ПРОБЛЕМЫ КОЛИЧЕСТВЕННОЙ ОЦЕНКИ И УЧЕТА ФАУНИСТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ В ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ

А. П. Гераськина

Смоленский государственный медицинский университет, Россия, 214019, г. Смоленск, ул. Крупской, 28
E-mail: angersgma@gmail.com

PROBLEMS OF QUANTIFICATION AND ACCOUNTING FAUNAL DIVERSITY OF EARTHWORMS IN FOREST COMMUNITIES

A. P. Geraskina

Smolensk State Medical University, 28 Krupskaya street, Smolensk, 214019, Russia
E-mail: angersgma@gmail.com

Аннотация. Проблема количественной оценки дождевых червей состоит в том, что численность большей части почвенного населения рассчитывается на единицу объема, а численность дождевых червей на единицу площади. Это делает несравнимыми результаты оценки как количественных показателей населения дождевых червей в разных почвах, так и численности червей и других почвенных беспозвоночных. В данной работе представлен новый подход к фаунистическому и количественному учетам дождевых червей в лесных сообществах. Показано высокое значение обследования валежа при изучении населения дождевых червей. Обоснована методика количественной оценки люмбрицид, обитающих в почве и в валеже на единицу объема – 1 м³. Рассмотрены примеры расчетов численности дождевых червей на единицу объема – 1 дм³ при условии фактического обитания дождевых червей только в верхнем 10-см слое почвы или на 100 дм³ – в случае низкой численности червей. В темных хвойных лесах Печоро-Ильчского и Тебердинского заповедников выявлены наиболее благоприятные местообитания люмбрицид, выделены сообщества с их наибольшим видовым богатством и численностью.

Ключевые слова: дождевые черви, люмбрициды, методика, валеж, темных хвойных леса, объем почвы.

Для цитирования: Гераськина, А. П. Проблемы количественной оценки и учета фаунистического разнообразия дождевых червей в лесных сообществах / А. П. Гераськина // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2016. – Vol. 1 (2). – <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-2-4>

Abstract. The problem of quantifying earthworms is that the size of most part of the soil population is calculated per unit volume and the number of earthworms per unit area. This makes incomparable the results both of quantitative indicators of earthworm population in different soils and the number of worms and other soil invertebrates. This article presents a new approach to the faunistic and quantitative account of earthworms in forest communities. The significance of dead wood in the study of earthworm population is shown in the article. The article also presents the technique of quantitative evaluation of Lumbricidae that live in the soil and in the dead wood per unit volume – 1 m³. Examples of the number of earthworms per unit volume – 1 dm³, provided the actual habitat of earthworms is only in the upper 10-cm layer of soil or per unit volume 100 dm³ – in the case of a low number of earthworms, are considered in the article. In the dark coniferous forests of the Pechora-Ilych and Teberdinsky reserves the most favorable habitats of Lumbricidae were identified, communities with their highest species richness and abundance were identified.

Key words: earthworms, Lumbricidae, technique, dead wood, dark coniferous forests, the volume of soil.

For citation: Geraskina A.P. Problems of quantification and accounting faunal diversity of earthworms in forest communities. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2016;1(2). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-2-4>

Введение

Полноценный учет видового разнообразия беспозвоночных животных и определение численности, позволяющей сравнивать полученные данные в разных сообществах, –

важнейшие задачи практически всех почвенно-зоологических исследований. Комплексное изучение мезофауны в большинстве случаев включает важнейших почвообразователей – дождевых червей (сем. Lumbricidae), на примере которых в данной работе и рассматриваются

подходы количественного и фаунистического учетов беспозвоночных в лесных сообществах. Согласно большинству литературных данных, в хвойно-широколиственных лесах дождевых червей, как правило, меньше, чем в почве лугов, пашен и огородов [1, 2], а в хвойных лесах дождевые черви зачастую отсутствуют [3, 4]. Но всегда ли справедливы подобные заключения? Насколько объективны методы учета?

