

УДК 574.22:574.472:592:581.552

БИОТОПИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ В МАЛОНАРУШЕННЫХ ЛЕСАХ ТЕБЕРДИНСКОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА¹

© 2018 г. А. П. Гераськина^а, *, Н. Е. Шевченко^а

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

*E-mail: angersgma@gmail.com

Поступила в редакцию 09.11.2017 г.

Дана оценка роли микро мозаичной организации высокогорных лесов в поддержании видового и экологического разнообразия дождевых червей. Объекты исследований – разновозрастные малонарушенные леса Архызского участка Тебердинского заповедника. Впервые для малонарушенных высокогорных лесов на основе эколого-ценотической классификации выделены и описаны основные типы леса, проведен экологический анализ условий их функционирования. В выделенных типах леса выполнены количественные учеты дождевых червей. Разнообразие дождевых червей оценивали как в почвах подкрановых пространств, так и в валеже, а также мхах на камнях. Найдено 16 видов Lumbricidae, из которых 4 обнаружены впервые на рассматриваемой территории. Установлена биотопическая приуроченность полночленного комплекса люмбрицид к типам леса с повышенным увлажнением почвы, низкой кислотностью, богатством почв азотом и хорошо выраженным горизонтом подстилки. Наибольшее обилие, разнообразие и биомасса люмбрицид выявлены в нитрофильно-высокотравных сероолишаниках, наименьшие – в ксеромезофитных сосняках с пихтой, елью и березой. В преобладающих по площади темнохвойных лесах с буком обитает 7 видов люмбрицид, среди которых по численности доминирует группа подстилочных видов, почвенно-подстилочные и норные виды единичны, группа собственно почвенных видов представлена в основном крымско-кавказским субэндемиком *Dendrobaena schmidti*. Разнообразие и биомасса дождевых червей в темнохвойных лесах с буком выше, чем в елово-пихтовых. Установлено, что в летний период валеж служит благоприятным микросайтом для подстилочных и собственно почвенных видов, мхи на камнях – преимущественно для собственно почвенных видов.

Ключевые слова: старовозрастные леса, типы леса, эколого-ценотическая структура, микро мозаичная организация, дождевые черви, люмбрициды, микросайты.

DOI: 10.1134/S0024114818060037

Многообразие микро местообитаний обеспечивает поддержание биологического разнообразия, снижает внутри и межвидовую конкуренцию, обеспечивает устойчивость лесных экосистем (Восточноевропейские ..., 2004; The ecology ..., 1985; Smirnova, Togorova, 2016), поэтому исследования роли микро мозаичной организации лесов в жизнедеятельности растений и животных представляют все большую значимость. Много работ посвящено изучению роли микросайтов (микро местообитаний) в жизни почвенного населения (Scheu, 2005; Fischer et al., 2007; Dechene, Buddle, 2010; и др.). Установлено, что разнообразие растительного наземного опада, как листового,

так и древесного, обеспечивает устойчивое поддержание трофических сетей за счет сохранения разнообразия почвенной биоты. Показано разделение трофических ниш и повышение устойчивости к абиотическим факторам на примере насекомых и орибатидных клещей, обитающих в почве и под корой упавших деревьев. Значение микросайтов в поддержании видового и экологического разнообразия важнейших почвообразователей – дождевых червей в лесных экосистемах – изучено мало (Koosh, 2012; Гончаров и др., 2014; Гераськина, 2016; и др.) В связи с этим нами выбраны малонарушенные леса, в которых хорошо выражена микро мозаичная организация, связанная не только с жизнью и смертью дерева (The ecology ..., 1985; и др.), но и с элементами рельефа горных территорий. Известно, что в горных лесах благоприятным микросайтом люмбрицидам служит валеж и синузии бриевых мхов на камнях (Рапо-

¹ Исследование выполнено в рамках темы государственного задания ЦЭПЛ РАН № 0110-2018-0005, материал собран при финансовой поддержке РФФИ (16-04-00395 А) и обработан за счет средств гранта Российского научного фонда (16-17-10284).

порт, Цепкова, 2015), составляющих значительную часть горного ландшафта.

В качестве высокогорных малонарушенных лесов выбраны разновозрастные леса Архызского участка Тебердинского заповедника (Северо-Западный Кавказ). По данным дендрохронологических исследований в долине р. Кизгыч встречаются деревья *Abies nordmanniana* и *Pinus sylvestris*, возраст которых более 450 лет (Соломина и др., 2012). Леса Архыза по составу и структуре близки к естественным, имеют сложную микромозаичную организацию, на которую в большей части сообществ оказывает влияние вольноживущее стадо зубров. В связи с этим Архызский участок Тебердинского заповедника представляет особый интерес для изучения пространственно-биотопического распределения почвенной биоты — т.е. распределения почвенных животных по основным микросайтам в разных типах леса.

Большинство работ, связанных с изучением лесной растительности и люмбрикофауны Тебердинского заповедника, проводилось в бассейне р. Теберды (Тумаджанов, 1947; Кононов, 1957; Перель, 1979; Гераськина, 2016; и др.). Растительный покров Архызского участка на основе доминантного подхода описан В.Н. Кононовым и В.В. Савельевой (1977). Сведения о фауне дождевых червей и биотопической приуроченности к некоторым лесным и луговым растительным формациям представлены в публикациях И.Б. Рапопорт (2014) и И.Б. Рапопорт, Н.Л. Цепкова (2015). В нашей работе при изучении люмбрицид принята попытка наряду с обследованием почвенных проб (далее почва) провести сравнительный анализ с такими микросайтами, как валеж (гниющие стволы деревьев) и мхи на камнях и скалах (моховые дернины).

Целью работы послужила оценка биотопического распределения дождевых червей в основных типах леса Архызского участка Тебердинского биосферного заповедника.

Задачами явилось: выделить и описать основные типы леса Архызского участка Тебердинского биосферного заповедника; изучить эколого-ценотическую структуру и провести экологический анализ основных типов леса; исследовать фауну дождевых червей в выделенных типах леса; провести анализ видовой, морфо-экологической и онтогенетической структуры населения люмбрицид в трех типах микросайтов: почве, валеже, мхах на камнях; выявить взаимосвязи населения дождевых червей с типами леса с учетом распределения люмбрицид по микросайтам.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Архызский участок Тебердинского заповедника расположен в долине р. Кизгыч. На юге грани-

ца проходит по Главному Кавказскому хребту, на севере — по хребту Абишира-Ахуба. На западе и востоке расположены — водораздельные хребты Чагет-Чат и Ужум, соответственно. Основной тип рельефа — морфоструктуры троговых долин и высокогорные хребты. Климат умеренно-континентальный. Осадки в основном выпадают в теплый период (65% от годовой величины), при годовом количестве 800–850 мм. Сильная расчлененность горного рельефа и значительный перепад высот (1500–2000 м) обуславливают вертикальную изменчивость всех климатических показателей (Шальнев, Юрин, 2014).

Полевые работы выполнены с 27 июня по 17 июля 2015 г. Описание, сбор и обработка геоботанического материала, полученного в ходе маршрутных изысканий, проведены по общепринятым методикам (Методологические ..., 2010). Размер пробных площадок составил 20 × 20 м; всего выполнено 124 описания.

Экологические характеристики сообществ (*Lc* — освещенность, *Rc* — кислотность/щелочность, *Hd* — увлажнение почвы, *Nt* — богатство азотом, *Tr* — теплообеспеченность) получены как средневзвешенные баллы по соответствующим характеристикам видов из экологической шкалы Э. Ландольта (Landolt, 1977). Ординация описаний проведена с помощью метода непрямого градиентного анализа на соответствие удаленному тренду и определением уровня корреляции (*r*) и уровня значимости (*p*) (Detrended Correspondence Analysis (DCA) в программах PC-ORD 5.0, SpeDiv, Past).

Латинские названия сосудистых растений приведены по С.К. Черепанову (1995). Сообщества типизированы на основе методов, представленных на сайте “Ценофонд лесов Европейской России” (Ценофонд ..., 2006).

Дождевые черви собраны в пяти типах леса, в которых обследовали три типа микросайтов: почва подкороновых пространств, валеж, мхи на камнях и скалах. Размеры почвенных проб, взятых на глубине 10–30 см. 25 × 25 см²; моховых дернин — 25 × 25 см²; число проб от 10 до 20 в каждом типе леса. Обследовали валеж 2-, 3- и 4-й стадий разложения (Спирин, Широков, 2002). Измеряли длину и диаметр стволов. В каждом типе леса обследовано от 8 до 12 участков стволов деревьев длиной 1 м, диаметром от 30 до 60 см. Результаты по всем микросайтам пересчитывали на 1 м², для расчетов проб червей в валеже брали формулу расчета площади боковой поверхности цилиндра.

Червей фиксировали в 4-х % формалине, взвешивали и определяли по Кадастру и определителю дождевых червей фауны России (Всеволодова-Перель, 1997). Биомассу червей определяли по методике Г.П. Мазанцевой (1975). Морфо-экологические группы представлены в соответствии с классификацией Т.С. Всеволодовой-Перель (1997).

