

В.С. Абуkenова*

Карагандинский университет имени академика Е.А. Букетова, Караганда, Казахстан

*Автор для корреспонденции: abu-veronika@yandex.kz

Почвенная мезофауна черноольховых лесов Казахского мелкосопочника в условиях рекреационной и пастбищной дигрессии

Изучалась почвенная мезофауна черноольховых лесов Казахского мелкосопочника, как показатель функциональных особенностей насаждений *Alnus glutinosa* на юго-восточной границе ареала. Леса не образуют массивов большой площади и связаны с типом рельефа, долинами ручьев и речек, глубиной залегания грунтовых вод. О древнем происхождении и важном значении черноольшаников, как рефугиумов, свидетельствуют реликтовые виды флоры и фауны. Под влиянием рекреационной нагрузки и выпаса лесные сообщества изменяются, что требует скорейшей оценки состояния наземных биоценозов. Установлено, что черноольховые леса мелкосопочника характеризуются высокой общей биомассой мезофауны (от 13,6 г/м² до 42,1 г/м²), где более 85 % зоомассы приходится на сапрофильный комплекс. Плотность почвенного населения значительна (от 272,6 экз/м² до 503,55 экз/м²), т.е., в целом, леса сохраняют черты зональных широколиственных формаций. Выявлены антропогенные изменения структуры педобионтов в черноольшаниковых ассоциациях, находящихся на разных стадиях рекреационной и пастбищной дигрессии. Наблюдается последовательное уменьшение индекса плотности почвенного населения (P=145,6; 80,19; 69,7) и доли лесных видов. Отмечены смена жизненных форм и их соотношений в модельных (*Carabidae*) и доминирующих (*Lumbricidae*) группах, рост численности зоофагов, снижение общего обилия и обеднение видового состава сапрофагов. Почвенная мезофауна отражает в своей структуре биоценологическое своеобразие реликтовых черноольшаников степной зоны и сукцессию биоценозов.

Ключевые слова: почвенная мезофауна, люмбрициды, черноольховые леса, рекреационная дигрессия, Казахский мелкосопочник.

Введение

Ландшафтно-экологические особенности Казахского мелкосопочника создают условия для формирования уникальных природных фитоценозов с высоким биоразнообразием, значительно отличающихся от зональных. В рефугиальных зонах сохранились неморальные и бореальные реликты прошлых геологических эпох. Высоким разнообразием отличается биота почв, важнейший компонент наземных экосистем и индикатор их изменения в настоящем и прошлом. Наличие специфических «биомаркеров» из числа педобионтов позволяет судить о динамике климатических, эдафических, биотических изменений, истории формирования ландшафтов и биоценозов.

Среди уникальных экосистем Казахского мелкосопочника большой интерес представляют черноольшаники, растительные сообщества с особым режимом увлажнения в долинах ручьев и поймах небольших речек. Это самые южные местообитания ольхи черной, естественный ареал которой обширен, но дизъюнктивен. Фитоценозы *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn представляют наиболее древний тип лесной растительности, прежде широко распространенной [1–3]. В настоящее время сохранились участки коренных субклимаксовых черноольшаников в Баянаульско-Каракаралинских и Нияз-Ерментауских низкогорьях, где места произрастания реликта палеогенового периода *A. glutinosa* от-

носятся к охраняемым территориям национальных природных парков Баянаульский и Буйратау. Широколиственные приречные леса имеют средообразующую функцию. Создавая мозаичность условий и усиливая разнообразие экотопов, выполняя почвозащитную и водоохранную роль, они участвуют в сохранении и поддержании биоразнообразия флоры и фауны.

Островные нагорные леса, согласно результатам почвенно-зоологических исследований в Каркаралинских низкогорьях, являются рефугиумами общеевропейских элементов и элементов западно-палеарктического фаунистического комплекса [4, 5].

Информация о почвенной фауне черноольховых лесов низкогорий весьма скудна. Целью наших исследований было сравнительное изучение населения почвенных беспозвоночных в ряду рекреационной дигрессии фитоценозов ольхи черной в Казахском мелкосопочнике.

Район исследования и пробные площади

Казахский мелкосопочник входит в состав мощного степного флоро-ценотического центра — Алтайско-Монгольской области, сыгравшего значительную роль в формировании степной флоры Евразии. С миоцена по плиоцен растительность этой территории приобрела характер хвойного леса, сложились благоприятные условия для проникновения в мелкосопочник бореальных элементов флоры из северной части Западно-Сибирской равнины, с Алтая и с Южного Урала [6, 7].

Большинство бореальных реликтов встречается в мелкосопочнике спорадически, занимая в растительных сообществах подчиненное положение, но ольха черная выступает в роли доминанта, образуя ленточные леса в долинах ручьев. В аридных условиях степной зоны фитоценозы ольхи черной существуют и в заболоченных, и в суходольных местообитаниях. Современная площадь черноольшаников составляет около 500 га. Наряду с ольхой черной в ценозах представлен комплекс кустарниковых бореальных реликтов (*Ribes nigrum*, *R. hispidulum*, *Viburnum opulus*) и травянистых (*Pyrola rotundifolia*, *Matteuccia struthiopteris*, *Athyrium filix-femina*, *Heracleum sibiricum*, *Circaea alpina* и др.).

Лесные массивы подвергались антропогенному прессу, и не нарушенных черноольшаников практически не сохранилось. Наибольшее влияние на сообщества ольхи черной оказали выпас крупного рогатого скота, а также вырубка деревьев и вытаптывание. Реликтовые черноольшаники в Центральном Казахстане представлены ассоциациями, находящимися на разных стадиях рекреационной и пастбищной дигрессии [8, 9].

Слабо нарушенный черноольшаник страусниковый (I) — в составе травостоя доминируют страусник обыкновенный (*Matteuccia struthiopteris*) и чистотел большой (*Chelidonium majus*). Страусник обыкновенный характерен для лесной зоны и плохо переносит выпас. Почвы дерново-глеевые суглинистые, увлажнение обильное, интенсивно-проточное.

Черноольшаник будровый (II) — в травяном ярусе доминируют будра плющевидная (*Glechoma hederacea*) и гравилат городской (*Geum urbanum*). Состав почв и режим увлажнения близки предыдущим. По экологическим условиям группа дифференциальных видов отнесены ко второй стадии пастбищной деградации. Число синантропных видов в составе травяного покрова возрастает; некоторые из них (*Urtica dioica*, *Chelidonium majus*, *Glechoma hederacea*, *Galium verum*) выходят на позицию кодоминантов, проективное покрытие 5–25 % или 25–50 %. Количество бореальных реликтов в составе травостоя 8–10 видов.

Увеличение рекреационных и пастбищных нагрузок приводит в местообитаниях с интенсивно-проточным увлажнением к формированию черноольшаников крапивных (III). Почвы дерново-перегнойно-глеевые суглинистые. Доля бореальных реликтов снижается до 3–7 видов, а синантропных видов возрастает до 15–29. На территории Баянаульского национального парка встречаются черноольшаники всех приведенных выше типов. В национальном парке Буйратау сохранились только сильно нарушенные леса из ольхи черной.