История изучения дождевых червей со времен Ч. Дарвина (1881) и В. Гензена (1887) [5, 6] до настоящего времени насчитывает около 130 лет. Сразу же возникла необходимость разработки методов учета дождевых червей. Поскольку жизнь люмбрицид в первую очередь связана с почвой, важная задача – извлечение дождевых червей из их основной среды обитания. Фактически сразу же первые исследователи предлагали метод раскопки и разбора почвенных монолитов. Но раскопка больших объемов почвы довольно затруднительна и в середине XX в. в поисках наименее трудоемкого метода ряд исследователей предложили использовать жидкости, раздражающие покровы дождевых червей, например растворы перманганата калия [7] и формалина [8, 9]. При использовании формалинового метода на площадку 0,5 м² заливали 30 л 0,5 % раствора формальдегида, что казалось «эффективным» для выгонки глубоко живущего норного вида *Lumbricus terrestris*, но из группы собственно-почвенных видов на поверхность выходили только 50 % особей. Очевидна непригодность данного метода, связанная с губительным действием активных химических веществ в первую очередь на микробиоту, мезофауну и растительность. Кроме того, химические методы так и не позволили получить точные количественные данные и оказались абсолютно не информативны при оценке вертикального распределения червей в почве.

Были предложены и электрические методы выгонки дождевых червей из почвы, например с использованием переносных индукционных машин: электроды индуктора помещают в землю, вращение ручки прибора создает индукционные удары электрического тока, которые и заставляют червей выйти на поверхность почвы [10]. Данный метод, как и химический, не дал точных количественных сведений о численности червей в почве.

Со второй половины XX в. в российской почвенно-зоологической школе основным методом количественного учета мезофауны становится метод раскопки и ручной разборки почвенных проб [11]. Согласно данному методу, выбираются пробные площадки, размеры которых определяются главным образом обилием червей в данном сообществе: чем выше плотность червей, тем меньше размер отдель-

ной пробы. Заселенность почвы червями оценивается по предварительным пробным раскопкам: если плотность червей высокая, как например на пастбищах [12], целесообразно брать пробы 25 см × 25 см, если низкая, т.е. в предварительных раскопках черви встречаются единично, то размер одной пробы должен составлять не менее 50 см × 50 см (а в некоторых случаях при очень низкой плотности червей 1 м × 1 м). Таких пробных площадок закладывают от 4 до 16 в одном сообществе. Первоначально обследуется подстилка, из которой выбираются все найденные черви, затем проводится послойная раскопка почвы до глубины встречаемости червей. Но в связи с тем, что норные виды обитают на глубине до 2 м и такая раскопка весьма затруднительна, чаще всего ограничиваются глубиной 40–50 см.

Несмотря на то, что при учете норных видов всегда имеет место определенная неточность, данный метод позволяет получить наиболее полные сведения о населении червей в почве. Исходя из предположения, что дождевые черви связаны с поверхностью почвы, общепринято, что расчеты численности и биомассы проводят на единицу площади: 1 м² или 1 га [1, 13–18]. Но такое утверждение может быть в определенной степени справедливо только для группы подстилочных видов. Почвенно-подстилочные черви (например, *Lumbricus rubellus*) обитают на глубине 2–10 см, почвенные (*Apporectodea caliginosa*, *A. rosea*) – 5–30 см, норные (*L. terrestris*, *Dendrobaena mariupoliensis*) – до 2 м.

В связи с тем, что деятельность люмбрицид не ограничивается поверхностью почвы, а колоссальная роющая активность осуществляется внутри почвы, справедливо предположить, что расчет численности и биомассы червей целесообразно проводить **в единице объема почвы** (1 дм³ или 1 м³). Например, если размер одной пробной площадки составляет 0,5 м × 0,5 м, глубина 0,5 м, то объем одной пробы будет 0,5 м × 0,5 м × 0,5 м = 0,125 м³. Таких пробных площадок должно быть не менее 8, что позволит получить объективные данные плотности дождевых червей в объеме почвы, равном 1 м³: 0,125 м³ × 8 = 1 м³.

Полученные данные позволяют сравнивать количественные результаты по плотности дождевых червей в разных типах почв, например в почвах с контрастными свойствами (черноземы в степях и подзолистые почвы в бореальных лесах), и с данными численности других почвенных беспозвоночных, учет которых производится в единице объема (микро- и нанофауна).

Цель работы – разработка объективной оценки количественного и фаунистического учетов дождевых червей в лесных сообществах.