Выделены стадии развития: коконы, ювенильные, субполовозрелые и половозрелые черви (Fründ et al., 2010). Всего собрано и определено 1130 особей. Во всех типах местообитаний (микросайтах) измерена температура, влажность и кислотность субстрата с помощью электронного индикатора РН 300. При сравнении выборок для выявления значимых различий использован непараметрический критерий Манна–Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Основные типы леса долины р. Кизгыч

Прирусловые нитрофильно-высокотравные сероольшаники занимают ежегодно затапливаемые во время весенних и летних паводков участки поймы. В древесном ярусе доминирует *Alnus incana* порослевого происхождения. В примеси встречаются *Betula pendula*, *Padus avium*, *Sorbus aucuparia*. Сомкнутость варьирует от 0.5 до 0.9; высота 10–18 м. Естественное семенное возобновление из-за развитого травянистого покрова и постоянных паводков отсутствует, сменяясь порослевым. Ярус подростка включает низкорослые деревья (*P. avium*, *S. aucuparia*, *Salix caprea*) и кустарники (*Corylus avellana*, *Lonicera xylosteum*, *Ribes caucasicum*, *Daphne mezereum* и др.), сомкнутость яруса – 0.2–0.5. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса – 90–100%, высота 1.0–2(3.0) м. Высокие мезофильные и мезогигрофильные травы определяют облик полидоминантного травяного яруса. В ярусе выделяется три подъяруса. В подъярусе высоких трав: *Filipendula ulmaria*, *Angelica sylvestris*, *Campanula latifolia* и др. Во втором подъярусе типичны *Bistorta major*, *Cardamine uliginosa*, *Carex sylvatica*, *Equisetum pratense* и др. Третий подъярус представлен мелкими травами: *Chrysosplenium alternifolium*, *Galium odoratum*, *Myosotis sparsiflora* и др.

Незаливаемую высокую часть поймы, удаленную от русла реки, занимают **березо-осинники нитрофильно- и лугово-опушечно-высокотравные**. Эти сообщества заливаются лишь в годы с сильными паводками или после продолжительных ливней в горах. В древесном ярусе доминирует *P. tremula*, иногда *B. pendula*, в примеси – *Acer platanoides*, *Fagus orientalis*, *S. caprea*, *Malus orientalis* и др. В ярусе подростка и подростка единично встречается подрост деревьев (*A. nordmanniana*, *A. platanoides* и др.) и кустарники (*C. avellana*, *L. xylosteum*, *R. caucasicum*, *Rhododendron luteum*), сомкнутость – 0.1–0.3. В березо-осинниках, также как и в сероольшаниках проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса около 100%, высота трав 3.0 (4.0) м. В отличие от сероольшаников здесь преобладают лугово-опушечные мезофильные травы с примесью нитрофильно-высокотравных видов. Характерные виды первого подъяруса: *Anthriscus sylvestris*,

Delphinium schmalhauseni, *F. ulmaria*, *Symphytum asperum* и др.; второго – *Geranium sylvaticum*, *Poa nemoralis*, *Vicia cracca* и др.; третьего – *Oxalis acetosella*, *Stellaria nemorum*, *Veronica filiformis* и др.

Буково-елово-пихтовые бореально-неморально-зеленомошные сообщества по площади занимает гораздо большую территорию, чем елово-пихтовые. Подстилка хорошо развита и представлена преимущественно опадом *F. orientalis*. В древесном ярусе в разных соотношениях содоминируют *A. nordmanniana*, *P. orientalis*, *F. orientalis*. В старых окнах единичны *A. platanoides*, *B. pendula*, *S. caprea* и *S. aucuparia* с пониженной и низкой жизненностью. Сомкнутость яруса 0.8–0.9, высота отдельных деревьев 40–45 м. Сомкнутость яруса подростка и подростка варьирует от 0.3 до 0.6. Преобладает подрост деревьев (имматурные и виргинильные особи) *A. nordmanniana* (обилие 1–3), *P. orientalis* (1–4), *F. orientalis* (1–2). Единично встречаются кустарники – *C. avellana*, *L. caprifolium*, *Rh. luteum*, *Vaccinium arctostaphylos* и др. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 20–70%. В сообществе преобладают виды бореального мелкотравья, типичными являются *O. acetosella*, *Circaea alpina*, *Gymnocarpium dryopteris* и др.; неморальные виды представлены *G. odoratum*, *Geranium robertianum*, *Mycelis muralis*, *S. nemorum* и др.

Характерная особенность **елово-пихтовых бореально-неморально-зеленомошных сообществ** – хорошо развитый моховой ярус, проективное покрытие 40–100%. Подстилка преимущественно из опада *A. nordmanniana* и *P. orientalis*. Доминантом древесного яруса является *A. nordmanniana*, очень редко *P. orientalis*. В примеси в старых окнах единично встречаются *A. platanoides*, *P. tremula*, *B. pendula*, на верхней границе темнохвойного пояса – *Pinus sylvestris*. Сомкнутость яруса 0.8–0.9; высота отдельных деревьев достигает 50 м. В подростке развит разновозрастной подрост (имматурные и виргинильные особи) *A. nordmanniana* (обилие 1–3) и *P. orientalis* (1–3). Единично встречается подрост деревьев (*A. platanoides*, *F. orientalis*) и кустарники (*C. avellana*, *D. mezereum*, *Rh. luteum* и др.). Сомкнутость яруса 0.2–0.6. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса варьирует от 10 до 75%. Характерные виды: *O. acetosella*, *G. dryopteris*, *Actaea spicata*, *Calamintha grandiflora*, *Solidago virgaurea* и др. Единичен подрост *A. nordmanniana*, *A. platanoides*, *P. orientalis*, *F. orientalis*.

Вдоль верхней границы лесного пояса над темнохвойными бореально-неморально-зеленомошными сообществами распространены **сосняки с пихтой, елью и березой ксеромезофитные**. Граница распространения пояса сосняков соответствует границе распространения регулярных низовых пожаров, что подтверждается наличием многочисленных следов ожогов на стволах деревьев и углей в почве. Сосняки распространены на гру-

боскетных бурых лесных и горно-луговых почвах, сомкнутость древостоя 0.3–0.7. Доминирует *P. sylvestris*, иногда в примеси встречается *A. nordmanniana* и *P. orientalis*. Единично отмечены *P. tremula*, *B. pendula*, *F. orientalis*, *S. aucuparia*. Высота яруса достигает 30–35 м. Ярус подлеска неравномерный и зависит от сомкнутости древесного яруса, сомкнутость варьирует в интервале 0.05–0.6. В ярусе хорошо развит разновозрастный подрост *A. nordmanniana* (обилие 1–3) и *P. orientalis* (1–2). Высокое обилие и разновозрастный состав последних подтверждает, что регулирующую роль в поддержании сосняков в условиях Архызского участка Тебердинского заповедника играют периодические низовые пожары, к воздействию которого чувствительны темнохвойные виды деревьев. Единично встречается подрост деревьев (*A. platanoides*, *B. pendula*, *F. orientalis*, *P. sylvestris*) и кустарники (*C. avellana*, *L. xylosteum*), нередко обилён *Rh. luteum* (обилие 3–4). Проективное покрытие травяно-кустарникового яруса 10–40% (редко 60%). В ярусе преобладают ксеромезофитные травы, типичны *Festuca montana*, *F. pratensis*, *Hieracium murorum*, *Lathyrus roseus*, *Melampyrum pratense*, *P. nemoralis*, *Vicia sepium* и др. Хорошо развит подрост (имматурные и ювенильные особи) *A. nordmanniana* и *P. orientalis*. Ярус мхов локализован преимущественно на камнях и пристволовых повышениях, проективное покрытие сильно варьирует от 15 до 70%.

Таким образом, леса Архызского участка Тебердинского заповедника характеризуются хорошо выраженной последовательной сменой по катене: в основании склонов троговой долины вдоль русла реки распространены сообщества сероольшаников нитрофильно-высокотравных, на хорошо дренированных участках у основания склонов – березо-осинники нитрофильно- и лугово-опушечно-высокотравные; в средней части склонов долины – бореально-неморально-зеленомошные темнохвойные леса с участием и без участия *Fagus orientalis*; вдоль верхней границы лесного пояса – сосняки с пихтой, елью и березой ксеромезофитные.

На диаграмме (рис. 1) приведены векторы экологических факторов, длина и направление которых отражают степень корреляции факторов с осями, но не являются регрессионными прямыми в строгом смысле. С первой осью DCA тесная отрицательная корреляция ($p < 0.005$) характерна для показателей богатства почвы азотом ($r = -0.623$), кислотности/щелочности ($r = -0.696$). Со второй осью наиболее высокий коэффициент корреляции обнаружен для освещенности ($r = 0.837$). С третьей осью значимая корреляция отсутствует.

Результаты многомерного анализа геоботанических описаний по экологической шкале Э. Ландольта (Landolt, 1977) подтвердили, что сероольшаники нитрофильно-высокотравные и березо-осинники нитрофильно- и лугово-опушечно-высокотравные распространены в условиях повышенного увлажнения почвы, низкой кислотности и богатства азотом по сравнению с другими типами леса. Диаграмма наглядно демонстрирует промежуточное положение по увлажнению, кислотности/щелочности и богатству почвы азотом сообществ березо-осинников между сероольшаниками и сосняками, поскольку последние занимают незаливаемую часть поймы и сформированы нитрофильным и лугово-опушечным высокотравьем. Темнохвойные бореально-неморально-зеленомошные типы леса также занимают промежуточное положение между сероольшаниками и сосняками и приурочены к хорошо дренируемым участкам склонов со средним увлажнением и бо-

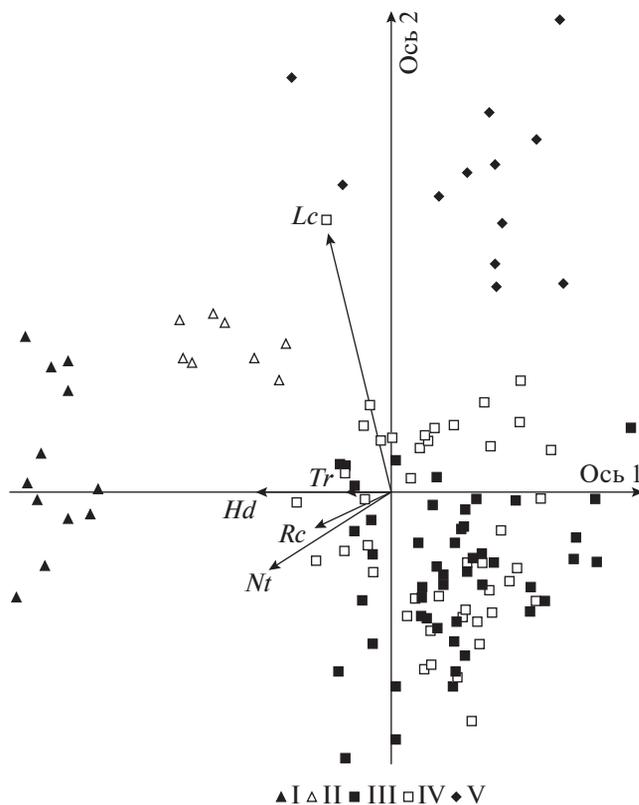


Рис. 1. Положение геоботанических описаний исследованных сообществ в первых двух осях DCA вместе с векторами экологических факторов (экологическая шкала Э. Ландольта).

