman P.M., Parkinson D. Non-native invasive earthworms as agents of change in

northern temperate forests // *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2004. Vol. 2. No. 8. P. 427–435.

168. Bottinelli N., Heddec M., Jouqueta P., Capowiezd Y. An explicit definition of earthworm ecological categories – Marcel Bouché’s triangle revisited // *Geoderma*. 2020. No. 372. P. 1–7.

169. Bouche M. B. Stratégies lombriciennes // *Ecology Bulletin*. 1977. Vol. 25. P. 122–132.

170. Brown, G.G., James, S.W., Csuzdi, C., Lapied, E., Decaëns, T., Reynolds, J.W., Mısırlıoğlu, M., Stovanić, M., Trakić, T., Sekulić, J., Phillips, H., Cameron, E. A checklist of megadrile earthworm (Annelida: Clitellata) species and subspecies of the world. Zenodo. 2023. <https://doi.org/10.5281/zenodo.7301848>

171. Capowiez Y., Bottinelli N., Sammartino S., Michel E., Jouquet P. Morphological and functional characterization of the burrow systems of six earthworm species (Lumbricidae) // *Biology and Fertility of Soils*. 2015. No. 51. P. 869–877.

172. Chan K.Y. An overview of some tillage impacts on earthworm population abundance and diversity — implications for functioning in soils // *Soil and Tillage Research*. 2001. No. 57. P. 179–191.

173. Chang H.G., Szlavecz K., Csuzdi C., Bernard M., Chang C-H. Ecological groups and isotopic niches of earthworms // *Applied Soil Ecology*. 2023. Vol. 181. P. 1–13.

174. Csuzdi Cs., Pavlíček T. Earthworms from Israel. II. Remarks of the genus *Perelia* Easton, 1983 with descriptions of a new genus and two new species // *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. 2005. Vol. 51. No. 2. P. 75–96.

175. Csuzdi Cs., Chang C-H., Pavlíček T., Szederjesi T., Esopi D., Szlavecz K. Molecular phylogeny and systematics of native North American lumbricid earthworms (Clitellata: Megadrili) // *PLoS ONE*. 2017. Vol. 12. No. 8. P. 1–36.

176. Davalos A., Nuzzo V., Stark J., Blossey B. Unexpected earthworm effects on forest understory plants // *BMC Ecology*. 2013. Vol. 13. No. 48. P. 1–9.

177. De Wandeler H. et al. Drivers of earthworm incidence and abundance across European forests // *Soil Biology and Biochemistry*. 2016. Vol. 99. P. 167–178.
178. Dobson A., Richardson J., Blossey B. Effects of earthworms and white-tailed deer on roots, arbuscular mycorrhizae, and forest seedling performance // *Ecology*. 2020. Vol. 101. No. 1. P. 1–15.
179. Dunger W. *Tiere im Boden*. Wittenberg: A. Ziemsen Verlag, 1974. 256 s.
180. Ermolov S.A., Shekhovtsov S.V., Geraskina A.P., Derzhinsky E.A., Kotsur V.M., Poluboyarova T.V., Peltek S.E. Morphological and genetic analysis of *Dendrodrilus rubidus* (*Bimastos rubidus*) (Oligochaeta, Lumbricidae) in Russia and Belarus // *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2023. Vol. 8. No. 1. P. 1–13.
181. Fierer N. Earthworms' place on Earth. A new study provides a global view of earthworm ecology // *Science*. 2019. Vol. 366. P. 425–426.
182. Fragoso C., Lavelle P. Earthworm communities of tropical rain forests // *Soil Biology and Biochemistry*. 1992. Vol. 24. No. 12. P. 1397–1408.
183. Fründ H.-C., Butt K., Capowiez Y., Eisenhauer N., Emmerling C., Ernst G., Potthoff M., Schädler M., Schrader S. Using earthworms as model organisms in the laboratory: Recommendations for experimental implementations // *Pedobiologia*. 2010. No. 53. P. 119–125.
184. Geraskina A., Kuprin A. Functional diversity of earthworm communities in forests in the south of the Russian Far East // *Ecological Questions*. 2021. Vol. 32. N 2. P. 81–91.
185. Giska I., Sechi P., Babik W. Deeply divergent sympatric mitochondrial lineages of the earthworm *Lumbricus rubellus* are not reproductively isolated // *BMC Evolutionary Biology*– 2015. No. 15. P. 1–13.
186. Hammer Ø. *Past*. Version 3.25. Reference manual. Natural History Museum, University of Oslo, 2019. 275 p.
187. Heydari M., Poorbabaei H., Bazgir M., Salehi A., Eshaghirad J. Earthworms as indicators for different forest management types and human

disturbance in Ilam oak forest, Iran // *Folia Forestalia Polonica*. 2014. Vol. 56. No. 3. P. 121–134.

188. Holdsworth A.R., Frelich L.E., Reich P.B. Litter decomposition in earthworm-invaded northern hardwood forests: Role of invasion degree and litter chemistry // *Ecoscience*. 2008. Vol. 15. No. 4. P. 536–544.

189. Holmstrup M., Simonsen V. Genetic and physiological differences between two morphs of the lumbricid earthworm *Dendrodrilus rubidus* (Savigny, 1862) // *Soil Biology and Biochemistry*. 1996. Vol. 28. No. 8. P. 1105–1107.

190. 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*. 2006. Vol. 199. P. 8–13.

191. Ivask M., Kuu A., Truu M., Truu J. The effect of soil type and soil moisture on earthworm communities // *Agraarteadus*. 2006. Vol. 17. No. 1. P. 7–11.

192. Johnson S., Bose A., Snaddon J.L., Moss B. The role of earthworms in nitrogen and solute retention in a tropical forest in Sabah, Malaysia: a pilot study // *Journal of Tropical Ecology*. 2012. Vol. 28. No. 6. P. 611–614.