Методы и материалы

Материалами для данной работы послужили результаты сборов, проводимых в разное время на территории национальных парков. Экспериментальные участки закладывались в трех ассоциациях черноольшаников на дерново-глеевых почвах, производных от общего типа, существовавшего 200–250 лет назад. В ряду биоценозов выражена тенденция разреживания древостоев, ослабления позиции лесных видов, синантропизация растительности, уменьшения мощности подстилки, ослабления процессов дернования. Количественные сборы и учеты выполнены по общепринятой методике почвенных раскопок [10]. Размер почвенных проб — 50x50 см. Разборка проводилась вручную, послойно.

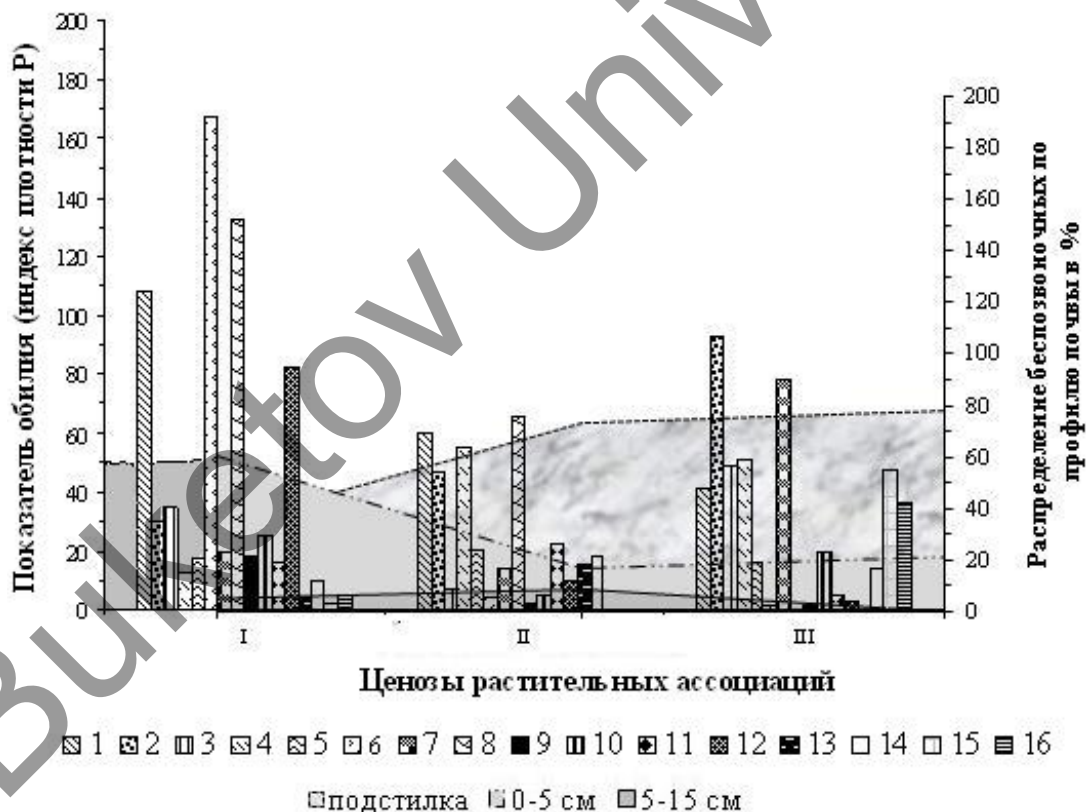
Сначала учитывали червей и других беспозвоночных, находящихся в подстилке, затем разбирали верхний слой (0–5 см) почвы, после чего также по слоям проводилась разборка почвы до глубины встречаемости педобионтов. Число проб при каждом обследовании было не менее 16 (май–октябрь). Для анализа привлечен также материал отлова ловушками Барбера.

Материал фиксировался 90 %-ным этиленгликолем. Показатели численности и биомассы даны в среднем за вегетационный период. Трофическую специализацию доминирующих видов и групп почвенных беспозвоночных устанавливали согласно литературным данным [11, 12]. Из показателей обилия использовался индекс плотности населения соответствующей группы (P). Фаунистическое сходство комплексов оценивалось с помощью индекса Жаккара (K_j) [13]. При определении лямбрицид и для характеристики морфо-экологических форм использовали соответствующие руководства и определительные таблицы [14, 15]. Жизненные формы жуелиц даны по системе И.Х. Шаровой [16].

Статистическую обработку материалов проводили с использованием программы Statistica 6.0.

Результаты и их обсуждение

Мезофауна почв в черноольшанике страусниковом (I) представлена 11 отрядами и 39 семействами. Общая численность беспозвоночных 503,55 экз./м², биомасса 42,1 г/м². Кольчатые черви семейства *Lumbricidae* составляют 59,34 % всей фауны по числу особей и 92,52 % по биомассе (рис. 1). Среди членистоногих численно доминируют отряды *Coleoptera*, *Aranei*, *Diptera*. По обилию среди жесткокрылых преобладают *Curculionidae* (67,1 экз./м²), *Scarabaeidae* (22,75 экз./м²), *Staphilinidae* (11,5 экз./м²), демонстрируя и высокие показатели индекса плотности населения ($P=167,3$; 133,04; 19,91).



Систематические группы: 1 — *Lumbricidae*; 2 — *Aranei*; 3 — *Lithobiidae*; 4 — *Hemiptera*; 5 — *Carabidae* (i, l); 6 — *Curculionidae* (i, l); 7 — *Staphilinidae* (i, l); 8 — *Scarabaeidae* (i, l); 9 — *Elateridae* (i, l); 10 — *Silphidae* (i, l); 11 — *Formicidae*; 12 — *Tipulidae* (l); 13 — *Bibionidae* (l); 14 — *Tabanidae* (l); 15 — *Sciaridae* (l); 16 — *Syrphidae* (l); i — имаго; l — личинки

Рисунок 1. Структура мезонаселения, обилие беспозвоночных и распределение по профилю почв в ценозах черноольшаниковых ассоциаций: I — черноольшаник страусниковый; II — черноольшаник будровый; III — черноольшаник крапивный

Личинки *Curculionidae* размещаются в почвенном слое 0–5 см. Встречаясь в 92 % почвенных проб, они свидетельствуют о высокой задернованности почв в этом типе леса. Наиболее многочислен *Polydrusus (Eudipnus) mollis* (Stroem, 1768) из группы дендротамнобионтов, лесной многоядный вид, предпочитающий стабильный почвенный режим. Трофически приурочен к растениям из семейств *Betulaceae* (в составе примеси к основному древостою) и *Rosaceae* (в составе подлеска) в биотопе.

Личинки пластинчатоусых жуков *Scarabaeidae* также чувствительны к колебаниям водно-теплового режима и не встречаются в подстилке, сосредоточиваясь на глубине 5–10 см. Превалирующим видом среди них является обитатель степной, лесостепной и таежной зоны, многоядный вредитель *Serica brunnea* (Linnaeus, 1758), обнаруженный в 82 % проб. Средняя численность вида довольно высока — 19,6 экз./м². Обычны также представители рода *Aphodius*.

Разнообразие коротконадкрылых жуков невелико. Характерны мелкие формы *Staphilinidae* (P = 19,91), приуроченные к микрообитаниям в подстилке и поверхностном слое почвы.