Материал и методы

Полевой материал собран в темнохвойных лесах Печоро-Илычского (2012–2014 гг.) и Тебердинского заповедников (2014–2015 гг.). В Печоро-Илычском заповеднике были обследованы пять типов темнохвойного леса: елово-пихтарник крупнопоротниковый, пихто-ельник с березой чернично-зеленомошный, ельник с березой хвощево-сфагновый, пихто-ельник с березой бореально-высокотравный, пихто-ельник с березой нитрофильно-высокотравный [19].

В Тебердинском заповеднике были обследованы девять типов леса: буково-пихто-ельник высокотравно-мелкотравный (ущелье Домбай-Ульген), буково-пихто-ельник зеленомошный (долина р. Бадук), буковый лес с кленом и ясенем крупнопоротниковый (долина р. Б. Хатипара), буково-пихто-ельник крупнопоротниково-высокотравный (долина р. Хаджибей), пихто-ельник с буком и тисом зеленомошный (кордон Кептала), буково-пихто-ельник крупнопоротниковый (Русская поляна), пихто-ельник с буком зеленомошный (ущелье Гоначхир), пихто-ельник с буком высокотравно-мелкотравный (ущелье Алибек), пойменные леса – сероольшанники нитрофильно-высокотравные с преобладанием страусника, осок, камыша; и места стоянок зубров в Архызском участке заповедника: выпасаемый разнотравный-таволговый луг и пастбище зубров (временно огороженный зубропитомник) с преобладанием злаков и разнотравья.

Фаунистический учет дождевых червей в лесных сообществах

Прежде чем приступать к выполнению количественных учетов, необходимо провести так называемые фаунистические или качественные сборы дождевых червей, т.е. сбор червей без учета численности, что позволит предварительно определить степень заселенности червями почвы исследуемого сообщества и, возможно, найти некоторые виды, которые могут быть не обнаружены в почвенных пробах при количественном учете.

В Печоро-Илычском и Тебердинском заповедниках фаунистические сборы проводились в соответствии с общепринятыми подходами: червей собирали в разнообразных местах, благоприятных для их обитания, в местах с высокой влажностью субстрата и наличием пищевых ресурсов: лесная подстилка, навоз крупных животных, влажная почва, гниющие

пни и стволы деревьев, мхи на камнях, скалах, почве и валеже, приручевые и пойменные участки. В Тебердинском заповеднике особое внимание уделяли местам жизнедеятельности зубров: следам погрызов деревьев и травы и в особенности местам скопления экскрементов.

В целом видовое разнообразие сообщества оценивается по данным качественных (фаунистических) и количественных сборов различных местообитаний дождевых червей.

Регистрировали особенности местообитания, тип сообщества и затем идентифицировали видовой состав дождевых червей по определителю Т. С. Всеволодовой-Перель [20].

Методика количественной оценки дождевых червей в почве

За основу взята методика М. С. Гилярова – почвенной раскопки и ручного разбора почвенных проб. В каждом сообществе брали от 4 до 16 почвенных проб. Размер одной пробы в лесах Печоро-Илычского заповедника составлял 50 см × 50 см, глубина в среднем 40 см. В Тебердинском заповеднике: в лесных сообществах: 50 см × 50 см, глубина, как правило, – 20 см, на полянах и пастбищах зубров – 25 см × 25 см, глубина 30 см. Глубина проб зависела от мощности почвенного слоя, которая фактически и определяла глубину обитания червей в маломощных почвах предгорных и среднегорных лесов.

Так, в Печоро-Илычском заповеднике в обследованных темнохвойных лесах глубина обитания червей, как правило, составляет 40 см. Соответственно расчет объема пробы:

$$V_{\text{пр.1}} = 0,5 \text{ м} \times 0,5 \text{ м} \times 0,4 \text{ м} = 0,1 \text{ м}^3.$$

Необходимо взять 10 проб такого размера, чтобы получить реальные данные о численности люмбрицид в единице объема – 1 м³.