193. Jouquet P., Dauber J., Lagerlöf J., Lavelle P., Lepage M. Soil invertebrates as ecosystem engineers: Intended and accidental effects on soil and feedback loops // *Applied Soil Ecology*. 2006. Vol. 32. No. 1. P. 153–164.

194. Kashmenskaya M.N., Polyakov A.V. Karyotype analysis of five species of earthworms (Oligochaeta: Lumbricidae) // *Comparative Cytogenetics*. 2008. Vol. 2. No. 2. P. 121–125.

195. King R.A., Tibble A.L., Symondson, W.O. Opening a can of worms: unprecedented sympatric cryptic diversity within British lumbricid earthworms // *Molecular ecology*. 2008. No. 17. P. 4684–4698.

196. Kolesnikova A.A., Baturina M.A., Shadrin D.M., Konakova T.N., Taskaeva A.A. New records of Lumbricidae and Collembola in anthropogenic soils of East European tundra // *ZooKeys*. 2019. No. 885. P. 15–25.

- 197.** 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. P. 532–538.
- 198.** Kooch Y., Haghverdi K. Earthworms — good indicators for forest disturbance // *Journal of Bio Science & Biotechnology*. 2014. Vol. 3. No. 2. P. 155–162.
- 199.** Kula E., Švarc P. Earthworms (Lumbricidae) from a surface layer and wireworms (Elateridae) of forest stands in the anthropogenically-disturbed area of the Děčínská vrchovina Upland (Czech Republic) // *Beskydy*. 2012. Vol. 5. No. 1. P. 43–54.
- 200.** Lavelle P., Bignell D., Lepage M., Wolters, V., Roger P., Ineson P., Hea O.W., Dhillon S. Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. // *European Journal of Soil Biology*. 1997. Vol. 33. No. 4. P. 159–193.
- 201.** Lejoly J., Quideau S., Laganière J., Karst J., Martineau C., Swallow M., Norris C., Samad A. Earthworm-invaded boreal forest soils harbour distinct microbial communities // *Soil*. 2023. Vol. 9. P. 461–478.
- 202.** Lemtiri A., Colinet G., Alabi T., Cluzeau D., Zirbes L., Haubruge É., Francis F. Impacts of earthworms on soil components and dynamics. A review // *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*. 2014. Vol. 18. P. 121–133.
- 203.** 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. P. 1667–1672.
- 204.** Montecchio L., Scattolin L., Squartini A., Butt K.R. Potential spread of forest soil-borne fungi through earthworm consumption and casting // *iForest – Biogeosciences and Forestry*. 2015. Vol. 8. No. 3. P. 295–301.
- 205.** Muller P.E. Studien über die natürlichen Humusformen und der Einwirkung auf Vegetation und Boden. Berlin, 1887. 324 s.

- 206.** Omodeo P. Contributo alla revisione dei Lumbricidae. // Archivio Zoologico Italiano. 1956. Vol. 41. P. 129–212.
- 207.** 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. P. 443–453.
- 208.** 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.
- 209.** Reed S.P., Bronson D.R., Forrester J.A., Prudent L.M., Yang A.M., Yantes A.M., Reich P.B., Frelich L.E. Linked disturbance in the temperate forest: earthworms, deer, and canopy gaps // Ecology. 2023. Vol. 104. No. 6. P. 1–13.
- 210.** Rhea-Fournier D., González G. Methodological considerations in the study of earthworms in forest ecosystems [in:] Forest ecology and conservation (Eds. S. Chakravarty, G. Shukla). IntechOpen, 2017. P. 47–76.
- 211.** Shekhovtsov S.V., Berman D.I., Bulakhova N.A., Vinokurov N.N., Peltek S.E. Phylogeography of *Eisenia nordenskioldi nordenskioldi* (Lumbricidae, Oligochaeta) from the north of Asia // Polar Biol. 2018. No. 41. P. 237–247.
- 212.** Shekhovtsov S.V., Ermolov S.A., Poluboyarova T.V., Kim-Kashmenskaya M.N., Derzhinsky Y.A., Peltek. S.E. Morphological differences between genetic lineages of the peregrine earthworm *Aporrectodea caliginosa* (Savigny, 1826) // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. 2021. Vol. 67. No. 3. P. 235–246.
- 213.** Shekhovtsov S.V., Derzhinsky Y.A., Ermolov S.A., Kim-Kashmenskaya M.N., Poluboyarova T.V., Kotsur V.M., Golovanova E.V. Earthworms of Belarus (Annelida: Megadrili) // Zootaxa. 2023. Vol. 5255. No. 1. P. 38–61.
- 214.** Shevchenko N., Geraskina A., Kuprin A., Grabenko E. The role of canopy gaps in maintaining biodiversity of plants and soil macrofauna in the

forests of the northwestern Caucasus // Ecological Questions. 2021. Vol. 32. No. 2. P. 93–110.

215. Sigurdsson B.D., Gudleifsson B.E. Impact of afforestation on earthworm populations in Iceland // Icelandic agricultural sciences. 2013. Vol. 26. P. 21–36.

216. Sims R.W., Gerard B.M. Earthworms. Notes for the identification of British species // Synopsis of the British fauna (New series). No. 8. (Revised). Ed.: R. S. K. Barnes and J. H. Crothers. London: The Linnean Society and The Estuarine and Coastal Sciences Association, 1999. 171 p.

217. 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. P. 113–137.

218. Steinwandter M., Seeber J. The buffet is open: Alpine soil macro-decomposers feed on a wide range of litter types in a microcosm cafeteria experiment // Soil Biology and Biochemistry. 2020. Vol. 144. P. 1–9.

219. Suarez E.R., Fahey T.J., Yavitt J.B., Groffman P. M., Bohlen P.J. Patterns of litter disappearance in a northern hardwood forest invaded by exotic earthworms // Ecological Applications. 2006. Vol. 16. No. 1. P. 154–165.