Методы почвенно-зоологических исследований дают возможность выявить распределение доминантных видов *Carabidae*, как индикаторов рекреационного воздействия [17–20]. В ценозах черноольшаника страусникового зарегистрировано 14 видов жужелиц из 10 родов. Индекс плотности населения P = 17,34.

В спектре жизненных форм доминировали зоофаги стратобионты-скважинки подстилочные. Доля видов этой группы составляла до 30 %. Чаще других встречались лесо-болотные *Eraphius secalis* (Paykull, 1790) и *Pterostichus (Phonias) strenuus* (Panzer, 1797) виды европейско-сибирского ареала.

В этом лесном биоценозе разнообразна и другая группа — стратобионты зарывающиеся подстилочно-почвенные, доля этих видов около 50 %. Доминирует *Pterostichus (Bothriopterus) oblongopunctatus* Fabricius, 1787, лесной зоофаг широкого транспалеарктического ареала. Кодоминант — *Pterostichus (Platysma) niger* (Schaller, 1783), европейско-сибирский лесной вид. Лесными являются 64,3 % зарегистрированных видов, остальные относятся к лугово-полевым и луговым. Европейско-сибирских видов не более 28,6 %.

Предыдущим семействам жесткокрылых близки по обилию *Coccinellidae* (P = 16,79) и *Elateridae* (P = 17,74), обитатели подстилки и верхних почвенных горизонтов.

Из отряда двукрылых (*Diptera*) в почвенных пробах по биомассе доминировали личинки комаров-долгоножек *Tipulidae* (8,25 экз./м²; 0,82 г/м²). В 75 % проб отмечены виды родов *Tipula* (*Tipula varipennis* Meigen, 1818) и *Nephrotoma*. Прочие личинки сапрофаги малочисленны (0,13–0,87 экз./м²). Хищные личинки двукрылых из семейств *Therevidae*, *Tabanidae*, *Dolichopodidae* найдены в 25–50 % проб со средней общей численностью 5,25 экз./м².

Среди других ученных групп, непосредственно связанных с лесной подстилкой, регулярно встречаются многоножки-костянки (*Lithobiidae*). В местах скопления подстилки обнаружен панпалеарктический полизональный эвритопный вид *Monotarsobius curtipes* (C. Koch, 1847), весьма требовательный к условиям влажности и предпочитающий лесные местообитания, в которых является одним из доминантов в сообществах педобионтов. Средняя численность *M. curtipes* в пробах 15,6 экз./м². Большая часть почвенного населения (более 93 %) в черноольшаниковых ассоциациях I в течение вегетационного периода сосредоточена в лесной подстилке и верхнем почвенном слое до 5 см. В горизонтах почвы 5–15 см зарегистрированы личинки жесткокрылых и люмбрициды (6 %). Глубже 15 см отмечается единичная встречаемость.

В трофической структуре сообщества беспозвоночных преобладают сапрофаги (94,56 %). Основными активными гумификаторами лесной подстилки в этом биоценозе являются люмбрициды. Как значимых сапрофагов можно также рассматривать личинок двукрылых сем. *Tipulidae* и *Bibionidae*. Доля фитофагов — 3,39 %, в основном это жуки-долгоносики (*Curculionidae*) и пластинчатоусые (*Scarabaeidae*). Хищники составляют 1,54 % всех зарегистрированных обитателей, это разнообразные пауки и виды семейств *Lithobiidae*, *Staphilinidae*, *Carabidae*, *Tabanidae* и др. Соотношение трофических групп показывает, что педобионты активно включены в детритную пищевую цепь биоценоза.

Почвенное население в черноольшанике будровом (II) включает 10 отрядов, 33–36 семейств. Общее обилие почвенных беспозвоночных несколько уменьшилось по сравнению с предыдущим ценозом (272,6 экз./м²; биомасса 23,59 г/м²). Позицию доминантов среди педобионтов сохраняют люмбрициды. На них приходится 60,56 % общей численности и 93,51 % средней биомассы. По плотности населения выделяются жесткокрылые (29,25 экз./м²; 0,76 г/м²), полужесткокрылые (22,88 экз./м²;

0,13 г/м²) и пауки (19,1 экз./м²; 0,12 г/м²) (рис. 1). Из жесткокрылых наиболее обильны *Scarabaeidae* (P = 65,24), *Carabidae* (P = 20,25), *Staphylinidae* (P = 13,81).

В сообществе II зарегистрировано 8 видов жуличиц из 6 родов. Из группы зоофаги стратобионты-скважники подстилочные чаще других отмечался эвритопный *Calathus melanocephalus* (Linnaeus, 1758), лугово-полевой вид транспалеарктического полизонального ареала. *C. melanocephalus* — типичный обитатель рудеральных сообществ, характерен для открытых пространств и рекреационных насаждений. Снижением численности на изменение проективного покрытия и мощности лесной подстилки реагирует *E. secalis*. На позиции кодоминанта переходит лесной вид *Pt. oblongopunctatus* из группы стратобионты зарывающиеся подстильно-почвенные.

Появляются немногочисленные виды открытых ландшафтов. Часть из них относится к группе стратобионтов-скважников поверхностно-подстилочных: *Notiophilus aquaticus* (Linnaeus, 1758), голарктический луговой *Agonum sexpunctatum* (Linnaeus, 1758), трансевразийский; лугово-болотный. К луговым видам относится также и *Dyschirius globosus* (Herbst, 1784), голарктический вид из группы геобионтов роющих. Лугово-полевых жуличиц миксофитофагов представляет европейско-сибирский вид *Anisodactylus binotatus* (Fabricius, 1787), геохортобионт гарпалоидный.

Виды открытых ландшафтов отражают процессы олуговения данного типа леса. Доля лесных видов — 62,5 %, остальные относятся к видам открытых пространств.

Обилие *Diptera* невелико (P=2.4). Самыми многочисленными из двукрылых были личинки семейств *Bibionidae* (3,75 экз./м²), *Dolichopodidae* (2,25 экз./м²) и *Tabanidae* (2,13 экз./м²).

Коэффициенты плотности населения отрядов *Hemiptera* и *Aranei* близки (1,72; 1,51). Среди полужесткокрылых фоновыми обитателями подстилки были *Drymus sylvaticus* (Fabricius, 1775) и *Drymus brunneus* (R. Sahlberg, 1848), полифитофаги семейства *Lygaeidae* с ареалами западного бореально-субтропического и транспалеарктического бореально-субтропического типа. В листовой подстилке наиболее влажных местообитаний чаще встречается *D. brunneus*. Эти виды с широкими бореальными ареалами являются связующим звеном между различными экосистемами. Способность заселять экотонные биотопы позволяет им оставаться стабильными компонентами фаунистических комплексов лесных экосистем разных природных зон [21].

Распространение многоножек-костянок в сообществе, согласно частоте встречаемости (66 %), менее однородно, их численность (2,75 экз./м²) оказалась значительно ниже, чем в предыдущем типе леса, отражая мозаичность условий влажности и сохранности подстилки.