В Тебердинском заповеднике объем одной пробы в лесных сообществах составил

$$V_{\text{пр2}} = 0,5 \text{ м} \times 0,5 \text{ м} \times 0,2 \text{ м} = 0,05 \text{ м}^3;$$

на пастбище зубров:

$$V_{\text{пр3}} = 0,25 \text{ м} \times 0,25 \text{ м} \times 0,3 \text{ м} = 0,02 \text{ м}^3.$$

В связи с тем, что уменьшение размеров пробы приводит к необходимости увеличения числа пробных площадок (20 и 50 проб соответственно в нашем примере), которые необходимо отобрать для достоверной оценки численности животных в единице объема, равной 1 м³, считаем целесообразным в маломощных почвах или же в почвах, где реальная

глубина обитания червей не более 10 см, расчеты производить в кубических дециметрах. Тогда, учитывая, что $1 \text{ м}^3 = 1000 \text{ дм}^3$, $V_{\text{пр}2} = 0,5 \text{ м} \times 0,5 \text{ м} \times 0,2 \text{ м} = 0,05 \text{ м}^3 \times 1000 = 50 \text{ дм}^3$. $V_{\text{пр}3} = 0,25 \text{ м} \times 0,25 \text{ м} \times 0,3 \text{ м} = 0,02 \text{ м}^3 \times 1000 = 20 \text{ дм}^3$. Полученные данные объема пробы следует умножить на общее число отобранных пробных площадок, затем необходимо привести данные к единице измерения 1 дм^3 или при низкой плотности червей к 100 дм^3 .

Таким образом, при расчетах необходимо учитывать реальный объем каждой пробы (если глубина проб в одном сообществе различается, то объем каждой пробы рассчитывается отдельно).

В Печоро-Илычском заповеднике было обследовано $5,6 \text{ м}^3$ почвы в лесных сообществах, в Тебердинском заповеднике – 28 м^3 .

Методика количественного учета дождевых червей в валеже

В связи с тем, что в ходе фаунистических сборов в Печоро-Илычском заповеднике были

выявлены довольно большое разнообразие и высокая численность дождевых червей в гниющих стволах, была разработана методика количественного учета дождевых червей в валеже. Выбирали упавшие стволы *Picea obovata*, *Abies sibirica*, *Betula verucosa*, как правило, 2-й и 3-й стадий разложения и 2–4-й стадий зарастания [21, 22]. Измеряли диаметр стволов в нескольких участках и их длину. Червей выбирали из мхов, произрастающих на валеже, из слоя подстилки, из-под коры и из гниющей древесины. Разбор валежа производили, разбирая стволы до почвы. При расчете объема валежа использовали формулу $V = \pi r^2 h$, где r – средний радиус ствола; h – высота ствола. Полученные данные рассчитывались на единицу объема: 1 дм^3 или 1 м^3 .

По данной методике производили оценку населения дождевых червей валежа и в Тебердинском заповеднике, где обследовали стволы *Picea obovata*, *Abies sibirica*, *Fagus orientalis*, *Alnus incana* в основном 2–4-й стадии разложения и 2–3-й стадии зарастания (рис. 1).

Рис. 1. Разбор валежа *Abies sibirica*: 2-я стадия зарастания, 2-я стадия разложения (Тебердинский заповедник)

Всего было обследовано $22,5 \text{ м}^3$ валежа в Печоро-Илычском заповеднике и 150 м^3 в Тебердинском заповеднике.

Результаты и их обсуждение

В темнохвойных лесах Печоро-Илычского заповедника найдено семь видов дождевых червей (табл. 1). Расчет численности червей в почве произведен на 1 м^3 , большая часть люмбрицид обитала до глубины 40 см, поэтому объем одной пробы рассчитывался с учетом глубины 40 см. (материалы и методы). Для сопоставления и сравнения результатов населения дождевых червей двух типов

местообитаний, почвы и валежа, расчет численности червей в валеже также проведен на 1 м^3 .

В сообществах с высокой численностью червей в почве отмечена высокая численность червей и в валеже; это пихто-ельники с березой нитрофильно-высокотравные и бореально-высокотравные. В сообществах, где выявлена низкая численность червей в почве, в валеже обнаружено большее число и большее видовое разнообразие люмбрицид, чем в почве; это пихто-ельники с березой чернично-зеленомошный, чернично-долгомошно-сфагновый и елово-пихтарник крупнопоротниковый (см. табл. 1).