220. Thouvenot L., Ferlian O., Beugnon R., Künne T., Lochner A., Thakur M.P., Türke M. Eisenhauer N. Do invasive earthworms affect the functional traits of native plants? // Frontiers in Plant Science. 2021. Vol. 12. P. 1–17.

221. Tiunov, A.V., Scheu, S. Microbial respiration, biomass, biovolume and nutrient status in burrow walls of *Lumbricus terrestris* L. (Lumbricidae) // Soil Biology and Biochemistry. 1999. Vol. 31. P. 2039–2048.

222. Vidal A., Watteau F., Remusat L., Mueller C. W., Nguyen Tu T-T., Buegger F., Derenne S., Quenea K. Earthworm cast formation and development: a shift from plant litter to mineral associated organic matter // Frontiers in Environmental Science. 2019. Vol. 55. No. 7. P. 1–15.

223. Wilcke D.E. Über die vertikale Verteilung der Lumbriciden im Boden // Z. Morphol. und Ökol. Tiere. 1953. № 41. S. 372–385.

224. Zhang J-E., Yu J., Ouyang Y. Activity of Earthworm in Latosol Under Simulated Acid Rain Stress // Bulletin of environmental contamination and toxicology. 2015. Vol. 94. No. 1. P. 108–111.

225. Zhang Y.F., Ganin G.N., Atopkin D.M., Wu D.H. Earthworm *Drawida* (Moniligastridae) Molecular phylogeny and diversity in Far East Russia and Northeast China // The European Zoological Journal. 2020. Vol. 87. No. 1. P. 180–191.

226. Zicsi A. Earthworm ecology in deciduous forests in central and southeast Europe [in:] Earthworm Ecology: From Darwin to Vermiculture (Eds. J. E. Satchell). UK, London: Chapman and Hall Ltd., 1983. P. 171–177.

227. Zuo J., Muys B., Berg M.P., Hefting M.M., van Logtestijn R.S.P., van Hal J., Cornelissen J.H.C. Earthworms are not just “earth” worms: Multiple drivers to large diversity in deadwood // Forest Ecology and Management. 2023. Vol. 530. P. 1–6.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

Определитель взрослых дождевых червей сем. Lumbricidae, наиболее распространенных в лесостепном Приобье Новосибирской области

1(19) Щетинки сильно сближены попарно¹ (табл. 1).

2(4) Мужские половые отверстия расположены на 13-м сегменте.

3(2) Отверстия окружены железистыми полями в пределах одного сегмента (рис. 2). Окраска покровов желтовато-бурая. Хвостовой конец четырехгранный. Поясок с 22(23)-го по 26(27)-й сегменты, пубертатные валики с 23-го по 25(26)-й сегменты. Первая спинная пора в межсегментной бороздке 4/5 (рис. 3). Амфибиотические черви (обитают в прибрежной части водоемов и в переувлажненных почвах).

Eiseniella tetraedra tetraedra

4(2) Мужские половые отверстия расположены на 15-м сегменте.

5(8) Головная лопасть танилобическая (рис. 1).

6(7) Поясок занимает с 27-го по 32-й сегменты. Валики тянутся вдоль края пояска с 28-го по 31-й сегменты, могут заходить на соседние. Пигментация темно-пурпуровая или красно-фиолетовая, головной конец более пигментирован; окраска сильно ирризирует. Мужские половые отверстия без железистых полей. Первая спинная пора в межсегментной бороздке 7/8. Хвостовой конец тела уплощен. Черви мелких и средних размеров.

Lumbricus rubellus (рис. 4)

7(6) Поясок занимает с 32-го по 37-й сегменты. Валики расположены с 33-го по 36-й сегменты. Пигментация пурпуровая с фиолетовым или коричневым оттенком. Головной конец интенсивно пигментирован, ирризирует. Первая спинная пора в межсегментной бороздке 7/8 или 8/9. Хвостовой конец сильно расширен и уплощен в спинно-брюшном направлении, от пигментации остаётся только темная срединная полоса. Железистые поля вокруг мужских половых отверстий развиты, выходят за пределы 15-го сегмента. Очень крупные черви.

Lumbricus terrestris

8(5) Головная лопасть эпилобическая (рис. 1).

9(15) Имеется пигментация покровов.

10(11) Пурпуровая пигментация в виде широких поперечных полос, разделенных более узкими непигментированными участками. Мужские половые отверстия окружены развитыми железистыми полями. Поясок занимает с 26-27-го по 31-32-й сегменты. Пубертатные валики с 28-го по 30-31-й сегменты. Первая спинная пора в межсегментной бороздке 4/5.

Eisenia fetida

¹ Положение щетинок нужно рассматривать за пояском (хвостовой конец тела)

11(10) Пигментация однородная, пурпуровая или темно-пурпуровая, интенсивная.

12(13) Пигментация темно-пурпуровая; хвостовой конец темнее головного, почти черный. Тело за пояском четырехгранное. Мужские половые отверстия окружены железистыми полями, выходящими за пределы 15-го сегмента. Поясок занимает с 24-25-го по 30-й сегменты. Пубертатные валики расположены на 27-28-м сегментах, частично могут заходить на соседние сегменты. Первая спинная пора в межсегментной бороздке 4/5. Мелкие и средние черви. Амфибиотический вид (также обнаружен в болотах).

Eisenia balatonica

13(14) Пигментация темно-пурпуровая. На боковых сторонах 9-го, 10-го и 11-го сегментов пигментация слабо выражена, из-за чего образуются характерные светлые пятна, почти соприкасающиеся на спинной стороне. Мужские половые отверстия окружены слабо выраженными железистыми полями, не выходящими за пределы 15-го сегмента; часто железистые поля не заметны. Поясок занимает с 27-го по 33-й сегменты. (У зафиксированных в формалине червей пояска, как правило, бочкообразно набухает.) Пубертатные валики расположены на 29-31-м сегментах; 31-й сегмент валики обычно занимают лишь наполовину. Первая спинная пора в межсегментной бороздке 4/5. Средние и крупные черви.