Примечание. На рис. 1–3: I – прирусловые сероольшаники нитрофильно-высокотравные; II – березоосинники нитрофильно- и лугово-опушечно-высокотравные; III – буково-елово-пихтовые бореально-неморально-зеленомошные; IV – елово-пихтовые бореально-неморально-зеленомошные; V – сосняки с елью и пихтой ксеромезофитные; Lc – освещенность; Rc – кислотность/щелочность; Hd – увлажнение почвы; Nt – богатство азотом; Tr – теплообеспеченность.

шаники нитрофильно-высокотравные и березо-осинники нитрофильно- и лугово-опушечно-высокотравные распространены в условиях повышенного увлажнения почвы, низкой кислотности и богатства азотом по сравнению с другими типами леса. Диаграмма наглядно демонстрирует промежуточное положение по увлажнению, кислотности/щелочности и богатству почвы азотом сообществ березо-осинников между сероольшаниками и сосняками, поскольку последние занимают незаливаемую часть поймы и сформированы нитрофильным и лугово-опушечным высокотравьем. Темнохвойные бореально-неморально-зеленомошные типы леса также занимают промежуточное положение между сероольшаниками и сосняками и приурочены к хорошо дренируемым участкам склонов со средним увлажнением и бо-

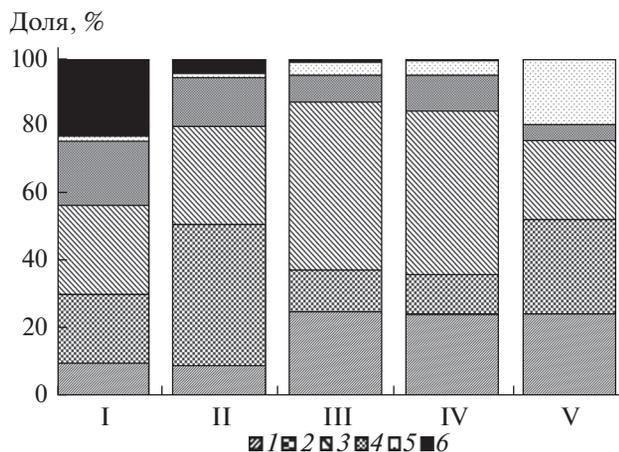


Рис. 2. Соотношение эколого-ценотических групп в основных типах леса Архызского участка Тебердинского заповедника. Обозначение I–V см. рис. 1. 1 – бореальные виды; 2 – луговые виды; 3 – неморальные виды; 4 – нитрофильные виды, 5 – боровые виды, 6 – прибрежно-водные виды и виды мезотрофных болот.

гатством почвы. В свою очередь сосняки с примесью ели и пихты ксеромезофитные приурочены к хорошо освещенным, сухим и бедным азотом участкам склона.

Таким образом, показано, что согласно экологической шкале Э. Ландольта в сообществах сероольшаников, березо-осинников высокотравных по сравнению с остальными типами леса выше доля светолюбивых, влаголюбивых и нитрофильных видов, что связано с условиями экотопа. В послепожарных сосняках выше доля ксерофитных и олиготрофных видов, в темнохвойных бореально-неморально-зеленомошных лесах – теневыносливых, мезофитных и мезотрофных видов.

Во всех типах леса долины р. Кизгыч преобладают бореальные и неморальные виды, формирующие основное ядро лесной флоры этой территории (рис. 2). В прирусловых нитрофильно-высокотравных сероольшаниках значительно выше доля околотовных и нитрофильных видов, что объясняется условиями экотопа. В то же время в березо-осинниках больше лугово-опушечных высокотравных видов.

Березо-осинники по эколого-ценотической структуре также занимают промежуточное положение между нитрофильно-высокотравными сероольшаниками и остальными типами леса, что показано на графике. Соотношение эколого-ценотических групп в темнохвойных бореально-неморально-зеленомошных типах леса с участием бука и без него, почти полностью идентично. Здесь больше неморальных и бореальных видов трав. В сосняках с участием ели, пихты ксеромезофитных значительно выше доля боровых и луго-

во-опушечных видов, полностью отсутствуют околотовные, самая низкая доля нитрофильных видов, что объясняется низкой сомкнутостью древостоя, сухостью и маломощностью почв в этих сообществах.

Сравнивая полученные результаты эколого-ценотической структуры высокогорных лесов Тебердинского заповедника, необходимо отметить их сходство с результатами подобных работ для других территорий. Темнохвойные бореально-неморально-зеленомошные типы леса Тебердинского заповедника имеют похожую эколого-ценотическую структуру с ельниками Северо-Запада европейской части России (Василевич, Бибилова, 2004) и Подмосковья (Ценофонд ..., 2006), березо-осинники нитрофильно- и лугово-опушечно-высокотравные имеют сходство с нитрофильно-высокотравными осинниками и березняками Подмосковья, Северного и Южного Предуралья (Ценофонд ..., 2006), прирусловые сероольшаники похожи по своей структуре на прирусловые сероольшаники Новгородской области (Ликсакова, 2004) и Северо-Запада европейской части России (Заугольнова, Мартыненко, 2012), а сосняки с примесью ели и пихты ксеромезофитные – на сосняки ксеромезофитные травяные Южного Урала и Предуралья (Заугольнова, Мартыненко, 2012).

Таким образом, основные типы леса Архызского участка Тебердинского заповедника отличаются многообразием эколого-ценотических групп растений, сочетая черты горных и равнинных хвойных и хвойно-широколиственных лесов европейской части России. Это подчеркивает значимость лесов заповедника и позволяет рассматривать исследованные леса как значимые объекты для оценки возможностей реализации экосистемных функций хвойных и хвойно-широколиственных лесов в высокогорных условиях Северо-Западного Кавказа.

Население дождевых червей в основных типах леса

В выделенных типах леса обнаружены 16 видов сем. Lumbricidae: *Aporrectodea caliginosa caliginosa* (Savigny, 1826), *A. jassyensis* (Michaelsen, 1891), *A. rosea* (Savigny, 1826), *Dendrobaena attemsi* (Michaelsen, 1902), *D. mariupoliensis* (Wyssotzky, 1898), *D. shmidtii* (Michaelsen, 1907), *D. octaedra* (Savigny, 1826), *D. tellermanica* (Perel, 1966), *D. veneta* (Rosa, 1886), *Dendrodrilus rubidus tenuis* (Eisen, 1874), *Eiseniella tetraedra tetraedra* (Savigny, 1826), *Esenia fetida* (Savigny, 1826), *Lumbricus castaneus* (Savigny, 1826), *L. rubellus* (Hoffmeister, 1843), *L. terrestris* (Linnaeus, 1758), *Octolasion lacteum* (Örley, 1885). Найденные виды принадлежат к 4 морфо-экологическим группам и 4 типам ареалов (табл. 1).

В прирусловых нитрофильно-высокотравных сероольшаниках отмечены максимальные числен-

Таблица 1. Видовой состав, типы ареала и морфо-экологические группы дождевых червей лесных сообществ Архызского участка Тебердинского заповедника

| № | Вид Lumbricidae | Ареал | Морфо-экологическая группа |
|-----|-----------------------------------|------------------------|----------------------------|
| 1. | <i>D. shmidti</i> | Кавказский | Полиморфный вид* |
| 2. | <i>D. mariupoliensis</i> | | Норная |
| 3. | <i>D. attemsi</i> | Средиземноморский | Подстилочная |
| 4. | <i>D. veneta**</i> | | Почвенно-подстилочная |
| 5. | <i>A. jassyensis</i> | | Собственно почвенная |
| 6. | <i>D. tellermanica</i> | Восточноевро-азиатский | |
| 7. | <i>L. castaneus**</i> | Космополиты | Подстилочная |
| 8. | <i>D. rubidus tenuis</i> | | |
| 9. | <i>D. octaedra</i> | | |
| 10. | <i>E. tetraedra tetraedra***</i> | | |
| 11. | <i>E. fetida</i> | | Почвенно-подстилочная |
| 12. | <i>L. rubellus</i> | | |
| 13. | <i>A. caliginosa caliginosa**</i> | | Собственно почвенная |
| 14. | <i>A. rosea</i> | | |
| 15. | <i>O. lacteum</i> | | |
| 16. | <i>L. terrestris**</i> | | Норная |

* Вид имеет три морфо-экологические формы (подстилочная, почвенно-подстилочная и собственно почвенная);

** Виды, впервые отмеченные на Архызском участке Тебердинского заповедника;

*** Вид относится к подгруппе амфибиотических видов (Перель, 1997).

ность, биомасса и видовое разнообразие люмбрицид (табл. 2). В них обитает 12 видов дождевых червей, из которых в почве найдены 11, в валеже – 9, во мхах на камнях – 4. Найденные виды принадлежат к 4 морфо-экологическим группам.