В черноольшанике будровом почвенные беспозвоночные заселяют подстилку и верхние почвенные горизонты до глубины 5 см. Разнообразие беспозвоночных уменьшается при переходе к нижележащим слоям почвы, где на глубине 10 см обнаружены только собственно-почвенные дождевые черви и *Mermithidae*.

Всех идентифицированных беспозвоночных можно отнести к трем основным трофическим группам, а также выделить группу «смешанной специализации». Преобладают, как и в предыдущем типе леса, сапрофаги (94,1 %). В основном это дождевые черви. В соответствии с пищевыми предпочтениями доминирующих видов семейств *Curculionidae*, *Scarabaeidae*, отряда *Hemiptera* и других, группа фитофагов в общей структуре ценоза составляет 13,17 % по численности и 3,05 % по биомассе обитателей почвы. Численная доля зоофагов увеличивается до 21,46 % (2,76 % общей биомассы). Основная масса хищных форм представлена видами отрядов *Aranei*, а также семейств *Lithobiidae*, *Carabidae*, *Staphylinidae*, *Formicidae*.

В почвенных пробах черноольшаника крапивного (III) найдено 357,38 экз./м² беспозвоночных общей биомассой 13,6 г/м², относящихся к 12 отрядам и 37 семействам. Дождевые черви составляют 39,7 % численности и 86,03 % биомассы почвенной фауны. Фоновыми отрядами членистоногих являются *Coleoptera* (58,49 экз./м²), *Aranea* (54,5 экз./м²), *Diptera* (38,38 экз./м²), *Hemiptera* (30,1 экз./м²). В ценозах этого типа леса определено 14 семейств жесткокрылых, наиболее многочисленны представители *Staphylinidae* (43,38 экз./м²).

Жуличицы (*Carabidae*) встречаются в 63 % проб, средняя численность 4,25 экз./м². Среди девяти видов, найденных в черноольшанике крапивном, наиболее обычен бореальный лесной *Carabus granulatus* Linnaeus, 1758, зоофаг эпигеобионт ходящий. Значительно реже, чем в черноольшанике страусниковом, встречается лесной европейско-сибирский вид *Pt. niger* (Schaller, 1783).

В черноольшанике крапивном, наряду с видами открытых пространств, зарегистрированными в черноольшанике будровом, встречается луговой *Notiophilus palustris* (Duftschmid, 1812), стратобионт-скважник поверхностно-подстилочный европейско-сибирского ареала.

К европейско-сибирскому виду принадлежит и эвритопный миксофитофаг геохортобионт *Harpalus rufipes* (De Geer, 1774), мезофил, весьма характерный для нарушенных человеком экосистем и агроценозов [22]. Лесные виды составляют 55,6 %.

Почвенные личинки двукрылых в черноольшанике крапивном относятся к девяти семействам, средняя численность зоофагов — 20,6 экз./м², сапрофагов — 44,2 экз./м². Значительно обилие представителей семейств *Sciaridae* (P = 47,63), *Syrphidae* (P = 36,73), *Tabanidae* (P = 13,94).

В ценозах черноольшаниковых ассоциаций III большая часть педобионтов обитает в подстилке. Значительно регулярнее, чем в черноольшанике будровом, в пробах встречается многоножка *M. curtipes* (95 %), а ее численность увеличилась до 19,6 экз./м². Менее заселен первый почвенный слой (0–5 см), где членистоногие составляют 21,3 % учтенных беспозвоночных. Глубже 5 см мезопедобионты не зарегистрированы.

Действие рекреационных факторов и выпаса в черноольшанике крапивном вызывает замедление процессов разложения растительных остатков и дернования. Умеренный выпас способствует сохранению структуры почвы, а, следовательно, и мезофауны [23]. Периодические затопления также определяют заселенность подстилки.

В трофической структуре почвенных беспозвоночных возросла численная доля зоофагов (41,27 %). Доля фитофагов составила 9,79 %, сапрофагов — 46,5 %. Биомасса сапрофагов остается высокой — 87,96 %.

В составе сапроблока почвенной мезофауны исследованных фитоценозов наибольшее влияние на круговорот биогенных элементов и динамику почвенных процессов оказывают дождевые черви. Их биомасса составляет от 87 % до 95 % общей зоомассы в почве. В условиях черноольшаников мелкосопочника дождевые черви разлагают растительный опад до гумуса, большая часть которых относится к типу *Lumbricidae*. Их можно рассматривать как ключевые виды, в соответствии с их ролью в почвенной биодинамике. К средообразующей деятельности дождевых червей относится интенсификация биологических реакций и активизация минерализационных процессов в почве в результате обогащения лесной подстилки богатыми гумусом и водопрочными копролитами. Люмбрициды модифицируют среду обитания представителей почвенной фауны, структурируя почву, создавая зоогенные ниши для микрофлоры и др. [24–26].

Сравнительный анализ видового состава *Lumbricidae* показал, что в черноольшанике страусниковом многочисленны виды, питающиеся на поверхности почвы: *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826) и *Dendrodilus rubidus tenuis* (Eisen, 1874) (рис. 2).

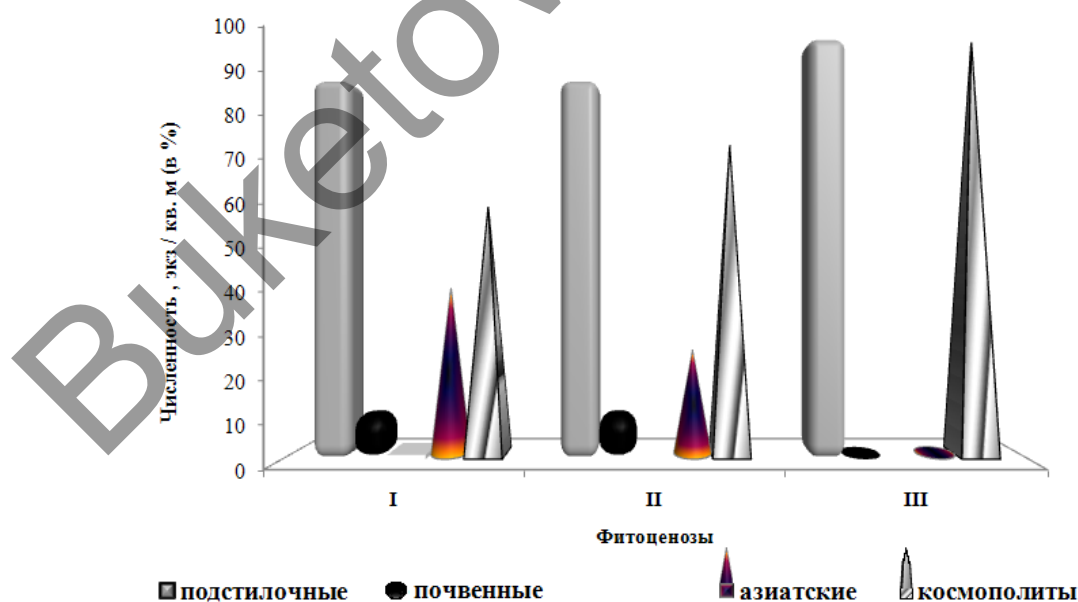


Рисунок 2. Соотношение (в %) морфо-экологических и хорологических групп люмбрицид в ценозах черноольшаниковых ассоциаций: I — черноольшаник страусниковый; II — черноольшаник будровый; III — черноольшаник крапивный

Достаточно редок подстилочный *Allolobophora parva* Eisen, 1874, представитель древнего рода, сформировавшегося еще в мезозое и включающего многие эндемичные виды Южного Казахстана [12]. Виды, питающиеся почвенным перегноем, составляют 10 % люмбрицид в ценозах I (*Eisenia nordenskioldi pallida* Malevič, 1956; *Aporrectodea caliginosa caliginosa* (Savigny, 1826)).