Eisenia nordenskioldi nordenskioldi

14(13) Пигментация темно-пурпуровая, интенсивная, хорошо выражена почти до хвостового конца. Мужские половые отверстия без железистых полей. Поясок занимает с 27-го по 32-й сегменты (реже заходит на $\frac{1}{2}$ 33-го сегмента). Пубертатные валики расположены на 29-30-м сегментах, образованы двумя удлиненными бугорками, соприкасающимися в начале 30-го сегмента. Черви мелких размеров

Eisenia sibirica

15(9) Покровы червей непигментированные.

16(17) Поясок занимает с 27-го по 34-й или 35-й сегменты. Пубертатные валики бисквитовидные (в виде двух соприкасающихся бугорков, разделенных тонкой поперечной бороздкой), расположены на 31-33-м сегментах. Мужские половые отверстия окружены железистыми полями, выходящими за пределы 15-го сегмента. В области пояска имеется три пары характерных отчётливо выраженных папилл на сегментах 30, 32 и 33(или иногда 34). Первая спинная пора в межсегментной бороздке 9/10. Тело после пояска слегка уплощено.

Aporrectodea caliginosa (рис. 4)

17(18) Поясок с 24-25-го по 31-32-й сегменты. Пубертатные валики расположены с 29-го по 31-й сегмент, форма валиков прямая, ровная. Мужские половые отверстия окружены железистыми полями, которые могут выходить за пределы 15-го сегмента. Первая спинная пора в межсегментной бороздке 4/5. Спинные поры очень крупные (рис. 3), перед пояском видны даже невооруженным глазом. Тело цилиндрическое.

Aporrectodea rosea

18(17) Морфологические признаки как в пункте **13(14)**, но при этом пигментация сильно ослаблена до розоватой окраски нескольких передних сегментов или совсем отсутствует. Спинные поры мелкие. Черви средних размеров.

Eisenia nordenskioldi pallida

19(1) Щетинки не сближены или слабо сближены попарно.

20(21) Покровы лишены пигментации. Живые черви имеют голубовато-серый цвет. (Иногда у фиксированных червей в предпоясочной части тела можно отметить слабую коричневатую окраску на начальных сегментах со спинной стороны). Поясок занимает с 30-го по 35-й сегменты. Валики вытянуты вдоль края пояса, занимают с 31-го по 34-й сегменты, могут заходить на соседние. Железистые поля вокруг мужских половых отверстий выходят за пределы 15-го сегмента. Щетинки слабо сближены попарно (рис. 1). Первая спинная пора в межсегментной бороздке 8/9 – 11/12. Черви средних и крупных размеров.

Octolasion lacteum

21(20) Покровы пигментированы. Окраска интенсивная темно-пурпуровая, темно-коричневая или бурая. Вокруг мужских половых отверстий развиты железистые поля, не выходящие за пределы 15-го сегмента. Черви мелких размеров.

22(23) Поясок занимает с 29-го по 33-й сегменты, может слегка заходить на соседние сегменты. Пубертатные валики расположены с 31-го по 33-й сегменты. Щетинки не сближены (рис. 1). Первая спинная пора в межсегментной бороздке 4/5. Тело за пояском восьмигранное.

Dendrobaena octaedra

23(22) Поясок занимает с 25-26-го по 31-32-й сегменты. Пубертатные валики отсутствуют, а если имеются, то занимают с 28-30-й или с 29-30-й сегменты. Щетинки слабо сближены попарно (рис. 1). Первая спинная пора в межсегментной бороздке 5/6.

Dendrodrilus rubidus (=Bimastos rubidus)

В данном регионе вид представлен тремя формами, достоверно различить которые возможно только у взрослых червей по сочетанию «наличия-отсутствия» пубертатных валиков и семяприемников (для рассмотрение последних необходимо вскрытие червя):

- Семяприемники и пубертатные валики полностью отсутствуют (Глава 2, рис. 4).

Dendrodrilus rubidus tenuis

- Семяприемники иногда могут присутствовать (9-10-м сегменты), но как правило пустые и слабо развитые, малозаметны; пубертатные валики на 29-30-м сегментах в виде нечетких полос (Глава 2, рис. 4).