Подстилочные виды *D. rubidus tenuis* и *D. attemsi* из всех типов микросайтов чаще обитают в валеже. *Dendrobaena octaedra* почти равномерно населяет три типа микросайтов (табл. 3). *Lumbricus castaneus* – редкий на Кавказе вид – найден только в подстилке из листьев ольхи серой. Обитании этого вида на Кавказе долгое время не было данных до находок И.Б. Рапопорт (2005) в пойменных сообществах степной зоны Кабардино-Балкарии. Благодаря частому затоплению почв здесь обитает подстилочный амфибиотический вид *E. tetraedra tetraedra*.

Из почвенно-подстилочных видов обнаружены *L. rubellus*, *D. veneta*, *D. shmidti* и *E. fetida*. Все четыре вида обитают в местах, где отмечены следы жизнедеятельности зубров: погрызы деревьев, зубринные каталки и зубринный помет, который может служить источником питания *D. veneta* и *E. fetida* – видов, используемых в вермикомпостировании и переработке различных органических субстратов, в том числе и навоза животных (Wang et al., 2007; и др.). В ряде работ отмечается

приуроченность и *L. rubellus* к навозу крупного рогатого скота и других крупных млекопитающих (Антощенко, 1985; Seeber et al., 2005). Находки *E. fetida* отмечались ранее на Архызском участке заповедника в ольхово-разнотравных сообществах (Рапопорт, 2014). В наших учетах *E. fetida* обнаружен только в валеже под корой *Alnus incana*. Сведений об обитании распространенного на Кавказе *D. veneta* в долине р. Кизгыч ранее не было. *Dendrobana veneta* обитает в лесной подстилке, речных наносах и гниющем валеже (Всеволодова-Перель, 1997), в наших учетах черви этого вида обнаружены в переувлажненной почве и в валеже. Половозрелые черви почвенно-подстилочной формы *D. shmidti* обнаружены на высоте 2 м под корой сломанного ствола *Alnus incana*.

Из группы собственно почвенных видов основную долю по численности и биомассе составляет *D. shmidti*, который часто встречается в трех обследованных микросайтах всех типов леса. Данный вид доминирует во многих сообществах горных районов Кавказа (Рапопорт, Цепкова, 2015; и др.). Только в прирусловых нитрофильно-высокотравных сероолишаниках обнаружены *A. rosea* и *O. lacteum*, исключительная биотопическая приуроченность этих видов к ольшаникам на исследуемой территории отмечена ранее И.Б. Рапопорт (2014). Из группы норных видов *L. terrestris*

Таблица 2. Видовой состав и биомасса ($X \pm SE$) дождевых червей в основных типах леса с учетом микросайтов: почва, валеж, мхи на камнях на Архызском участке Тебердинского заповедника

| Вид Lumbricidae | Тип леса | | | | | | | | | | | | | | |
|-------------------------------------------------|------------------------------------------------------|---------------------------------|-------------|--------------------------------------------------------------|--------------------------------|------------|----------------------------------------------------------|----------------------------------|-------------------------------|-------------------------------------------------|--------------------------------|-------------------------------|--------------------------------------------------|--------------------------|------------------------|
| | Прирусловые нитрофильно-высокотравные сероопышанники | | | Березо-осинники нитрофильно- и лугово-опушечно-высокотравные | | | Букowo-слово-пихтовые борeально-мелкогравно-зеленомошные | | | Елово-пихтowo борeально-неморально-зеленомошные | | | Сосняки с пихтой, елью и березой ксеромезофитные | | |
| | почва | валеж | мхи | почва | валеж | мхи | почва | валеж | мхи | почва | валеж | мхи | почва | валеж | мхи |
| <i>D. attemsi</i> | 3.6 ± 1.1 | 9.1 ± 2.5 | 0 | 2.45 ± 0.4 | 9.1 ± 1.7 | 12.8 ± 2.3 | 0 | 17.7 ± 5.4 | 12.8 ± 3.6 | 0 | 10.1 ± 2.7 | 2.0 ± 0.4 | 0 | 8.0 ± 1.4 | 0 |
| <i>D. oestera</i> | 5.4 ± 1.1 | 15.6 ± 3.5 | 8.6 ± 2.7 | 5.4 ± 1.4 | 7.5 ± 0.7 | 12.6 ± 3.5 | 8.3 ± 3.7 | 29.1 ± 6.7 | 6.2 ± 1.2 | 3.5 ± 0.7 | 9.5 ± 1.4 | 1.2 ± 0.4 | 1.1 ± 0.2 | 9.0 ± 2.1 | 0.5 ± 0.1 |
| <i>D. shmidti</i> (подстилочная форма) | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2.5 ± 0.7 | 0 | 0 | 2.0 ± 0.5 | 0 |
| <i>D. rubidus tenuis</i> | 0.4 | 2.0 ± 0.6 | 4.6 ± 1.1 | 2.2 ± 0.7 | 15.1 ± 4.5 | 4.1 ± 1.2 | 3.1 ± 0.7 | 0 | 0 | 0 | 18.7 ± 4.5 | 0 | 0 | 6.0 ± 1.4 | 0 |
| <i>E. tetraedra tetraedra</i> | 0.8 ± 0.1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>L. castaneus</i> | 1.3 ± 0.4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>D. veneta</i> | 1.0 ± 0.1 | 5.7 ± 0.7 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>D. shmidti</i> (почвенно-подстилочная форма) | 0 | 7.25 ± 2.1 | 0 | 1.1 ± 0.3 | 12.3 ± 2.5 | 2.1 ± 0.4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2.0 ± 0.2 | 0 | 0 | 0 |
| <i>E. feida</i> | 0 | 13.7 ± 4.5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>L. rubellus</i> | 8.3 ± 3.5 | 5.5 ± 1.4 | 0 | 5.7 ± 1.8 | 0 | 0 | 2.3 ± 0.5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>A. caliginosa caliginosa</i> | 0 | 0 | 0 | 3.27 ± 1.4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Aporrectodea rosea</i> | 5.5 ± 1.4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>A. jassyensis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>D. shmidti</i> (собственная почвенная форма) | 34.6 ± 7.9 | 42.7 ± 8.7 | 65.3 ± 10.1 | 30.6 ± 3.8 | 65.0 ± 6.6 | 27.1 ± 3.4 | 20.5 ± 5.5 | 49.0 ± 6.8 | 50.3 ± 7.3 | 41.0 ± 6.6 | 47.6 ± 3.9 | 30.0 ± 9.7 | 13.5 ± 7.8 | 18.0 ± 6.7 | 2.5 ± 0.8 |
| <i>D. ielleanica</i> | 0 | 0 | 0 | 4.9 ± 2.2 | 0 | 0 | 3.5 ± 0.7 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>O. lacteum</i> | 16.0 ± 3.8 | 15.8 ± 5.5 | 15.5 ± 4.9 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>D. mariupolensis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10.1 ± 3.7 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>L. terrestris</i> | 12.5 ± 4.9 | 6.1 ± 3.2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Общая биомасса | 89.4 ± 10.9* | 123.0 ± 27.0 | 94.8 ± 12.7 | 55.6 ± 6.14 | 109 ± 10.5^{ac} | 58.7 ± 8.6 | 41.7 ± 5.3^c | 95.8 ± 51.0^{ac} | 69.3 ± 8.1^d | 54.6 ± 8.76^c | 85.9 ± 41.0^c | 35.2 ± 7.2^a | 17.8 ± 6.1^{c*} | 44.2 ± 2.0 ^{ac} | 3.0 ± 0.3 ^a |
| Общая численность | 146.0 ± 18.2* | 285.0 ± 9.1^{bc} | 166 ± 16.2 | 85 ± 9.12 | 175 ± 11.0^{ac} | 65 ± 10.7 | 78 ± 4.1 | 173.5 ± 37.5^{ac} | 92 ± 8.8 | 72 ± 12.0 | 161 ± 17.5^{ac} | 68 ± 7.8 | 30 ± 2.5^{c*} | 67 ± 28.0 ^{ac} | 4 ± 1.6 ^a |

* Статистически значимые различия значений выборки между типами леса в почве (критерий Манна-Уитни, $p < 0.05$). Жирным шрифтом выделены статистически значимые различия значений выборки внутри типа леса в разных микросайтах: ^a — почва, ^b — валеж, ^c — мхи на камнях (критерий Манна-Уитни, $p < 0.05$).

Таблица 3. Встречаемость дождевых червей в пробах (%) в трех типах местообитаний в основных типах леса Архызского участка Тебердинского заповедника

| Вид Lumbricidae | Прирусловые нитрофильно-высокотравные сероольшаники | Березо-осинники нитрофильно- и лугово-опушечно-высокотравные | Буково-елово-пихтовые бореально-мелкотравно-зеленомошные | Елово-пихтово-бореально-неморально-зеленомошные | Сосняки с пихтой, елью и березой ксеромезофитные |
|---------------------------------------------------|-----------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------|-------------------------------------------------|--------------------------------------------------|
| <i>D. attemsi</i> | П – 20 В – 65 М – 10 | П – 10 В – 40 М – 15 | В – 42 М – 15 | В – 70 М – 14 | В – 25 |
| <i>D. octaedra</i> | П – 80 В – 95 М – 75 | П – 50 В – 35 М – 60 | П – 40 В – 75 М – 35 | П – 70 В – 95 М – 60 | П – 25 В – 50 М – 15 |
| <i>D. schmidtii</i> (подстилочная форма) | 0 | 0 | 0 | В – 5 | В – 20 |
| <i>D. rubidus tenuis</i> | П – 15 В – 80 М – 50 | П – 10 В – 35 М – 25 | В – 50 | В – 35 | В – 30 |
| <i>E. tetraedra tetraedra</i> | П – 12 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>L. castaneus</i> | П – 13 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>D. veneta</i> | П – 12 В – 20 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>D. schmidtii</i> (почвенно-подстилочная форма) | В – 10 | П – 10 В – 20 М – 20 | 0 | М – 20 | 0 |
| <i>E. fetida</i> | В – 15 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>L. rubellus</i> | П – 20 В – 10 | П – 10 | П – 10 | 0 | 0 |
| <i>A. caliginosa caliginosa</i> | 0 | П – 10 | 0 | 0 | 0 |
| <i>A. rosea</i> | П – 12 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>A. jassyensis</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | П – 15 В – 10 |
| <i>D. schmidtii</i> (собственно почвенная форма) | П – 82 В – 90 М – 95 | П – 80 В – 50 М – 40 | П – 50 В – 85 М – 85 | П – 35 В – 75 М – 95 | П – 20 В – 65 М – 80 |
| <i>D. tellermanica</i> | 0 | П – 10 | П – 10 | 0 | 0 |
| <i>O. lacteum</i> | П – 25 В – 13 М – 13 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>D. mariupoliensis</i> | 0 | 0 | 0 | П – 10 | 0 |
| <i>L. terrestris</i> | П – 25 В – 13 | 0 | П – 10 | 0 | 0 |

Примечание. Типы местообитаний: П – почва, В – валеж, М – моховой покров на камнях.