Таблица 1

Численность дождевых червей в почве и валеже темнохвойных лесов Печоро-Илычского заповедника (особей/м³)

Тип сообщества		Пихто-ельник с березой								Елово-пихтарник крупнопороотничковый	
		Нитрофильно- высокотравный		Бореально- высокотравный		Чернично- зеленомошный		Чернично- долгомошно- сфагновый			
Морфо-экологическая группа	Микросайт	почва	валеж	почва	валеж	почва	валеж	почва	валеж	почва	валеж
	Вид										
Подстилочные	<i>Dendrobaena octaedra</i>	1,3	4,9	3,8	4,6	—	1,1	—	10	—	0,7
	<i>Dendrodrilus rubidus tenuis</i>	1,8	3,3	4,8	3,1	1,0	2,0	0,5	1,0	—	1,4
	<i>Perelia diplotetratheca</i>	5,5	2,0	8,6	7,5	1,5	1,3	1,0	2,0	1,0	3,1
Почвенно- подстилочные	<i>Eisenia allavinyteae</i>	8,9	2,7	2,8	1,1	—	—	—	—	—	—
	<i>Eisenia nordenskioldi nordenskioldi</i>	5,0	1,5	2,0	1,3	—	—	—	—	+	—
Собственно-почвенные	<i>Aporrectodea caliginosa caliginosa</i>	—	—	—	0,1	—	—	—	—	—	—
	<i>Octolasion lacteum</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Lumbricidae juv. sp.</i>		3,9	2,3	2,0	2,1	—	—	0,7	—	—	—
	Всего	26,4	18,7	24,0	19,8	2,5	4,4	2,2	4,0	1,0	5,2

П р и м е ч а н и е: «-» вид не обнаружен; «+» вид найден в фаунистических сборах.

Представители группы мелких подстилочных видов обнаружены как в почве, так и валеже во всех обследованных сообществах. Из почвенно-подстилочных видов уральский эндемик *Perelia diplotetratheca* обитает во всех сообществах, он в сравнении с другими видами, имеет большую численность на единицу объема почвы и валежа. Крупные почвенно-подстилочные виды *Esenia atlavinyteae* и *E. nordenskioldi nordenskioldi* обитают только в высокотравных сообществах темнохвойного леса. Представители собственно-почвенной группы найдены единично: *Octolasion lacteum* в фаунистических сборах в переувлажненной почве нитрофильно-высокотравного пихто-ельника, *Apporectodea caliginosa caliginosa* в валеже *Picea obovata* 3-й стадии разложения.

Детальное обследование валежа в наших исследованиях позволило обнаружить большее разнообразие люмбрицид во всех исследуемых сообществах в сравнении с полученными ранее данными в этих типах леса [23]. По данным Т. С. Перель [15], в таежных лесах республики Коми обитают два вида люмбрицид, в результате наших исследований с учетом детального обследования валежа удалось обнаружить семь видов. В сфагновых и зеленомошных лесах дождевые черви (три вида) были обнаружены главным образом на валеже, в особенности в засушливый период. Согласно литературным данным, дождевые черви в таежных сфагновых лесах зачастую отсутствуют [4, 16].

В Тебердинском заповеднике обнаружено 16 видов сем. Lumbricidae. В почве от 180 экз./м³ (буково-пихто-ельник крупнопоротниковый)

до 360 экз./м³ (буково-пихто-ельник крупнопоротниково-высокотравный).

В валеже численность червей зависит главным образом от вида дерева и стадии разложения. Наибольшая численность червей в гниющих стволах *Fagus orientalis* (3-я стадия разложения) – 97 ± 19 особей/м³, ниже в валеже *Abies sibirica* (3-я стадия разложения) – 60 ± 8 особей/м³ и наименьшая – *Picea obovata* (3-я стадия разложения) – 45 ± 6 особей/м³. Чем выше стадия разложения, тем больше численность червей: в валеже *Abies sibirica* 2-й стадии разложения 38 ± 15 особей/м³, *Abies sibirica* 3-й стадии разложения 60 ± 8 особей/м³; в валеже *Picea obovata* 2-й стадии разложения 29 ± 9 особей/м³, *Picea obovata* 3-й стадии разложения 45 ± 6 особей/м³.