Dendrodrilus rubidus rubidus

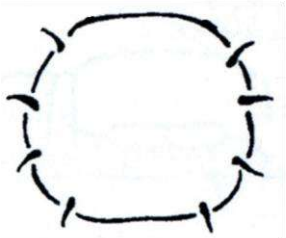
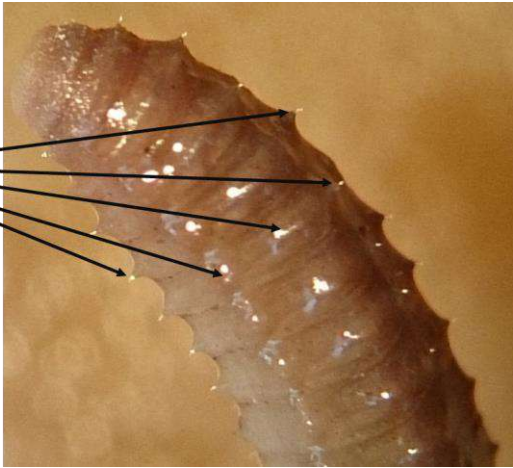
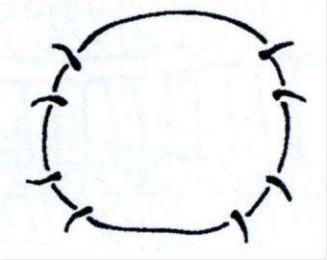
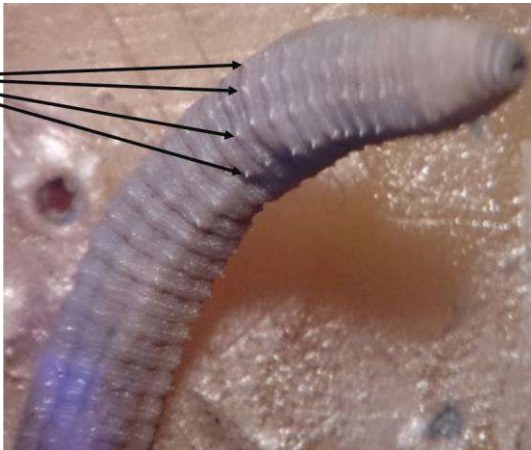
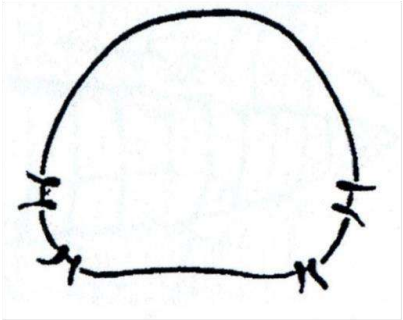
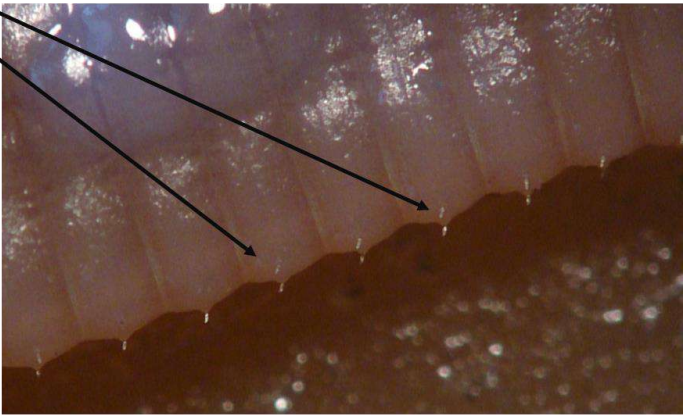
- Имеются две пары хорошо развитых заполненных семенной жидкостью семяприемников в 9-10-м сегментах; пубертатные валики четко выражены в виде широких прямоугольных полос на 28-30-м сегментах (Глава 2, рис. 4)

Dendrodrilus rubidus subrubicundus

Таблица 1.

Типы расположения щетинок у дождевых червей сем. Lumbricidae

(по Всеволодовой-Перель, 1997 с изменениями):

Щетинки не сближены	
Щетинки не сближены 	
Щетинки слабо сближены попарно	
Щетинки слабо сближены попарно 	
Щетинки сильно сближены попарно	
Щетинки сильно сближены попарно 	

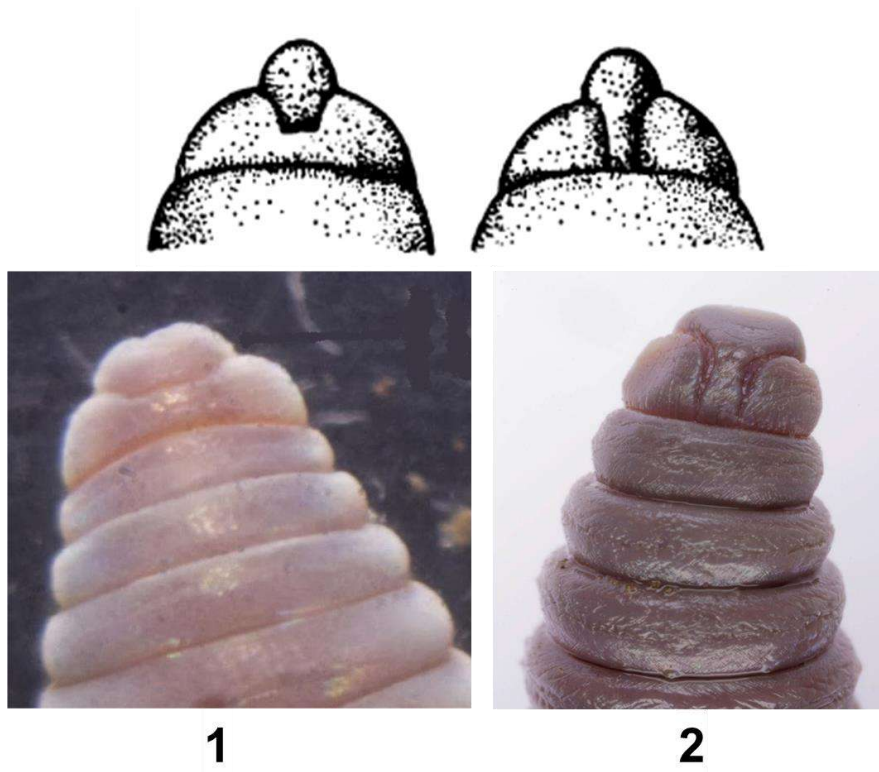


Рис. 1. Форма головной лопасти

(По Фюллеру, 1954, цит. по Чекановской, 1960, с изменениями):

1 – *эпилобическая* — не достигает межсегментной бороздки между 1 и 2 сегментами;

2 – *танилобическая* — достигает межсегментной бороздки между 1 и 2 сегментами.

Важно: считать сегменты дождевого червя нужно начинать с того сегмента, на котором расположена головная лопасть!