найден в почве на небольшой глубине из-за сильного переувлажнения почвы, несколько половозрелых червей обнаружены в валеже.

Во всех микросайтах прирусловых сероольшаников обнаружены дождевые черви 4 онтогенети-

ческих состояний (рис. 3). В почве и валеже преобладают ювенильные черви, во мхах на камнях – половозрелые.

В березо-осинниках нитрофильно- и лугово-опушечно-высокотравных разнообразие, численность

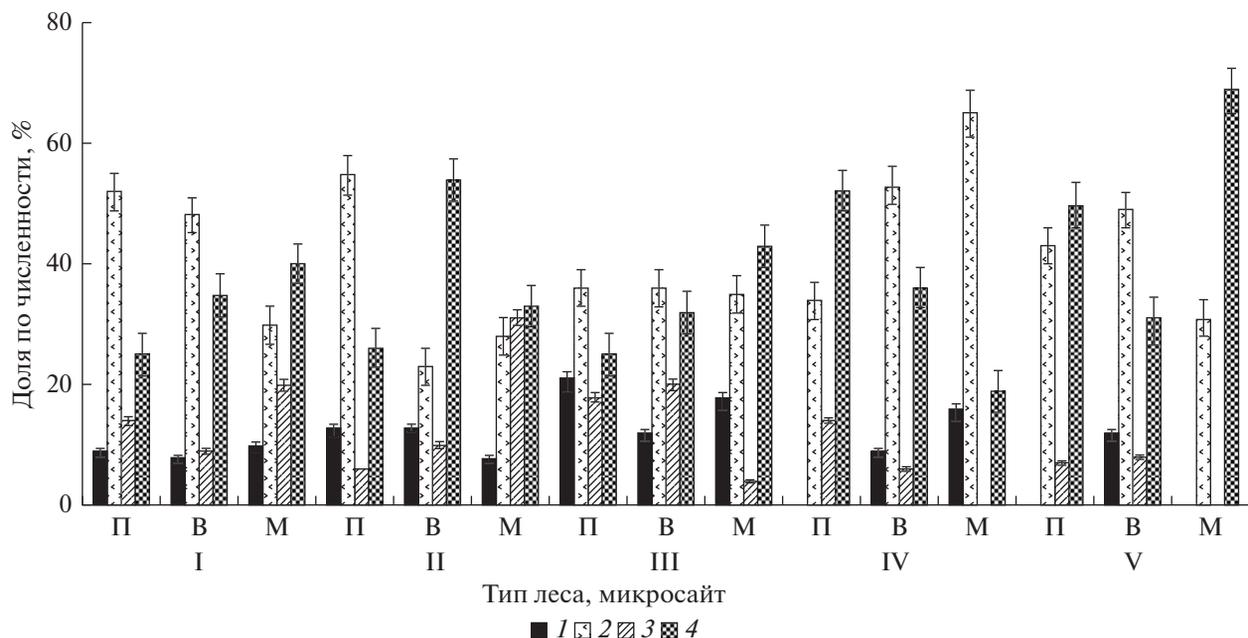


Рис. 3. Онтогенетические спектры локальных популяций дождевых червей в трех типах микросайтов: почва, валеж, мхи на камнях в основных типах леса Архызского участка Тебердинского заповедника. Обозначение I–V см. рис. 1. П – почва, В – валеж, М – мхи на камнях; 1 – коконы, 2 – ювенильные черви, 3 – субполовозрелые черви, 4 – половозрелые черви.

и биомасса дождевых червей ниже, чем в прирусловых сероольшаниках. Здесь обитает 7 видов дождевых червей; все они встречаются в почве. В валеже и во мхах на камнях отмечено 4 вида. Самая высокая численность и биомасса червей выявлены в валеже (табл. 2), поскольку в данных сообществах именно в валеже была отмечена наиболее оптимальная влажность (валеж 25–30%, почва 15–20%, мхи на камнях 10–15%). Найденные виды принадлежат к 3 морфо-экологическим группам. Подстилочные виды *D. octaedra*, *D. attemsi* и *D. rubidus tenuis* встречены чаще в валеже, наибольшее число особей обнаружено в гниющих стволах *Betula pendula* под слабо разложившейся корой в сырой перегнивающей древесине. Из группы почвенно-подстилочных видов найдены *D. shmidti* (населяет все типы микросайтов) и *L. rubellus* (встречен единично в подстилке из опада осины). Из группы собственно почвенных видов самый многочисленный – *D. shmidti* (табл. 2), почвенная форма которого живет в почве, где в основном обнаружены ювенильные черви; крупные половозрелые особи чаще встречены во мхах на камнях, в хорошо увлажненной подстилке и моховом покрове на валеже *Populus tremula* и *Acer* sp. 2–3-й стадии разложения. Единично в почве обнаружены *D. tellermanica* и *A. caliginosa caliginosa*. *Dendrobaena tellermanica* недавно выделен как отдельный вид (Всеволодова-Перель, 2003), характерный для Архызского участка Тебердинского заповедника (Рапопорт, Цепкова, 2015). *Aporrec-*

todea caliginosa caliginosa впервые отмечен на Архызском участке, широко распространен в широколиственных и смешанных лесах Русской равнины (Всеволодова-Перель, 1997), на Кавказе чаще встречается под лесной растительностью в лесостепном поясе и поясе широколиственных лесов (Рапопорт, 2010, 2013; Рапопорт и др., 2017).

Онтогенетические спектры дождевых червей в этих лесах полночленные. При этом доля ювенильных червей в почве выше, чем в валеже и моховом покрове на камнях. В валеже преобладают половозрелые черви. Во мхах на камнях доля ювенильных, субполовозрелых и половозрелых особей примерно одинакова (рис. 3).

В буково-елово-пихтовых бореально-мелкотравно-зеленомошных сообществах обнаружено 7 видов люмбрицид, из которых в почве найдены 5, в валеже – 4, во мхах на камнях – 3. Наибольшие численность и биомасса червей в валеже, ниже значения во мхах на камнях и наименьшие в почве (табл. 2). Полученные результаты обилия червей в почве соответствуют данным для буково-темнохвойных лесов (Перель, 1979; Scheu, Falka, 2000; Рапопорт и др., 2017). Найденные виды принадлежат к 4 морфо-экологическим группам. Из группы подстилочных видов *D. octaedra* встречен в трех микросайтах, *D. attemsi* – чаще в валеже, реже во мхах на камнях, в почве не обнаружен, *D. rubidus tenuis* – только в валеже. Единственный представитель почвенно-подстилочной группы *L. rubellus* найден в почве того участка леса, где отмечены

следы жизнедеятельности зубров, здесь же на большей глубине обнаружен норный вид *L. terrestris*. Из группы собственно почвенных видов в трех микросайтах доминирует *D. shmidti*. В почве единично встречен *D. tellermanica*. Онтогенетические спектры люмбрицид полночленные, коконов больше в почве, чем в других микросайтах, доля ювенильных червей выше в почве и валеже, чем во мхах (рис. 3).

В елово-пихтово бореально-неморально-зеленомошных лесах обнаружено 5 видов дождевых червей, из них в валеже найдены 4, в почве и мхах на камнях — 3. Наибольшее обилие и биомасса червей выявлены в валеже, несколько ниже эти значения в почве и наименьшие во мхах на камнях (табл. 2). В сравнении с предыдущим типом леса в моховом покрове на камнях и скалах биомасса червей ниже в 2 раза, что связано с уменьшением влажности в этом местообитании (12.5% в елово-пихтовых лесах и 17.5% в буково-елово-пихтовых). Найденные виды принадлежат к 4 морфо-экологическим группам. Только в этом типе леса обнаружены три формы *D. shmidti*. Подстилочные виды *D. octaedra*, *D. attemsi*, *D. rubidus tenuis* и *D. shmidti* населяют преимущественно валеж. *D. octaedra* также часто встречается в подстилке, верхнем горизонте почвы и мхах на камнях. *D. attemsi* помимо валежа обнаружен во мхах на камнях. Из почвенно-подстилочной группы найден только *D. shmidti* в моховом покрове на камнях. Собственно почвенная группа представлена одним видом *D. shmidti*. Наибольшая его встречаемость в пробах выявлена во мхах на камнях (95%), в валеже она ниже (75%) и меньше всего в почве (35%). Только в этом типе леса в почве найден крупный норный червь — крымско-кавказский субэндемик *D. mariupoliensis*. В онтогенетическом спектре наибольшая доля ювенильных червей выявлена в валеже и во мхах на скалах, что скорее всего связано с выходом ювенилов из коконов, которые были отложены в более влажный период; в почве, наоборот, преобладают половозрелые черви и не найдены коконы, которые, вероятно, могут находиться значительно ниже разбираемого нами маломощного почвенного горизонта — под камнями, в глубоких ходах и их ответвлениях (Перель, 1979)

В сосняках с пихтой, елью и березой ксеромезофитных отмечены наименьшие значения численности и биомассы люмбрицид (табл. 2). Обнаружены 5 видов, встречающихся в валеже, 3 почвенных, и 2 вида, характерные для мхов на скалах. Наибольшая общая численность и биомасса червей выявлены в валеже 2–3-й стадий разложения, несколько именно в этих местообитаниях сохраняется более высокая влажность в сравнении с почвой и моховым покровом на камнях; последний в сосняках на верхней границе леса зачастую сильно пересушен и в связи с этим становится неблагоприятным местообитанием для дождевых

червей. Обнаруженные виды принадлежат к двум морфо-экологическим группам: подстилочные и собственно почвенные. Из группы подстилочных видов доминирует *D. octaedra*, который чаще встречается в валеже, реже в подстилке и еще реже в моховом покрове на каменистых поверхностях (табл. 3). *Dendrobaena attemsi*, *D. rubidus tenuis* и подстилочная форма *D. shmidti* найдены только в валеже. Из группы собственно почвенных найдены два вида: *D. shmidti* и *A. jassyensis*. Собственно почвенная форма *D. shmidti* обнаружена главным образом во мхах на скалах и в сыром валеже *Picea orientalis* 2- и 3-й стадий разложения, в маломощной почве встречается довольно редко и, как правило, только в верхней части гумусового горизонта под горизонтом подстилки. *Aporrectodea jassyensis* обнаружен в небольшом числе почвенных проб на глубине 10–15 см, единично найден в валеже 3-й стадии разложения *Abies nordmanniana*.