В большинстве лесных сообществ Тебердинского заповедника выявлены 5–6 одновременно обитающих видов люмбрицид, наибольшее видовое богатство отмечено в крупнопоротниково-высокотравных лесах и высокотравно-мелкотравных, где обнаруживается 8–10 видов с учетом обследования почвы, валежа и фаунистических сборов.

Во всех лесных сообществах Тебердинского заповедника, за исключением пойменных лесов, численность червей в валеже ниже, чем в почве и составляет порядка 100 экз./м³. В валеже представлены все морфо-экологические группы люмбрицид, как и в почве (рис. 2). Но в валеже выше численная доля подстилочных и почвенно-подстилочных видов, ниже – собственно-почвенных.

Рис. 2. Общая численность (особей/м³) и процентное соотношение различных групп дождевых червей в почве и валеже в лесных сообществах Тебердинского заповедника

В почве пойменных нитрофильно-высоко-
травных сероольшанников черви обнаружены
только в верхнем 10-см слое, поэтому числен-
ность рассчитывали в кубических дециметрах.
В этих лесах отмечены большая численность и
разнообразие червей в валеже ($0,092 \pm 0,026$ осо-
бей/дм³ или $9,2 \pm 2,6$ особей/100 дм³) в сравне-
нии с почвой ($0,046 \pm 0,018$ особей/дм³ или
 $4,6 \pm 1,8$ особей / 100 дм³). Например, в валеже

Alnus incana в Архызском участке было выяв-
лено большое количество крупных половозре-
лых червей *D. shmidtii shmidtii*, *E. fetida*,
A. jassyensis, которые преимущественно насе-
ляют почвы (рис. 3). Кроме того, обнаружен
представитель амфибиотической группы видов
Eiseniella tetraedra tetraedra, который найден
также и в почве этого сообщества.

а)

б)

Рис. 3. Lumbricidae под корой *Alnus incana* в пойменном лесу:
а – различные представители собственно-почвенной группы видов; б – *E. fetida*

Учеты дождевых червей в местах стоянок
зубров показали большую роль экскрементов
зубров в поддержании высокой численности поч-
венно-подстильного вида *L. rubellus* (рис. 4).
Численность *L. rubellus* на пастбище зубров со-
ставила 325 особей/м³, в то время как в почве
лесных сообществ, где следы деятельности
зубров не выражены, – от 3 до 30 особей/м³.
Как известно, наличие навоза на пастбищах для

некоторых видов, например для *L. rubellus*, мо-
жет заменить опад и способствует значитель-
ному увеличению численности [24, 25].
Численность всех видов люмбрицид была выше
на пастбищах зубров (общая численность до
1200 особей/м³), чем в лесных сообществах (не
более 350 особей/м³), за исключением группы
подстильных видов, которые на пастбище бы-
ли представлены единично.

Рис. 4. *L. rubellus* на пастбище зубров (Архызский участок Тебердинского заповедника)

Заключение

Лесные сообщества представляют разнообразные условия обитания и активной жизнедеятельности дождевых червей. Почва не единственная среда обитания люмбрицид. Большую роль в поддержании разнообразия играют места скопления растительной и животной органики, влажные участки, гниющая древесина, в деструкции которой активное участие принимают дождевые черви, как в северных, так и южных районах. При фаунистических учетах необходимо рассматривать как можно большее разнообразие местообитаний дождевых червей. Особенно важен поиск таких местообитаний в сообществах с обедненным населением дождевых червей или при неблагоприятных условиях – длительной засухе или избыточном увлажнении.

В темных лесах как в северных, так и южных регионах наибольшее видовое богатство люмбрицид отмечается в высокотравных

сообществах, поэтому при комплексной оценке фауны необходимо детальное изучение высокотравных лесов.

Полученные результаты с использованием методики расчета количественных показателей населения дождевых червей в 1 м³ позволяют объективно представлять данные с учетом не только площади поверхности почвы, но и глубины обитания большей части дождевых червей. Активная деятельность люмбрицид, как важнейших почвообразователей, происходит не только на поверхности почвы, но и на большой глубине, где высока активность собственно-почвенных видов, которые являются вторичными гумусопотребителями, активно передвигаются, рыхлят почву, и также норных видов, преодолевающих расстояние до 2 м во время вертикальных миграций на поверхность почвы и внутрь своих нор.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (№16-04-00395 А).