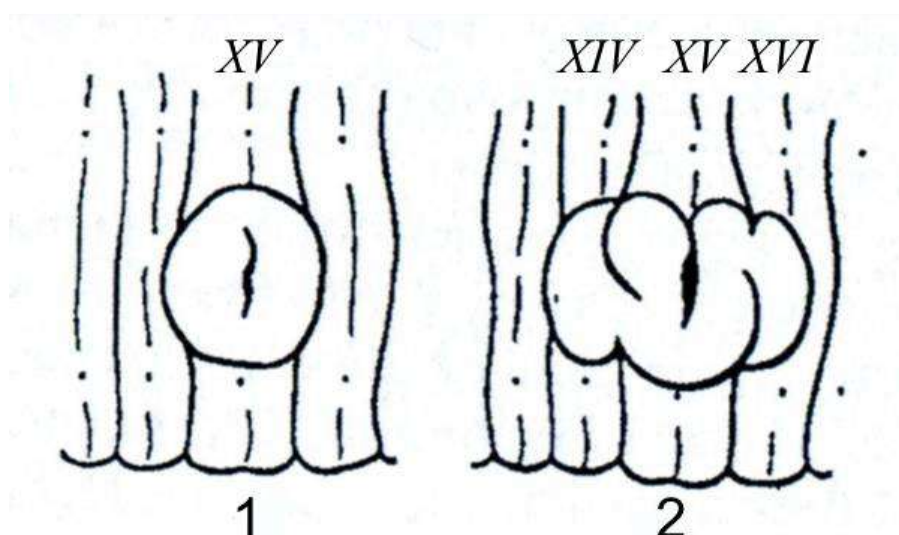


Рис. 2. Развитие железистых полей вокруг мужских половых отверстий

(по Всеволодовой-Перель, 1997 с изменениями):

1 – в пределах 15-го сегмента; 2 – заходят на соседние сегменты

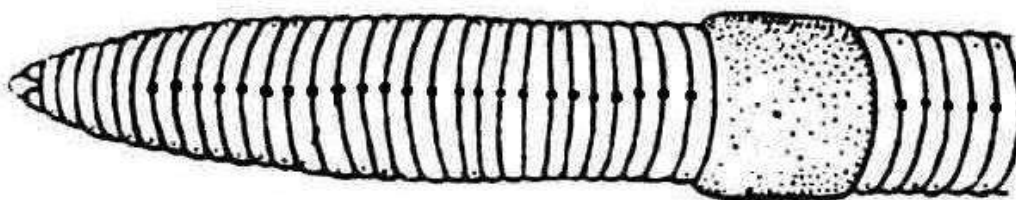


Рис. 3. Спинные поры дождевого червя (по Чекановской, 1960)