В черноольшанике будровом плотность населения люмбрицид почти в 2 раза ниже, чем в страусниковом, но соотношение видов и долей жизненных форм почти не меняется. Закономерно отсутствие в черноольшаниковых сообществах II вида *A. parva*, известного как обитателя ненарушенных природных ценозов Центральной и Юго-Восточной Азии [13].

В черноольшанике крапивном наблюдается уменьшение общей доли сапрофагов, в частности, биомассы и численности люмбрицид. Встречен только подстилочный кислотолюбивый вид *D. octaedra*. Черви образуют небольшие скопления вблизи скальных обнажений, вдоль ветвящихся русел мелких ручьев, у комля дерева.

В почвах широколиственных лесов европейской части Евразии ключевая роль в переработке опада принадлежит личинкам насекомых, дождевым червям, диплоподам, мокрицам [27–29]. В бореальных мезофильных южно-таежных геомах типичными доминантами являются олигохеты [30–32]. Отличительными чертами люмбрикофауны исследованных нами сообществ *Alnus glutinosa* на юго-восточной границе ареала в степной зоне являются: высокая плотность населения, наличие автохтонных азиатских видов (*E. nordenskioldi* и *A. parva*), сохранение бореальных видов (*E. n. pallida* и *D. octaedra*).

Заключение

В ассоциациях черноольшаников Баянаульских низкогорий на дерново-глеевых суглинистых почвах с обильным, интенсивно-проточным увлажнением выявлены беспозвоночные, относящихся к 43 семействам и 14 отрядам. В летний период вертикальные миграции беспозвоночных ослаблены, они обитают в подстилке и верхнем почвенном слое 0–5 см. Основная масса почвенного населения представлена поверхностно живущими видами или обитающими в верхних почвенных горизонтах. Население наименее нарушенных черноольшаников концентрируется в слоях 5–15 см, что обусловлено долей почвенных видов дождевых червей и личинок насекомых.

Интразональные черноольховые леса характеризуются высокой общей зоомассой мезофауны (до 42,1 г/м²), а более 85 % зоомассы приходится на сапрофильный комплекс, что характерно для зональных широколиственных лесов. Минимальная общая плотность почвенной мезофауны зарегистрирована в черноольшанике будровом (272,6±18 экз./м²), максимальная — в черноольшанике страусниковом (503,55±22 экз./м²). Сохранение значительной доли лесных видов (для жуужелиц от 55,6 % до 64,3 %), гигрофилов, свидетельствует об определенной устойчивости и самоподдержании черноольховых биоценозов.

В черноольшаниках ряда пастбищной дигрессии отмечено последовательное уменьшение индекса плотности почвенного населения ($P = 145,6; 80,19; 69,7$) и смена трофических преферендумов, в частности, значительный рост численности зоофагов до 41,27 %, что сравнимо с изменением сообществ почвенных беспозвоночных при осушении [17]. При сравнительно высокой численности видов индексы их видового разнообразия в черноольшаниках невелики, а изменение среды обитания вызывает смену менее половины видов. Расчет степени сходства между комплексами почвенных беспозвоночных на основе коэффициента Жаккара выявляет близость ценозов по составу жесткокрылых ($K_j = 0,53; 0,5; 0,5$) и двукрылых ($K_j = 0,5; 0,6; 0,5$).

Усиление рекреационной и пастбищной дигрессии в черноольховых лесах определяет особенности структуры модельной группы *Carabidae*: повышается статус встречаемости лугово-полевых видов; изменяется соотношение европейско-сибирских, транспалеарктических и голарктических видов; происходит ротация доминантных жизненных форм (стратобионты подстилочные и подстилочно-почвенные сменяются эпигеобионтами и геохортобионтами).

Смешанный флористический и фаунистический состав черноольшаников выявляет их экотонное положение в интразональных условиях среди степной растительности. В ходе начавшейся сукцессии наблюдается снижение общего обилия и обеднение видового состава важнейших сапрофагов — люмбрицид и формирование моновидовых сообществ, с тенденцией элиминации группы из комплекса педобионтов. В наиболее антропогенно измененных черноольшаниках гор Ерментау дождевых червей не найдено, а переработка первичной продукции в летний период идет по пастбищному типу.

В аридных условиях зоны степей дождевые черви наиболее многочисленны только в местообитаниях, имеющих регулярный режим увлажнения. Черноольховые леса Баянаульского лесного оазиса служат своеобразным убежищем для *Lumbricidae* в южной части Казахского мелкосопочника. Обширная гидрологическая сеть горно-лесного массива способствует распространению дождевых червей в мезофитные сосняки, осинники, вторичные березняки, где они обеспечивают активное функционирование детритного блока пищевой цепи сукцессионных лесных фитоценозов, рефугиумов бореальной флоры и фауны. Черноольшаники значительно повышают биоразнообразие в зоне степи и нуждаются в мониторинге и охране. Процессы пастбищной и рекреационной дигрессии, несомненно, влияют на длительность существования этих уникальных лесных экосистем.