Список литературы

1. Атламинте, О. П. Экология дождевых червей и их влияние на плодородие почвы в Литовской ССР / О. П. Атламинте. – Вильнюс : Мокслас, 1975. – 202 с.
2. Матвеева, В. Г. Почвенная мезофауна пойменных лугов в разных зонах европейской части СССР : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Матвеева В. Г. – М., 1972. – 17 с.
3. Коробейников, Ю. И. Дождевые черви в почвах лесов Ильменского заповедника / Ю. И. Коробейников // Проблемы почвенной зоологии. – Минск, 1978. – С. 118–119.
4. Reynolds, J. W. The distribution of earthworms (Annelide, Oligochaeta) in North America / J. W. Reynolds // Megadrilogica. – 1995 – Vol. 1. – P. 1–6.
5. Darwin, C. The formation of vegetable mould through the action of worms with observations of their habits / C. Darwin. – London : Murray, 1881. – 298 p.
6. Hansen, V. Die Tätigkeit des Regenwurms (*Lumbricus terrestris*) für die Fruchtbarkeit des Erdbodens / V Hansen // Zt. wiss. Zool. – 1877. – Bd. 28 (3). – S. 354–364.
7. Evans, A. Studies on the relationships between earthworms and soil fertility / A. Evans, W. Guild // Ann. Appl. Biol. – 1947. – Vol. 34. – P. 307–330.
8. Raw, F. Estimating earthworms population using formalin / F Raw // Nature. – 1959. – Vol. 184. – P. 1661–1662.
9. Zicsi, A. Progress in Soil Zoology / A. Zicsi, P. W. Murphy (ed.). – London : Butterworth, 1962. – P. 68–74.
10. Бродский, А. Л. Исследования по фауне почв / А. Л. Бродский // Труды группы почвенной зоологии Комитета наук УзССР. – Ташкент : Изд. Комитета наук УзССР, 1937. – 68 с.
11. Методы почвенно-зоологических исследований / под ред. М. С. Гилярова. – М. : Наука, 1975. – 281 с.
12. Антощенко, В. Ф. Изменение фауны почв под влиянием пастбищного режима : дис. ... канд. биол. наук / Антощенко В. Ф. – М., 1985. – 140 с.
13. Зражевский, А. И. Дождевые черви как фактор плодородия лесных почв / А. И. Зражевский. – Киев : АН Укр. ССР, 1957. – 270 с.
14. Малевич, И. И. Некоторые особенности распространения дождевых червей в районах полелазитного лесоразведения / И. И. Малевич // Ученые записки МГПИ. – 1954. – Т. 28. – С. 5–32.
15. Перель, Т. С. Почвенное население ельников южной тайги и его изменение в связи с рубкой леса и при смене пород / Т. С. Перель // Педобиология. – 1965. – Т. 5. – С. 102–121.
16. Перель, Т. С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР / Т. С. Перель. – М. : Наука, 1979. – 272 с.
17. Bouche, M. B. Lombriciens de France. Ecologie et systematique / M. B. Bouche. – Paris : Inst. Recherche Agron, 1972. – 762 p.
18. Pizl, V. Earthworm succession in afforested colliery spoil heaps in the Sokolov Region, Czech Republic / V. Pizl // Restoration Ecology. – 2001. – Vol. 9 (4). – P. 359–364.
19. Гераськина, А. П. Население дождевых червей (*Lumbricidae*) в основных типах темных лесов Печоро-Ильчского заповедника / А. П. Гераськина // Зоологический журнал. – 2016. – Т. 95 (4). – С. 394–405.