Полночленный онтогенетический спектр с преобладанием ювенильных червей выявлен только в валеже, что свидетельствует о топическом преимуществе микросайтов валежа в данном типе леса по сравнению с другими обследованными микросайтами. В почве и мхах на камнях коконы не обнаружены и преобладают половозрелые черви, онтогенетический спектр неполночленный (рис. 3).

Анализ взаимосвязей населения дождевых червей с экологическими условиями выделенных типов леса показывает, что дождевые черви приурочены к местообитаниям с повышенной влажностью почвы, низкой кислотностью и богатством почв азотом: наибольшее обилие, разнообразие и биомасса дождевых червей выявлены в прирусловых нитрофильно-высокотравных сероольшаниках, которые по результатам многомерного анализа геоботанических описаний, проведенных по шкале Э. Ландольта, преобладают в указанных экологических условиях.

В типах леса с промежуточным положением по увлажнению, кислотности/щелочности и богатству почв азотом — березо-осинниках, буково-елово-пихтовых и елово-пихтовых — выявлены уменьшение видового разнообразия и статистически значимое снижение численности и биомассы дождевых червей в сравнении с прирусловыми сероольшаниками. При этом в березо-осинниках и темнохвойных лесах с буком разнообразие дождевых червей выше, чем в елово-пихтовых. Известно, что опад лиственных деревьев более благоприятен для дождевых червей в сравнении с опадом хвойных (Перель, 1979; и др.). Высокое содержание вторичных метаболитов (полифенолов, танинов, лигнина) в опадающей хвое ели, стволовых и кроновых водах (Орлова и др., 2011) подавляет развитие почвенной мезофауны, в особенности дождевых червей (Ибрагимов и др.,

2006). В буковых лесах, несмотря на трудную доступность опада бука, наличие мощного горизонта длительно-разлагаемой подстилки, наряду с другими факторами, обуславливает разнообразие морфо-экологических групп дождевых червей (Рапопорт и др., 2017).

В ксеромезофитных сосняках с пихтой елью и березой, приуроченных к засушливым и бедным азотом почвам, обнаружено наименьшее разнообразие и статистически значимое снижение численности и биомассы дождевых червей в сравнении с другими типами леса. Сходные данные для сосняков Архызского ущелья представлены и у И.Б. Рапопорт (2014). Широко известно, что низкая влажность субстрата — основной лимитирующий фактор обитания дождевых червей (Перель, 1979; и др.). Кроме того, в этих лесах отмечены многочисленные следы низовых пожаров, что всегда приводит к существенному сокращению почвенной мезофауны в результате исчезновения подстилки и верхнего органического горизонта почвы в ходе пожара (Гонгальский, 2011).

Анализ микросайтного распределения люмбрицид внутри типов леса в летний период показывает, что дождевые черви, наряду с почвами, приурочены к таким микросайтам, как валеж и мхи на камнях. При этом в заливаемых сероолишаниках валеж и мхи на камнях позволяют дождевым червям избегать затопления почвы, а в более сухих экологических условиях в других типах лесах, наоборот, иссушения почв, и в данном случае именно валеж служит станциями переживания неблагоприятных условий. Сравнение состава дождевых червей в трех микросайтах разных типов леса показывает, что валеж главным образом населяют подстилочные и собственно почвенные виды, мхи на камнях — собственно почвенные, а в почве, при условии достаточного увлажнения, обитают все отмеченные для типа леса морфо-экологические группы.

ВЫВОДЫ. 1. Установлено, что леса Архызского участка Тебердинского заповедника характеризуются хорошо выраженной последовательной сменой по катене: в основании склонов троговой долины вдоль русла реки распространены сообщества сероолишаников нитрофильно-высокотравных, на хорошо дренированных участках — березо-осинники нитрофильно- и лугово-опушечно-высокотравные; в средней части склонов долины — бореально-неморально-зеленомошные темнохвойные леса с участием и без участия *Fagus orientalis*; вдоль верхней границы лесного пояса — сосняки с пихтой, елью и березой ксеромезофитные.

2. Описанные разновозрастные типы леса Тебердинского заповедника характеризуются высоким экологическим и эколого-ценотическим разнообразием. Эколого-ценотическая структура этих типов леса соответствует эколого-ценотической

структуре равнинных и горных хвойных, а также хвойно-широколиственных лесов европейской части России.

3. Выявлено 16 видов дождевых червей, из них 4 вида на Архызском участке Тебердинского заповедника отмечены впервые. Установлена биотопическая приуроченность подстилочных, почвенно-подстилочных, собственно почвенных и норных морфо-экологических групп люмбрицид к типам леса с повышенным увлажнением почвы, низкой кислотностью, богатством почв азотом и хорошо выраженным горизонтом подстилки. Наибольшие обилие, разнообразие и биомасса люмбрицид выявлены в нитрофильно-высокотравных сероолишаниках, наименьшие — в ксеромезофитных сосняках с пихтой, елью и березой.

4. Во всех типах леса онтогенетические спектры локальных популяций люмбрицид полночленные с высокой долей ювенильных особей, что свидетельствует об устойчивом состоянии населения дождевых червей.

5. Дождевые черви характерны для трех типов микросайтов (местообитаний): подкрановых участков почвы, валежа и мхов на камнях. Валеж, главным образом, населяют подстилочные и собственно почвенные виды, мхи на камнях — собственно почвенные, а в почве, при условии не лимитированного увлажнения, обитают все отмеченные для типа леса морфо-экологические группы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антощенко В.Ф. Изменение фауны почв под влиянием пастбищного режима: Дисс. ... канд. биол. наук (спец. 03.00.08). М.: МПГУ, 1985. 140 с.
- Василевич В.И., Бибикова Т.В. Ельники кисличные Европейской России // Ботанический журнал. 2004. Т. 89. № 10. С. 1573–1587.
- Всеволодова-Перель Т.С. Дождевые черви фауны России. Кадастр и определитель. М.: Наука, 1997. 101 с.
- Всеволодова-Перель Т.С. Дополнение к фауне дождевых червей (Lumbricidae) Северного Кавказа // Зоологический журн. 2003. Т. 82. № 2. С. 275–280.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / Под ред. Смирновой О.В. М.: Наука, 2004. Кн. 1. 479 с.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / Под ред. Смирновой О.В. М.: Наука, 2004. Кн. 2. 575 с.
- Гераськина А.П. Дождевые черви (Oligochaeta, Lumbricidae) окрестностей пос. Домбай Тебердинского заповедника (Северо-Западный Кавказ, Карачаево-Черкессия) // Труды зоологического института РАН. 2016. Т. 320. № 4. С. 450–466.
- Гонгальский К.Б. Пространственное распределение крупных почвенных беспозвоночных на пожарищах в ксерофильных экосистемах Черноморского побережья Кавказа // Аридные экосистемы. 2011. Т. 1. № 4. С. 95–103.