Список литературы

- 1 Горчаковский П.Л. Лесные оазисы Казахского мелкосопочника / П.Л. Горчаковский. — М.: Наука, 1987. — 160 с.
- 2 Анапиев И.М. Биоэкология некоторых редких растений Ерментауских гор / И.М. Анапиев // Морфофизиологические и экологические особенности растительного мира Центрального Казахстана. — Караганда: Изд-во КарГУ, 1986. — С. 15–20.
- 3 Солодухина А.Е. Флористическая характеристика черноольховых лесов Костанайской области / А.Е. Солодухина // Проблемы изучения растительного покрова Сибири. — Томск, 2020. — С. 115–117.
- 4 Slavchenko N.P. Geophilous beetles in forest cenoses of the Karkarala game reserve (Kazakhstan upland) / N.P. Slavchenko // Soil fauna and soil fertility: Proceedings of the 9th international colloquium on soil zoology. — Moscow: Nauka, 1987. — P. 479–480.
- 5 Славченко Н.П. Почвенные энтомофаги Каркаралинского национального парка (Казахский мелкосопочник) // Материалы XII Междунар. симпозиума по энтомофауне Средней Европы. — Киев: Наук. думка, 1991. — С. 227–231.
- 6 Крашенинников И.М. Основные пути развития растительности Южного Урала в плейстоцене и голоцене в связи с палеогеографией Северной Евразии в плейстоцене и голоцене / И.М. Крашенинников // Сов. ботаника. — 1939. — Вып. 6, 7. — С. 67–69.
- 7 Грибанов Л.Н. К истории степных боров Западной Сибири и Северного Казахстана / Л.Н. Грибанов // Ботанический журн. — 1957. — Т. 159, Вып. 4. — С. 556–570.
- 8 Лалоян Н.Т. Реликтовая растительность Баянаульских низкогорий (Центральный Казахстан), ее антропогенная динамика и проблемы охраны: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Н.Т. Лалоян. — Свердловск, 1982. — 22 с.
- 9 Макулбекова Г.Б. Смены ольховых лесов Баянаульского горного массива / Г.Б. Макулбекова // Изв. АН КазССР. Сер. биол. — 1966. — № 5. — С. 21–24.
- 10 Гиляров М.С. Учет крупных беспозвоночных (мезофауна) / М.С. Гиляров // Количественные методы в почвенной зоологии. — М.: Наука, 1987. — С. 9–26.
- 11 Стриганова Б.Р. Питание почвенных сапрофагов / Б.Р. Стриганова. — М.: Наука, 1980. — 244 с.
- 12 Стриганова Б.Р. Трофические отношения почвенных животных и их зонально-ландшафтные особенности / Б.Р. Стриганова, Ю.И. Чернов // Структурно-функциональная организация биогеоценозов. — М.: Наука, 1980. — С. 269–288.
- 13 Лебедева Н.В. География и мониторинг биоразнообразия / Н.В. Лебедева, Д.А. Кривоуцкий, Ю.Г. Пузаченко, К.Н. Дьяконов, Г.М. Алещенко, А.В. Смулов, В.Н. Максимов, В.С. Тикунов, Г.Н. Огуреева, Т.В. Котова. — М.: Науч. учеб.-метод. центр, 2002. — 432 с.
- 14 Перель Т.С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР / Т.С. Перель. — М.: Наука, 1979. — 272 с.
- 15 Всеволодова-Перель Т.С. Дождевые черви фауны России. Кадастр и определитель / Т.С. Всеволодова-Перель. — М.: Наука, 1997. — 102 с.
- 16 Шарова И.Х. Жизненные формы жуужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) / И.Х. Шарова. — М.: Наука, 1981. — 360 с.
- 17 Хотько Э.И. Современное состояние почвенной мезофауны запада лесной зоны европейской части СССР в связи с антропогенным воздействием: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Э.И. Хотько. — Киев, 1990. — 48 с.
- 18 Грюнталь С.Ю. Жужелицы как индикаторы рекреационного воздействия на лесные экосистемы / С.Ю. Грюнталь, Р.О. Бутовский // Энтомологическое обозрение. — 1997. — Т. LXXVI, Вып. 3. — С. 547–554.
- 19 Большаков В.Н. Опыт мониторинга состояния природной среды особо охраняемых природных территорий Свердловской области / В.Н. Большаков, И.А. Кузнецова // Биосфера. — 2016. — Т. 8, № 2. — С. 164–169.
- 20 Белова Ю.Н. Фауна и население жуужелиц (*Coleoptera, Carabidae*) лесных экосистем на территории Вологодской области: моногр. / Ю.Н. Белова. — Вологда: Вологод. гос. ун-т, 2014. — 124 с.
- 21 Кондратьева А.М. Состав и структура гемиптерокомплексов околородных экотонных биотопов среднерусской лесостепи: автореф. дис. ... канд. биол. наук / А.М. Кондратьева. — Воронеж, 2014. — 23 с.
- 22 Бригадиренко В.В. Экология *Harpalus rufipes* (*Coleoptera, Carabidae*) в пойменных и аренных лесах степной зоны / В.В. Бригадиренко // Придніпров. наук. вісн. — 1998. — № 113 (280). — С. 85–91.

- 23 Ганин Г.Н. Почвенные животные Уссурийского края / Г.Н. Ганин. — Владивосток-Хабаровск: Дальнаука, 1997. — 159 с.
- 24 Кутюва О.В. Влияние дождевых червей (*Oligochaeta, Lumbricidae*) на биоту и органическое вещество дерново-подзолистых почв при разных системах землепользования: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук / О.В. Кутюва. — М., 2012. — 25 с.
- 25 Юрков А.М. Влияние дождевых червей *Lumbricus terrestris* на структуру дрожжевого сообщества лесной подстилки. / А.М. Юрков, И.Ю. Чернов, А.В. Тиунов // Микробиология. — 2007. — Т. 76, № 6. — С. 697–701.
- 26 Тиунов А.В. Влияние нор дождевых червей *Lumbricus terrestris* на пространственное распределение и таксономическую структуру почвенных сообществ / А.В. Тиунов // Зоолог. журн. — 2003. — Т. 82, № 2. — С. 269–274.
- 27 Стриганова Б.Р. Адаптивные стратегии почвенных сапрофагов с многолетними циклами развития / Б.Р. Стриганова // Проблемы почвенной зоологии: материалы XVI Всеросс. совещ. по почвенной зоологии. — М.: КМК, 2011. — С. 122, 123.
- 28 Козулько Г.А. Почвенные беспозвоночные основных типов леса Беловежской пуши и пути их сохранения: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Г.А. Козулько. — Минск, 1996. — 19 с.
- 29 Максимова С.Л. Современное состояние люмбрикофауны и новые виды дождевых червей (*Oligochaeta, Lumbricidae*) в Беларуси / С.Л. Максимова, Ю.Ф. Мухин // Изв. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. биол. наук. — 2015. — № 3. — С. 56–60.
- 30 Стриганова Б.Р. Животное население почв бореальных лесов Западно-Сибирской равнины / Б.Р. Стриганова, Н.М. Порядина. — М.: КМК, 2005. — 234 с.
- 31 Стриганова Б.Р. Пространственное распределение ресурсов животного населения почв в климатических градиентах / Б.Р. Стриганова // Успехи современной биологии. — 2009. — Т. 129, № 6. — С. 538–549.
- 32 Бессолицына Е.П. Эколого-географические закономерности распределения дождевых червей (*Oligochaeta, Lumbricidae*) в ландшафтах юга Средней Сибири / Е.П. Бессолицына // Экология. — 2012. — № 1. — С. 70–73.

В.С. Абуkenова

Рекреациялық және жайылымдық дигрессия жағдайларында Қазақ ұсақ шоқыларындағы қара қандыағаш ормандарының топырақ мезофаунасы