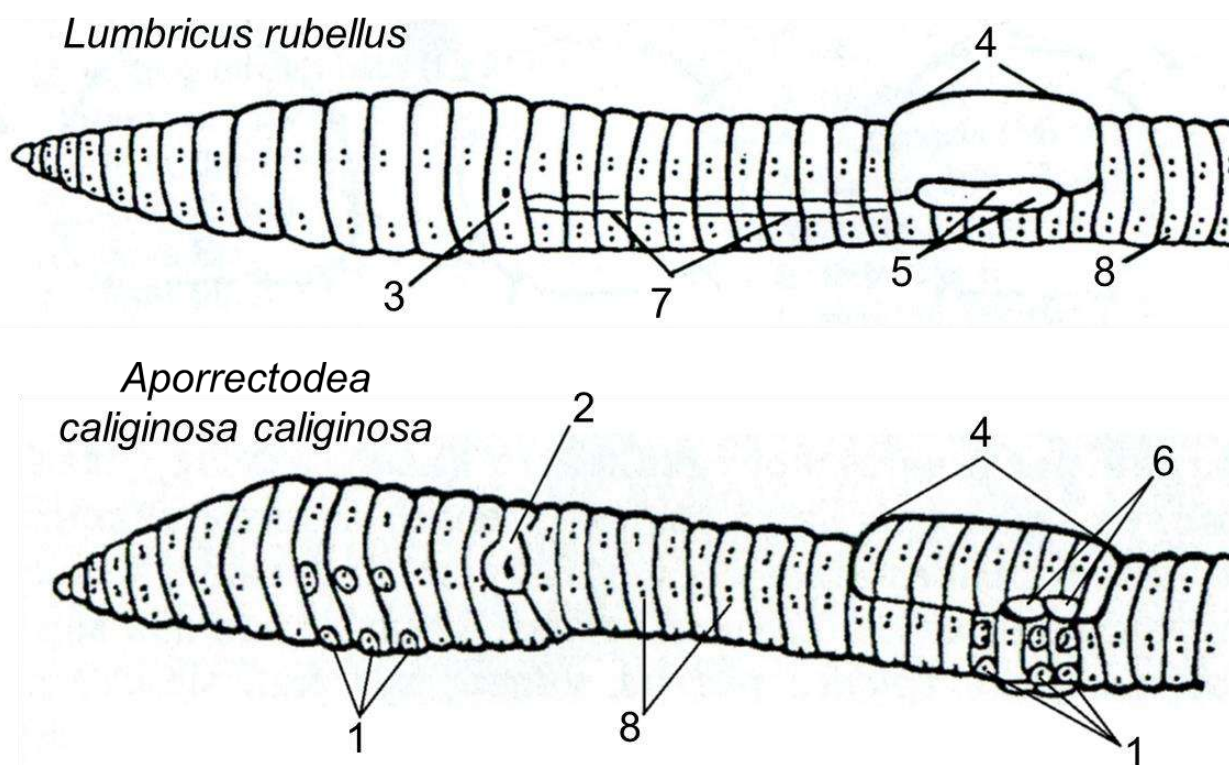


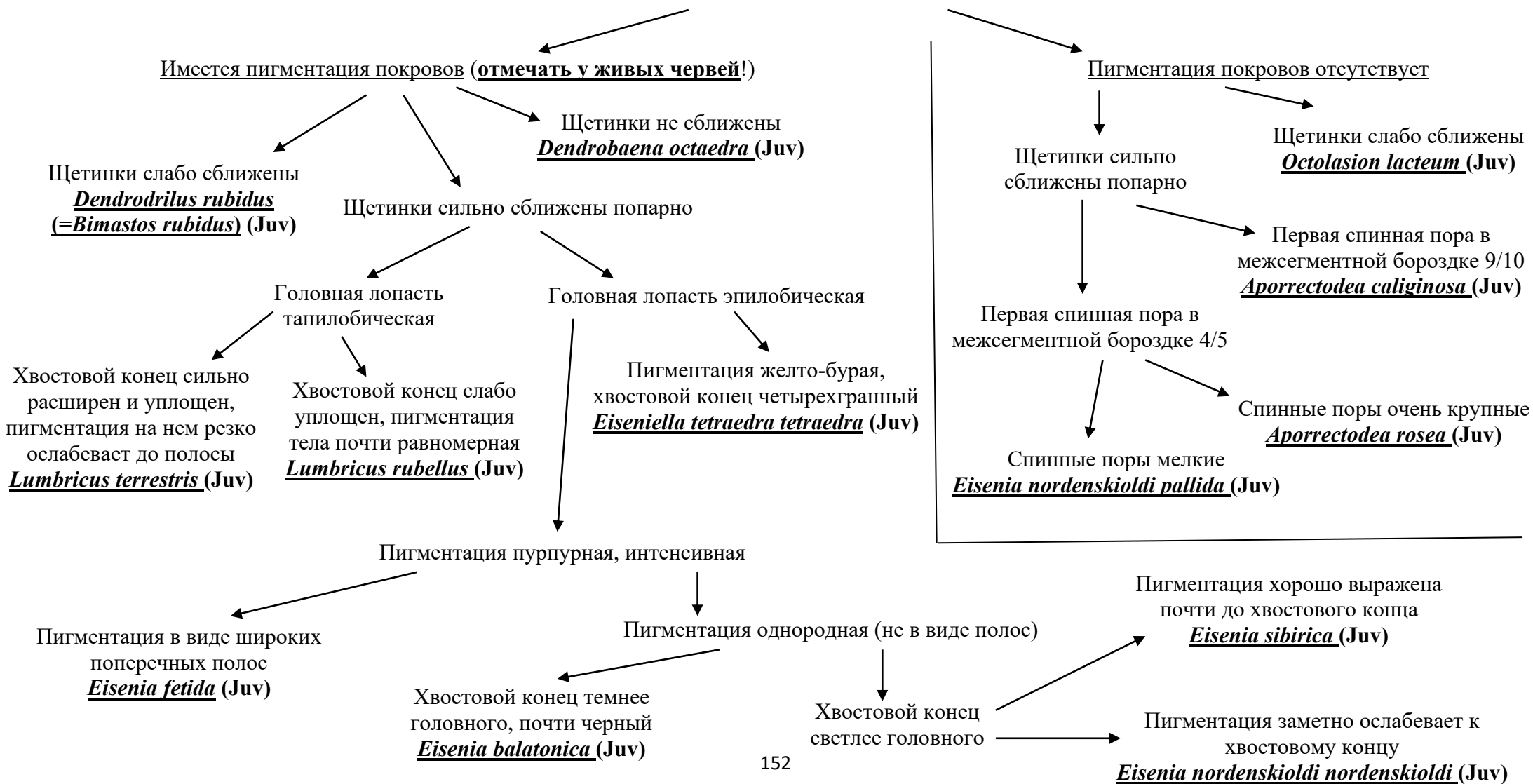
Рис. 4. Общие черты строения представителей сем. Lumbricidae на примере некоторых видов (по Всеволодовой-Перель, 1997 с изменениями):

1 – папиллы; 2 – мужские половые отверстия, окруженные железистыми полями; 3 – мужские половые отверстия без железистых полей; 4 – пояс; 5 – пубертатные валики вытянутой формы; 6 – пубертатные валики бисквитовидной формы (в виде двух бугорков); 7 – семенная бороздка; 8 – щетинки.

ПРИЛОЖЕНИЕ 2

Определитель ювенильных (неполовозрелых) дождевых червей сем. Lumbricidae, наиболее распространенных в лесостепном Приобье Новосибирской области

Lumbricidae (Juv) — у дождевого червя отсутствуют поясок, пубертатные валики и железистые поля



ПРИЛОЖЕНИЕ 3

Физико-химические свойства почвы и подстилки исследованных лесов

Физико-химические свойства почвы и растительной подстилки считаются одним из основных факторов, от которых зависит наличие или отсутствие определенных педобионтов в исследуемом местообитании, в частности, видов и жизненных форм дождевых червей.

При учете дождевых червей в каждой почвенно-зоологической пробе мы проводили измерения мощности подстилки (горизонты L и FH суммарно) и гумусового горизонта с точностью до миллиметра. Также из 42 почвенно-зоологических проб в разных микрестообитаниях нами были отобраны образцы почвы и подстилки для дальнейшего лабораторного анализа. Образцы почвы отбирали из каждого слоя пробы (0–2, 2–5, 5–10, 10–30 см), образцы подстилки — отдельно из горизонтов L и FH. Всего было отобрано 168 образцов почвы и 81 образец подстилки.

Перед отправкой на химический анализ взятые образцы были тщательно просушены при комнатной температуре. С образцами почвы провели предварительную пробоподготовку: проверили на наличие карбонатов с помощью HCl, просеяли через сито диаметром 2 мм и измельчили на шаровой мельнице до состояния пудры.

Для образцов почвы и подстилки было измерено содержание C, N, C/N; для подстилки также получены данные о pH. Анализ образцов подстилки был проведен методом газовой хроматографии на элементном анализаторе EA 1110 (CHNS-O) в Экоаналитической лаборатории ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, почвенных образцов — в ЦКП «Лаборатория радиоуглеродного датирования и электронной микроскопии» ИГ РАН на CHNS-анализаторе vario EL cube (Elementar), при непосредственном участии А.В. Почикалова.