- Гончаров А.А., Храмова Е.Ю., Тиунов А.В. Микростациональные различия трофической структуры сообществ почвенных беспозвоночных в лесах Печоро-Илычского заповедника // Почвоведение. 2014. Т. 47. № 5. С. 571–579.
- Заугольнова Л.Б., Мартыненко В.Б. Определитель типов леса Европейской России / Под ред. Истоминой И.И. 2012. URL: <http://www.cepl.rssi.ru/bio/forest/> (дата обращения 08.11.2017).
- Ибрагимов А.К., Пугачев Е.В., Иващенко Н.Н. Состояние лесных почв как индикатор критического состояния экосистем // Современные проблемы почвоведения и экологии: Матер. Всерос. научно-практ. конф. Ч. 1. (2–3 октября 2006, г. Йошкар-Ола). Йошкар-Ола: Изд-во Марийского гос. тех. университета, 2006. С. 41–45.
- Кононов В.Н. Растительность Тебердинского заповедника // Труды Тебердинского государственного заповедника. Ставрополь: Ставропольское книжное издательство, 1957. Т. 1. С. 85–112.
- Кононов В.Н., Савельева В.В. Очерк растительности Архыза // Труды Тебердинского государственного заповедника. Ставрополь: Ставропольское книжное издательство, 1977. Т. 9. С. 194–213.
- Ликсакова Н.С. Мелколиственные леса Чудовского района Новгородской области // Ботанический журн. 2004. Т. 89. № 8. С. 1319–1342.
- Мазанцева Г.П. Изменение массы дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) при хранении фиксированного материала // Проблемы почвенной зоологии: Матер. V Всесоюз. совещ. (17–21 ноября 1975, г. Вильнюс). Вильнюс: Изд-во АН Литовской ССР, 1975. С. 218–219.
- Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки / Под ред. Заугольновой Л.Б., Браславской Т.Ю. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 383 с.
- Орлова М.А., Лукина Н.В., Камаев И.О., Смирнов В.Э., Кравченко Т.В. Мозаичность лесных биогеоценозов и плодородие почв // Лесоведение. 2011. № 6. С. 39–48.
- Перель Т.С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. М.: Наука, 1979. 272 с.
- Рапопорт И.Б. Новый для фауны Кавказа вид рода *Lumbricus* (L., 1758) (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) // Зоологический журн. 2005. Т. 84. № 8. С. 1015–1016.
- Рапопорт И.Б. Фауна, экология и высотно-поясное распределение дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) центральной части Северного Кавказа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук (спец. 03.02.08). Тольятти: ин-т экологии Волжского бассейна РАН, 2010. 20 с.
- Рапопорт И.Б. Высотное распределение дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) в центральной части Северного Кавказа // Зоологический журн. 2013. № 1. Т. 92. С. 3–10.
- Рапопорт И.Б. Биотопическое распределение дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) в Тебердинской заповедной территории с наиболее высокой степенью охраны (Архызский участок, Северо-Западный Кавказ) // Современные проблемы особо охраняемых природных территорий регионального значения и пути их решения (18 декабря 2014, г. Воронеж). Воронеж: Изд-во ВГУ, 2014. С. 214–218.
- Рапопорт И.Б., Цепкова Н.Л. Структура населения и топические преферендумы дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) в почвах эталонных лесных формаций бассейнов рек Теберда и Большой Зеленчук (Тебердинский заповедник, Северо-Западный Кавказ) // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2015. Т. 17. № 6–1. С. 33–39.
- Рапопорт И.Б., Зенкова И.В., Цепкова Н.Л. Население дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) бассейна реки Карасу (Центральный Кавказ) // Зоологический журн. 2017. Т. 96. № 2. С. 172–183.
- Соломина О.Н., Долгова Е.А., Максимова О.Е. Реконструкция гидрометеорологических условий последних столетий на Северном Кавказе, в Крыму и на Тянь-Шане по дендрохронологическим данным. М.; СПб: Нестор-История, 2012. 232 с.
- Спирин В.А., Широков А.И. Особенности гумификации валежа в ненарушенных пихтово-еловых лесах Нижегородской области // Микология и фитопатология. 2002. Т. 36. № 3. С. 25–31.
- Тумаджанов И.И. Лесная растительность долины Теберды в свете послеледниковой истории развития фитоценозов // Труды Тбилисского ботанического института. Тбилиси: Институт Ботаники, 1947. Т. 11. С. 1–106.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Профессионал, мир и семья, 1995. 990 с.
- Шальнев В.А., Юрин Д.В. Древние оледенения и палеогляциальный рельеф Архыза // Наука. Инновации. Технологии. 2014. № 3. С. 127–136.
- Ценофонд лесов Европейской России. 2006. URL: <http://www.cepl.rssi.ru/bio/flora/main.htm> (дата обращения 15.03.2018).
- Déchêne A.D., Buddle C.M. Decomposing logs increase oribatid mite assemblage diversity in mixedwood boreal forest // Biodiversity & Conservation. 2010. V. 19. № 1. P. 237–256.
- Fischer B.M., Schatz H., Maraun M. Community structure, trophic position and reproductive mode of soil and bark-living oribatid mites in an alpine grassland ecosystem // Experimental & applied Acarology. 2007. V. 52. № 3. P. 221–237.
- Fründ H.-C., Butt K., Capowiez Y., Eisenhauer N., Emmertling C., Ernst G., Potthoff M., Schädler M., Schrader S. Using earthworms as model organisms in the laboratory: recommendations for experimental implementations // Pedobiologia. 2010. V. 53. № 2. P. 119–125.
- Kooch Y. Response of earthworms' ecological groups to decay degree of dead trees (Case study: Sardabrood Forest of Chalous, Iran) // European J. of Experimental Biology. 2012. V. 2. № 3. P. 532–538.
- Landolt E. Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora // Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel, Zürich, 1977. V. 64. 208 p.
- Pickett S.T.A., White P.S. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. San Diego: Academic Press, 1985. 472 p.
- Scheu S. Linkages between tree diversity, soil fauna and ecosystem processes // Forest diversity and function: Temperate and boreal systems. Berlin–Heidelberg: Springer, 2005. P. 211–233.

Scheu S., Falca M. The soil food web of two beech forests (*Fagus sylvatica*) of contrasting humus type: stable isotope analysis of a macro- and a mesofauna-dominated community // *Oecologia*. 2000. V. 123. № 2. P. 285–296.

Seeber J., Seeber G.U.H., Kössler W., Langel R., Scheu S., Meyer E. Abundance and trophic structure of macro-decomposers on alpine pastureland (Central Alps, Tyrol): effects of

abandonment of pasturing // *Pedobiologia*. 2005. V. 49. № 3. P. 221–228.

Smirnova O.V., Toropova N.A. Potential ecosystem cover – a new approach to conservation biology // *Russian J. of Ecosystem Ecology*. 2016. V. 1. № 1. P. 1–20.

Wang L.K., Hung Y.-T., Li K.H. Vermicomposting process // *Biosolids Treatment Processes*. Totowa: Humana Press, 2007. P. 689–704.

Biotope Association of Earthworms in Intact Forests of Teberda Nature Reserve

A. P. Geras'kina¹, * and N. E. Shevchenko¹

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

*E-mail: angersgma@gmail.com

Received November 9, 2017

Contribution of micromosaic structure of high mountain forests to ecological diversity of earthworms have been assessed. Intact forests of Arkhyz section of Teberda Nature Reserve were studied. The dominant types of forests have been recognized for the first time based on eco-coenotic classification. The ecological conditions of their functioning have been studied. Earthworm number have been studied in the recognized forest types. Diversity of earthworms was studied in soils under crowns, under fallen trees, and in mosses growing on rocks. 16 species of Lumbricidae have been found, with 4 of them have been found for the first time. Full complexes of Lumbricidae were associated with biotopes of forest types of increased soil moisture content, low acidity, availability of nitrogen and pronounced litter. The largest abundance, diversity and biomass of Lumbricidae have been found in nitrophilous tallgrass grey alder forests. The lowest abundance have been found in xeromesophytic pine forests with fir, spruce and birch. The most widespread dark coniferous forest with beech were inhabited by 7 species of Lumbricidae, dominated by the litter species. There were few soil-litter and Anecic species. Soil group of earthworms was represented by Crimea and Caucasus subendemic *Dendrobaena schmidti*. Diversity and biomass of earthworms in dark coniferous forests with beech were higher than in spruce-fir forests. During summer dead fallen trees served as a microsite preferential for litter and soil species, while mosses growing on rocks were preferred by soil species.

Keywords: *sold growth forests, forest types, eco-coenotic structure, micromosaic structure, earthworms, Lumbricidae, microsites.*

Acknowledgements: The study has been performed in the framework of the State Appointment to the Center for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Science № 0110-2018-0007. Sampling material was collected with the financial support of the Russian Foundation of Basic Research (16-04-00395 A). Its analysis was funded by the grant of the Russian Science Foundation (16-17-10284).

REFERENCES

Antoshchenkov V.F., *Izmenenie fauny pochvy pod vliyaniem pastbishchnogo rezhima: Diss. kand. biol. nauk* (Alterations in soil fauna by pasture-animal regime. Candidate's biol. sci. thesis), Moscow: MPGU, 1985, 144 p.

Czerepanov S.K., *Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)*, Cambridge: Cambridge university press, 1995, 516 p.

Déchêne A.D., Buddle C.M., Decomposing logs increase oribatid mite assemblage diversity in mixedwood boreal forest, *Biodiversity and Conservation*, 2010, Vol. 19, No. 1, pp. 237–256.

Fischer B.M., Schatz H., Maraun M., Community structure, trophic position and reproductive mode of soil and bark-living oribatid mites in an alpine grassland ecosystem,

Experimental and Applied Acarology, 2010, Vol. 52, No. 3, pp. 221–237.

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, Vol. 53, No. 2, pp. 119–125.

Geraskina A.P., Dozhdevye chervi (*Oligochaeta, Lumbricidae*) okrestnostei pos. Dombai Teberdinskogo zapovednika (Severo-Zapadnyi Kavkaz, Karachaevo-Cherkessiya) (Earthworms (*Oligochaeta, Lumbricidae*) near the township Dombay of Teberda Reserve (Northwest Caucasus, Karachay-Cherkessia)), *Trudy zoologicheskogo instituta RAN*, 2016, Vol. 320, No. 4, pp. 450–466.