Мақалада таралу аймағының оңтүстік-шығыс шекарасындағы *Alnus glutinosa* екпелерінің функционалдық ерекшеліктерінің көрсеткіші ретінде Қазақтың ұсақ шоқыларындағы қара қандыағаш ормандарының топырақ мезофаунасы зерттелген. Ормандар үлкен аумақты массивтер құрмайды және рельеф түрімен, ағындар мен өзендердің аңғарларымен, жер асты суларының тереңдігімен байланысты. Флора мен фаунаның реликті түрлері ежелгі шығу тегі мен қара қандыағаш тоғайының рефугийі ретінде маңызды мәнін көрсетеді. Рекреациялық жүктеме мен жайылымның әсерінен орман қауымдастықтары өзгереді, бұл жердегі биоценоздардың жағдайын тез бағалауды қажет етеді. Ұсақ шоқылы қандыағаш ормандар мезофаунаның жоғары жалпы биомассасымен (13,6 г/м²-ден 42,1 г/м²-ге дейін) сипатталатыны анықталды, мұнда үй жануарлары массасының 85 %-дан астамы сапрофильді кешенге сәйкес. Топырақ популяциясының тығыздығы едәуір (272,6 дана/м²-ден 503,55 дана/м²-ге дейін), яғни тұтастай алғанда ормандар аймақтық кең жапырақты формациялардың ерекшеліктерін сақтайды. Рекреациялық және жайылымдық дигрессияның әртүрлі сатыларында орналасқан қара қандыағаш орманының қауымдастықтардағы педобионттар құрылымының антропокалық өзгерістері анықталды. Топырақ популяциясының тығыздығының индексі (P = 145,6; 80,19; 69,7) және орман түрлері үлесінің төмендеуі байқалған. Модельдік (*Carabidae*) және доминантты (*Lumbricidae*) топтардағы тіршілік формаларының өзгеруі, жануаркоректілер санының көбеюі, шіріккоректілердің жалпы көптігінің төмендеуі және түрлер құрамының азуы анықталған. Топырақ мезофаунасы өзінің құрылымында дала аймағының реликті қара қандыағашының биоценотикалық ерекшелігін және биоценоздардың сабақтастығын көрсетеді.

Кілт сөздер: топырақтық мезофауна, люмбрицидтер, қара қандыағаш ормандар, рекреациялық дигрессия, Қазақтың ұсақ шоқылары.

V.S. Abukenova

Soil mesofauna of black alder forests of Kazakh upland in conditions of recreational and pasture digression

The soil mesofauna of the black alder forests of Kazakh upland is studied as an indicator of the functional features of *Alnus glutinosa* plantings on the southeastern border of the area. Forests do not form massifs of a

large area and are associated with the type of relief, valleys of streams and rivers, and the groundwater. Relict species of flora and fauna testify to the ancient origin and importance of black alder forests as refugia. The forest communities are changing under the influence of recreational load and grazing. It requires an early assessment of the state of terrestrial biocenoses. It has been established that black alder forests are characterized by high total biomass of mesofauna (from 13,6 g/m² to 42,1 g/m²), where more than 85 % of the zoomass falls on the saprophilic complex. The density of the soil population is significant (from 272,6 copies/m² to 503,55 copies/m²), i.e., in general, forests retain the features of zonal broad-leaved formations. Anthropogenic changes in the structure of pedobionts in black alder forests associations at different stages of recreational and pasture digression are revealed. There is a consistent decrease in the density index of the soil population ($P = 145,6; 80,19; 69,7$) and the proportion of forest species. A change of life forms in the model (*Carabidae*) and dominant (*Lumbricidae*) groups, an increase in the number of zoophages, a decrease in the total number and depletion of the species composition of saprophages are noted. The soil mesofauna reflects in its structure the biocenosis originality of relict black alder forests of the steppe zone and the continuity of biocenoses.

Keywords: soil mesofauna, lumbricoides, black alder forests, recreational digression, Kazakh upland.

References

- 1 Gorchakovskii, P.L. (1987). *Lesnye oazisy Kazakhskogo melkosopchnika [Forest oases of the Kazakh upland]*. Moscow: Nauka [in Russian].
- 2 Anapiev, I.M. (1986). Bioekologiya nekotorykh redkikh rastenii Ermentauskikh gor [Bioecology of some rare plants of the Ermentau Mountains]. *Morfofiziolicheskie i ekologicheskie osobennosti rastitelnogo mira Tsentralnogo Kazakhstana — Morphophysiological and ecological features of the flora of Central Kazakhstan*. Karaganda: Izdatelstvo Karagandinskogo gosudarstvennogo universiteta, 15–20 [in Russian].
- 3 Solodukhina, A.E. (2020). Floristicheskaya kharakteristika chernoolkhovykh lesov Kostanaiskoi oblasti [Floristic characteristics of black alder forests of the Kostanay region]. *Problemy izucheniia rastitelnogo pokrova Sibiri — Problems of studying the vegetation cover of Siberia*. Tomsk, 115–117 [in Russian].
- 4 Slavchenko, N.P. (1987). Geophilous beetles in forest cenoses of the Karkarala game reserve (Kazakhstan upland). Soil fauna and soil fertility: *Proceedings of the 9th international colloquium on soil zoology*. Moscow: Nauka, 479–480.
- 5 Slavchenko, N.P. (1991). Pochvennye entomofagi Karkaralinskogo natsionalnogo parka (Kazakhskii melkosopchnik) [Soil entomophages of the Karkaraly National Park (Kazakh upland)]. *Materialy XII Mezhdunarodnogo simpoziuma po entomofaune Srednei Evropy — Proceedings of the XII International Symposium on entomofauna of Central Europe*. Kiev: Naukova dumka, 227–231 [in Russian].
- 6 Krasheninnikov, I.M. (1939). Osnovnye puti razvitiia rastitelnosti Yuzhnogo Urala v pleistotsene i golotsene v sviazi s paleogeografiie Severnoi Evrazii v pleistotsene i golotsene [The main ways of vegetation development of the Southern Urals in the Pleistocene and Holocene in connection with the paleogeography of Northern Eurasia in the Pleistocene and Holocene]. *Sovetskaya botanika — Soviet Botany*, 6–7, 67–69 [in Russian].
- 7 Griбанov, L.N. (1957). K istorii stepnykh borov Zapadnoi Sibiri i Severnogo Kazakhstana [On the history of steppe boars of Western Siberia and Northern Kazakhstan]. *Botanicheskii zhurnal — Botanical Journal*, 159 (4), 556–570 [in Russian].
- 8 Laloian, N.T. (1982). Reliktovaya rastitelnost Baianaulskikh nizkogorii (Tsentralnyi Kazakhstan), ee antropogennaya dinamika i problemy okhrany [Relict vegetation of the Bayanaul lowlands (Central Kazakhstan), its anthropogenic dynamics and problems of protection]. *Candidate's thesis*. Sverdlovsk [in Russian].
- 9 Makulbekova, G.B. (1966). Smeny olkhovykh lesov Baianaulskogo gornogo massiva [Changes of alder forests of the Bayanaul mountain range]. *Izvestiia Akademii nauk Kazakhskoi SSR. Seriya Biologiya. — Proceedings of Academy of Sciences of Kazakh SSR. Biology Series*, 5, 21–24 [in Russian].
- 10 Giliarov, M.S. (1987). Uchet krupnykh bespozvonochnykh (mezofauna) [Accounting of large invertebrates (mesofauna)]. *Kolichestvennye metody v pochvennoi zoologii — Quantitative methods in soil zoology*. Moscow: Nauka, 9–26 [in Russian].
- 11 Striganova, B.R. (1980). *Pitanie pochvennykh saprofitov [Nutrition of soil saprophages]*. Moscow: Nauka [in Russian].
- 12 Striganova, B.R., & Chernov, Yu.I. (1980). Troficheskie otnosheniia pochvennykh zhivotnykh i ikh zonalno-landshaftnye osobennosti [Trophic relations of soil animals and their zonal landscape features]. *Strukturno-funktsionalnaia organizatsiia biogeotsenozov — Structural and functional organization of biogeocenoses*. Moscow: Nauka, 269–288 [in Russian].
- 13 Lebedeva, N.V., Krivolutskii, D.A., Puzachenko, Yu.G., Diakonov, K.N., Aleshchenko, G.M., Smurov, A.V., Maksimov, V.N., Tikunov, V.S., Ogureeva, G.N., & Kotova, T.V. (2002). *Geografiia i monitoring bioraznobraziia [Geography and monitoring of biodiversity]*. Moscow: Nauchnyi uchebno-metodicheskii tsentr [in Russian].
- 14 Perel, T.S. (1979). *Rasprostraneniye i zakonmernosti raspredeleniia dozhdevykh chervei fauny SSSR [Range and regularities in the distribution of earthworms of the USSR fauna]*. Moscow: Nauka [in Russian].
- 15 Vsevolodova-Perel, T.S. (1997). *Dozhdevye chervi fauny Rossii. Kadastr i opredelitel [Earthworms of the fauna of Russia. Cadastre and determinant]*. Moscow: Nauka [in Russian].
- 16 Sharova, I.Kh. (1981). *Zhiznennye formy zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) [Life forms of Carabids (Coleoptera, Carabidae)]*. Moscow: Nauka [in Russian].