Общие показатели измеренных химических свойств (C, N, C/N) исследованных лесных почв рассчитывали как средневзвешенные значения от результатов послойных измерений (0-2, 2-5, 5-10, 10-30 см), для подстилки

— как средние значения по горизонтам L и FH. Средние значения также были рассчитаны для мощности подстилки и гумусового горизонта.

Таблица 1.

Некоторые физико-химические свойства почвы исследованных лесов ($X \pm SE$)

Топоним	Мощность гумусового горизонта, см	Кислотность почвы, pH водн.	C, %	N, %	C/N
Разнотравные сосняки					
Окрестности д. Бурмистрово	5.4±0.2	кислая*	2.81±0.15	0.18±0.01	15.43±0.44
Кудряшовский бор	9.0±0.2	5.38±0.04	1.27±0.17	0.07±0.01	19.62±1.05
Заельцовский бор	9.1±0.2	5.72±0.06	1.86±0.16	0.09±0.01	20.27±1.07
Осиново-березовые папоротниковые леса					
Окрестности п. Каменушка	10.4±0.3	слабокислая*	3.02±0.48	0.26±0.05	12.1±0.50
Окрестности п. Морозово	8.8±0.4	6.22±0.08	2.66±0.18	0.20±0.01	13.09±0.18
Окрестности с. Быково	8.6±0.3	5.68±0.09	2.74±0.17	0.22±0.01	12.63±0.12

* — по литературным данным, числовые значения pH для прочих местообитаний взяты из предыдущих работ 2019-2020 гг.

Весьма примечательно, что по измеренным физико-химическим свойствам почвы сосняки разнотравные и березово-осиновые папоротниковые леса различаются довольно слабо (табл. 1). Согласно литературным данным, в лесостепном Приобье Новосибирской области дерново-подзолистые и серые лесные почвы местами разграничены не четко и образуют сложные мозаики (Классификация и диагностика..., 1979; Почвенная карта..., 2007). Также, согласно работам Н.С. Касимова и И.Н. Семенкова у контрастных по грансоставу автоморфных почв иногда наблюдается явление «конвергенции свойств почв гумусового горизонта на породах разного гранулометрического состава», а также в России у разных типов автоморфных почв выделяется всего три разновидности гумусового горизонта в зависимости от природной зоны, например, для лесостепи и степи характерен темногумусовый горизонт (Касимов и др., 1992; Semenov,

Koroleva, 2019). Поскольку пробы почвы для анализа отбирали вместе с почвенно-зоологическими пробами, глубина которых ненамного превышает гумусовый горизонт (см. Главу 3), то ввиду схожести состава гумусового горизонта мы получили практически однородные результаты для двух разных типов почвы (табл. 1).

Таблица 2.

Некоторые физико-химические свойства подстилки исследованных лесов ($X \pm SE$)

Топоним	Мощность подстилки, см	Кислотность подстилки, рН водн.	С, %	N, %	C/N
Разнотравные сосняки					
Окрестности д. Бурмистрово	5.3±0.2	5.51±0.10	43.61±0.93	1.51±0.06	29.13±0.79
Кудряшовский бор	3.6±0.2	5.61±0.08	33.06±2.70	1.20±0.09	27.55±0.71
Заельцовский бор	4.2±0.3	5.66±0.11	36.71±1.65	1.42±0.07	25.97±0.86
Осиново-березовые папоротниковые леса					
Окрестности п. Каменушка	2.9±0.1	6.05±0.13	30.60±1.12	1.15±0.07	26.91±1.09
Окрестности п. Морозово	3.4±0.2	6.38±0.02	31.83±2.03	1.23±0.15	27.29±1.90
Окрестности с. Быково	3.1±0.2	6.16±0.04	35.56±1.10	1.32±0.09	27.79±2.09

Подстилки в двух разных группах типов леса отличаются по своему составу (хвойная и лиственная, соответственно), а также по мощности: в сосняках подстилка из хвои разлагается медленнее, чем объясняется ее накопление, в отличие от лиственной подстилки березово-осиновых лесов, которая служит пищей многим почвенным животным и микроорганизмам (Бабьева, Зенова, 1983). Также подстилка различается по своей кислотности: в сосняках подстилка кислая, в березово-осиновых лесах — слабокислая (табл. 2). Эти два свойства, даже будучи рассмотренными на уровне качественных признаков, позволяют объяснить наблюдаемую неоднородность почвенной фауны, в нашем случае люмбрикофауны. По содержанию С, N и соотношению C/N подстилки обеих групп типов леса почти не различаются.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ К ПРИЛОЖЕНИЯМ

1. Бабьева И.П., Зенова Г.М. Биология почв. Учебник для вузов. М.: Изд. Московского университета, 1983. 248 с.
2. Всеволодова-Перель Т.С. Дождевые черви фауны России. Кадастр и определитель. М.: Наука, 1997. 102 с.
3. Касимов Н.С., Самонова О.А., Асеева Е.Н. Фоновая почвенно-геохимическая структура лесостепи Приволжской возвышенности // Почвоведение. 1992. № 8. С. 5–21.
4. Классификация и диагностика почв Западной Сибири: / Ин-т Запсибгипрозем, Ин-т почвоведения и агрохимии СО АН СССР. Новосибирск: ин-т Запсибгипрозем, 1979. 47 с.
5. Почвенная карта Новосибирской области / под ред. К.С. Байкова. Новосибирск: Изд. ИПА СО РАН, 2007.
6. Чекановская О.В. Дождевые черви и почвообразование. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 208 с.
7. Semenkov I.N., Koroleva T.V. The spatial distribution of fractions and the total content of 24 chemical elements in soil catenas within a small gully's catchment area in the Trans Urals, Russia // Applied Geochemistry. 2019. No. 106. P. 1–6.