Goncharov A.A., Khramova E.Y., Tiunov A.V., Spatial variations in the trophic structure of soil animal communi-

- ties in boreal forests of Pechora-Ilych Nature Reserve, *Eurasian Soil Science*, 2014, Vol. 47, No. 5, pp. 441–448.
- Gongalsky K.B., The spatial distribution of large soil invertebrates on burned areas in xerophilous ecosystems of the Black Sea coast of the Caucasus, *Arid Ecosystems*, 2011, Vol. 1, No. 4, pp. 260–266.
- Ibragimov A.K., Pugachev E.V., Ivashchenko N.N., Sostoyaniye lesnykh pochv kak indikator kriticheskogo sostoyaniya ekosistem (Forest soils – indicators of critical state of ecosystems), *Sovremennye problemy pochvovedeniya i ekologii (Recent challenges in soil science and ecology)*, Yoshkar-Ola, 3–4 October 2006, Yoshkar-Ola: RITs MARGTU, 2006, Vol. 1, pp. 41–45.
- Kononov V.N., Rastitel'nost' Teberdinskogo zapovednika (Plants of Teberda Nature Reserve), In: *Trudy Teberdinskogo gosudarstvennogo zapovednika (Proceedings of Teberda Nature Reserve)* Stavropol: Stavropol'skoe knizhnoe izdatel'stvo, 1957, Vol. 1, pp. 85–112 (275 p.).
- Kononov V.N., Savel'eva V.V., Ocherk rastitel'nosti Arkhyza (Essay on vegetation of Arkhyz), In: *Trudy Teberdinskogo gosudarstvennogo zapovednika (Proceedings of Teberda Nature Reserve)* Stavropol: Stavropol'skoe knizhnoe izdatel'stvo, 1977, Vol. 9, pp. 194–213 (271 p.).
- Kooch Y., Response of earthworms' ecological groups to decay degree of dead trees (Case study: Sardabrood Forest of Chalous, Iran) *European Journal of Experimental Biology*, 2012, Vol. 2, No. 3, pp. 532–538.
- Landolt E., Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora, *Veröffentlichungen des Geobotanischen Instituts der ETH, Stiftung Rübel, Zürich*, 1977, Vol. 64, pp. 208.
- Liksakova N.S., Melkolistvennyye lesa Chudovskogo raiona Novgorodskoi oblasti (The boreal deciduous forests of Chudovo district of Novgorod region), *Botanicheskii zhurnal*, 2004, Vol. 89, No. 8, pp. 1319–1342.
- Mazantseva G.P., Izmeneniye massy dozhdevykh chervei (*Oligochaeta, Lumbricidae*) pri khraneniі fiksirovannogo materiala (Changes in mass of earthworms (*Oligochaeta, Lumbricidae*) during the storage of fixed material), *Problemy pochvennoi zoologii (Problems of soil zoology)*, Vilnius, 17–21 November 1975, Vilnius: Izd-vo AN LitSSR, 1975, pp. 218–219.
- Orlova M.A., Lukina N.V., Kamaev I.O., Smirnov V.E., Kravchenko T.V., Mozaichnost' lesnykh biogeotsenozov i plodorodie pochv (Forest ecosystem mosaics and soil fertility), *Lesovedeniye*, 2011, No. 6, pp. 39–48.
- Perel' T.S., *Rasprostraneniye i zakonomernosti raspredeleniya dozhdevykh chervei fauny SSSR* (Range and regularities in the distribution of earthworms of the USSR fauna), Moscow: Nauka, 1979, 272 p.
- Pickett S.T.A., White P.S., *The ecology of natural disturbance and patch dynamics* San Diego: Academic Press, 1985, 472 p.
- Rapoport I., Tsepkova N., Struktura naseleniya i topicheskie preferendy dozhdevykh chervei (*Oligochaeta, Lumbricidae*) v pochvakh etalonnykh lesnykh formatsii basseinov rek Teberda i Bol'shoi Zelenchuk (Teberdinskii zapovednik, Severo-Zapadnyi Kavkaz) (Population structure and topical preferendum of earthworms (*Oligochaeta, Lumbricidae*) in the soils of normal forest formations of the Teberda and Bolshoi Zelenchuk river basins (Teberda Nature Reserve, North-western Caucasus)), *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi Akademii nauk*, 2015, Vol. 17, No. 6–1, pp. 33–39.
- Rapoport I.B., *Fauna, ekologiya i vysotno-poyasnoye raspredeleniye dozhdevykh chervei (Oligochaeta, Lumbricidae) tsentral'noi chasti Severnogo Kavkaza. Avtoreferat diss. kand. biol. nauk* (Fauna, ecology and altitudinal patterns of distribution of earthworms (*Oligochaeta, Lumbricidae*) in central part of Northern Caucasus. Extended abstract of Candidate's of biological sciences thesis), Tolyatti: IEVB RAN, 2010, 20 p.
- Rapoport I.B., Novyi dlya fauny Kavkaza vid roda *Lumbricus (Oligochaeta, Lumbricidae)* (A new species of the genus *Lumbricus (Oligochaeta, Lumbricidae)*), *Zoologicheskii zhurnal*, 2005, Vol. 84, No. 8, pp. 1015–1016.
- Rapoport I.B., Vysotnoye raspredeleniye dozhdevykh chervei (*Oligochaeta, Lumbricidae*) v tsentral'noi chasti Severnogo Kavkaza (Vertical distribution of earthworms (*Oligochaeta, Lumbricidae*) in the central part of the North Caucasus), *Zoologicheskii zhurnal*, 2013, Vol. 92, No. 1, pp. 3–10.
- Rapoport I.B., Biotopicheskoye raspredeleniye dozhdevykh chervei (*Oligochaeta, Lumbricidae*) v Teberdinskoi zapovednoi territorii s naibolee vysokoi stepen'yu okhrany (Arkhyzskii uchastok, Severo-Zapadnyi Kavkaz) (Biotopic patterns in distribution of earthworms (*Oligochaeta, Lumbricidae*) in Teberda conservation area of highest protection (Arkhyz section, northwestern Caucasus)), *Sovremennye problemy osobo okhranyaemykh prirodnykh territorii regional'nogo znacheniya i puti ikh resheniya (Recent challenges and solutions in regional protected areas)*, Voronezh, 18 December 2014, Voronezh: Izd-vo VGU, 2014, pp. 214–218.
- Rapoport I.B., Zenkova I.V., Tsepkova N.L., Earthworm (*Oligochaeta, Lumbricidae*) populations of the Karasu River basin (Central Caucasus), *Biology Bulletin*, 2017, Vol. 44, No. 8, pp. 941–951.
- Scheu S., Linkages between tree diversity, soil fauna and ecosystem processes, In: *Forest diversity and function: Temperate and boreal systems* Berlin – Heidelberg: Springer, 2005, pp. 211–233 (401 p.).
- Scheu S., Falca M., The soil food web of two beech forests (*Fagus sylvatica*) of contrasting humus type: stable isotope analysis of a macro- and a mesofauna-dominated community, *Oecologia*, 2000, Vol. 123, No. 2, pp. 285–296.
- Seeber J., Seeber G.U.H., Kössler W., Langel R., Scheu S., Meyer E., Abundance and trophic structure of macro-decomposers on alpine pastureland (Central Alps, Tyrol): effects of abandonment of pasturing, *Pedobiologia*, 2005, Vol. 49, No. 3, pp. 221–228.
- Shalnev V.A., Jurin D.V., Drevnie oledeneniya i paleoglyatsial'nyi rel'ef Arkhyza (Ancient glaciation and paleoglyatsialny relief of Arkhyz), *Nauka. Innovatsii. Tekhnologii*, 2014, No. 3, pp. 127–136.
- Smirnova O.V., *Vostochnoevropeiskie lesa: istoriya v golo-tsene i sovremennost' (Eastern European forest in the Holocene and modern history)*, Moscow: Nauka, 2004, Vol. 1, 479 p.
- Smirnova O.V., *Vostochnoevropeiskie lesa: istoriya v golo-tsene i sovremennost' (Eastern European forest in the Holocene and modern history)*, Moscow: Nauka, 2004, Vol. 2, 575 p.
- Smirnova O.V., Toropova N.A., Potential ecosystem cover – a new approach to conservation biology, *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2016, Vol. 1, No. 1, 10.21685/2500-0578-2016-1-1

- Solomina O.N., Dolgova E.A., Maksimova O.E., *Rekonstruktsiya gidrometeorologicheskikh uslovii poslednikh stoletii na Severnom Kavkaze, v Krymu i na Tyan'-Shane po dendrokronologicheskim dannym* (Reconstruction of hydrology and weather of recent centuries in Northern Caucasus, Crimea and Tyan-Shan from dendrochronological data), Moscow – Saint-Petersbourg: Nestor-Istoriya, 2012, 231 p.
- Spirin V.A., Shirokov A.I., Osobennosti gumifikatsii valezha v nenarushennykh pikhtovo-elovykh lesakh Nizhegorodskoi oblasti (The features of the wood-decay in the virgin abies-fir forests from Nizhny Novgorod Region), *Mikologiya i fitopatologiya*, 2002, Vol. 36, No. 3, pp. 25–31.
- Tumadzhyanov I.I., *Lesnaya rastitel'nost' doliny Teberdy v svete poslednikovoi istorii razvitiya fitolandshaftov* (Forest vegetation in Teberfda valley: an aspect of postglacial records of phytolandscape evolution), Tbilisi: Institut Botaniki, 1947, 106 p.
- Vasilevich V.I., Bibikova T.V., El'niki kislichnye Evropeiskoi Rossii (Wood sorrel spruce forests in European Russia), *Botanicheskii zhurnal*, 2004, Vol. 89, No. 10, pp. 1573–1587.
- Vsevolodova-Perel' T.S., *Dozhdevye chervi fauny Rossii: Kadastr i opredelitel'* (Earthworms of Russian fauna: inventory and key), Moscow: Nauka, 1997, 101 p.
- Vsevolodova-Perel' T.S., Dopolnenie k faune dozhdevykh chervei (*Lumbricidae*) Severnogo Kavkaza (Addition to the fauna of earthworms (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*)), *Zoologicheskii zhurnal*, 2003, Vol. 82, No. 2, pp. 275–280.
- Wang L.K., Hung Y.-T., Li K.H., Vermicomposting process, In: *Biosolids treatment processes* Totowa: Humana Press, 2007, pp. 689–704 (820 p.).
- www.cepl.rssi.ru/bio/flora/main.htm, (2018, 15 March).
- www.cepl.rssi.ru/bio/forest, (2017, 08 November).
- Zaugol'nova L.B., Braslavskaya T.Y., *Metodicheskie podkhody k ekologicheskoi otsenke lesnogo pokrova v basseine maloi reki* (Methodical approaches to environmental assessment of forest cover in a small catchment), Moscow: Tovrishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2010, 383 p.