- 17 Khotko, E.I. (1990). Sovremennoe sostoianie pochvennoi mezofauny zapada lesnoi zony evropeiskoi chasti SSSR v sviazi s antropicheskim vozdeistviem [The current state of the soil mesofauna of the western forest zone of the European part of the USSR in connection with the anthropic impact]. *Extended abstract of Doctor's thesis*. Kiev [in Russian].
- 18 Griuntal, S.Yu., & Butovskii, P.O. (1997). Zhuzhelitsy kak indikatory rekreatsionnogo vozdeistviia na lesnye ekosistemy [Ground beetles as indicators of recreational impact on forest ecosystems]. *Entomologicheskoe obozrenie — Entomological Review*, 3 (76), 547–554 [in Russian].
- 19 Bolshakov, V.N., & Kuznetsova, I.A. (2016). Opyt monitoringa sostoiianiia prirodnoi sredy osobo okhraniaemykh prirodnykh territorii Sverdlovskoi oblasti [The experience of monitoring the state of the natural environment of specially protected natural territories of the Sverdlovsk region]. *Biosfera — Biosphere*, 8(2), 164–169 [in Russian].
- 20 Belova, Yu.N. (2014). *Fauna i naselenie zhuzhelits (Coleoptera, Carabidae) lesnykh ekosistem na territorii Vologodskoi oblasti [Fauna and population of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of forest ecosystems in the Vologda region]*. Vologda: Vologodskii gosudarstvennyi universitet [in Russian].
- 21 Kondrateva, A.M. (2014). Sostav i struktura gemipterokompleksov okolovodnykh ekotonnykh biotopov srednerusskoi lesostepi [Composition and structure of hemipterocomplexes of near-water ecotonic biotopes of the Central Russian forest-steppe]. *Extended abstract of candidate's thesis*. Voronezh [in Russian].
- 22 Brigadirev, V.V. (1998). Ekologiya Harpalus rufipes (Coleoptera, Carabidae) v poimennykh i arennykh lesakh stepnoi zony [Ecology of Harpalus rufipes (Coleoptera, Carabidae) in floodplain and arena forests of the steppe zone]. *Pridneprovskii nauchnyi visnik — Pridneprovskiy nauchnyy visnik*, 113 (280), 85–91 [in Russian].
- 23 Ganin, G.N. (1997). Pochvennye zhivotnye Ussuriiskogo kraia [Soil animals of the Ussuri region]. Vladivostok-Khabarovsk: Dalnauka [in Russian].
- 24 Kutovaia, O.V. (2012). Vliianie dozhdevykh chervei (Oligochaeta, Lumbricidae) na biotu i organicheskoe veshchestvo dervno-podzolistykh pochv pri raznykh sistemakh zemlepolzovaniia [The influence of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) on the biota and organic matter of sod-podzolic soils under different land use systems]. *Extended abstract of candidate's thesis*. Moscow [in Russian].
- 25 Iurkov, A.M., Chernov, I.Yu., & Tiunov, A.V. (2007). Vliianie dozhdevykh chervei Lumbricus terrestris na strukturu drozhzhevogo soobshchestva lesnoi podstilki [The influence of the earthworms Lumbricus terrestris on the structure of the yeast community in litter forest]. *Mikrobiologiya — Microbiology*, 76 (6), 697–701 [in Russian].
- 26 Tiunov, A.V. (2003). Vliianie nor dozhdevykh chervei Lumbricus terrestris na prostranstvennoe raspredelenie i taksonomicheskuiu strukturu pochvennykh soobshchestv [The influence of the burrows of the earthworms Lumbricus terrestris on the spatial distribution and taxonomic structure of soil communities]. *Zoologicheskii zhurnal — Zoological Journal*, 2 (82), 269–274. [in Russian].
- 27 Striganova, B.R. (2011). Adaptivnye strategii pochvennykh saprofitov s mnogoletnimi tsiklami razvitiia [Adaptive strategies of soil saprophages with long-term development cycles]. *Problemy pochvennoi zoologii: Materialy XVI Vserossiiskogo soveshchaniia po pochvennoi zoologii — Problems of Soil Zoology: Proceedings from 14th All-Russian Meeting on Soil Zoology*. Moscow: KMK, 122–123 [in Russian].
- 28 Kozulko, G.A. (1996). Pochvennye bespozvonochnye osnovnykh tipov lesa Belovezhskoi pushchi i puti ikh sokhraneniia [Soil invertebrates of the main types of the forest of Belovezhskaya Pushcha and ways of their conservation]. *Extended abstract of candidate's thesis*. Minsk [in Russian].
- 29 Maksimova, S.L., & Mukhin, Iu.F. (2015). Sovremennoe sostoianie liumbrikofauny i novye vidy dozhdevykh chervei (Oligochaeta, Lumbricidae) v Belarusi [The current state of lumbricofauna and new species of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in Belarus]. *Izvestiia Natsionalnoi akademii nauk Belarusi. Seriya biologicheskikh nauk — Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Series of Biological Sciences*, 3, 56–60 [in Russian].
- 30 Striganova, B.R., & Poriadina, N.M. (2005). *Zhivotnoe naselenie pochv borealnykh lesov Zapadno-Sibirskoi ravniny [Animal population of boreal forest soils of the West Siberian Plain]*. Moscow: KMK [in Russian].
- 31 Striganova, B.R. (2009). Prostranstvennoe raspredelenie resursov zhivotnogo naseleniia pochv v klimaticheskikh gradientakh [Spatial distribution of soil animal population in climatic gradients]. *Uspekhi sovremennoi biologii — Successes of modern biology*, 6 (129), 538–549 [in Russian].
- 32 Bessolitsyna, E.P. (2012). Ekologo-geograficheskie zakonomernosti raspredeleniia dozhdevykh chervei (Oligocheta, Lumbricidae) v landshaftakh yuga Srednei Sibiri [Ecological and geographical patterns of distribution of earthworms (Oligocheta, Lumbricidae) in the landscapes of the south of Central Siberia]. *Ekologiya — Ecology*, 1, 70–73 [in Russian].