20. Всеволодова-Перель, Т. С. Дождевые черви фауны России. Кадастр и определитель / Т. С. Всеволодова-Перель. – М. : Наука, 1997. – 101 с.
21. Луговая, Д. Л. Микромозаичная организация и фитомасса напочвенного покрова в основных типах темнохвойных лесов Печоро-Илычского заповедника / Д. Л. Луговая, О. В. Смирнова, М. В. Запрудина, А. А. Алейников, В. Э. Смирнов // Экология. – 2013. – № 1. – С. 3–10.
22. Пространственная неоднородность почвенно-растительного покрова темнохвойных лесов в Печоро-Илычском заповеднике / О. В. Смирнова, А. А. Алейников, А. А. Семиколенных, А. Д. Бовкунов, М. В. Запрудина, Н. С. Смирнов // Лесоведение. – 2011. – № 6. – С. 67–78.
23. Шашков, М. П. Население дождевых червей темнохвойных лесов нижней части бассейна реки Большая Порожная (приток реки Печора) / М. П. Шашков, И. О. Камаев // Труды Печоро-Илычского заповедника. – 2010. – Вып. 16. – С. 204–207.
24. Антощенко, В. Ф. Дождевые черви в луговых почвах как показатели режима использования пастбищ / В. Ф. Антощенко, М. И. Василевский, Л. Ф. Наскина // Экология – 1980. – № 3. – С. 77–82.
25. James, S. W. Localized dynamics of earthworm populations in relation to bison dung in North American tallgrass prairie / S. W. James // Soil Biology and Biochemistry. – 1992 – Vol. 24. – P. 1471–1476.

References

1. Atlavinitė O. P. *Jekologija dozhdevykh chervej i ih vlijanie na plodorodie pochvy v Litovskoj SSR* [Ecology of earthworms and their influence on the soil fertility in the Lithuanian SSR]. Vil'njus: Mokslas, 1975, 202 p.
2. Matveeva V. G. *Pochvennaja mezofauna pojmenykh lugov v raznykh zonah evropejskoj chasti SSSR: avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Soil mesofauna of bottomland meadows in different zones of USSR European part]. Moscow, 1972, 17 p.
3. Korobejnikov Ju. I. *Problemy pochvennoj zoologii* [Problems of soil zoology]. Minsk, 1978, pp. 118–119.
4. Reynolds J. W. *Megadriologica*. 1995, vol. 1, pp. 1–6.
5. Darwin C. *The formation of vegetable mould through the action of worms with observations of their habits*. London: Murray, 1881, 298 p.
6. Hansen V. *Zt. wiss. Zool.* 1877, vol. 28 (3), pp. 354–364.
7. Evans A., Guild W. *Ann. Appl. Biol.* 1947, vol. 34, pp. 307–330.
8. Raw F. *Nature*. 1959, vol. 184, pp. 1661–1662.
9. Zicsi A., Murphy P. W. (ed.) *Progress in Soil Zoology*. London: Butterworth, 1962, pp. 68–74.
10. Brodskij A. L. *Trudy gruppy pochvennoj zoologii Komiteta nauk UzSSR* [Proceedings of the soil zoology group of the Uzbek SSR science committee]. Tashkent: Izd. Komiteta nauk UzSSR, 1937, 68 p.
11. *Metody pochvenno-zoologicheskikh issledovanij* [Methods of soil zoology research]. Ed. by M. S. Giljarova. Moscow: Nauka, 1975, 281 p.
12. Antoshchenkov V. F. *Izmenenie fauny pochv pod vlijaniem pastbishnogo rezhima: dis. kand. biol. nauk* [Changes in the soil fauna under the influence of pasture-animal regime: thesis of the Candidate of Biological Sciences]. Moscow, 1985, 140 p.
13. Zrazhevskij A. I. *Dozhdevye chervi kak faktor plodorodija lesnykh pochv* [Earthworms as a factor of fertility of forest soil]. Kiev: AN Ukr. SSR, 1957, 270 p.
14. Malevich I. I. *Uchenye zapiski MGPI* [Proceedings of MSPI]. 1954, vol. 28, pp. 5–32.
15. Perel' T. S. *Pedobiologija* [Pedagogical biology]. 1965, vol. 5, pp. 102–121.
16. Perel' T. S. *Rasprostranenie i zakonomernosti raspredelenija dozhdevykh chervej fauny SSSR* [Distribution and distribution regularities of earthworms in the USSR fauna]. Moscow: Nauka, 1979, 272 p.
17. Bouche M. B. *Lombriciens de France. Ecologie et systematique*. Paris: Inst. Recherche Agron, 1972, 762 p.
18. Pizl V. *Restoration Ecology*. 2001, vol. 9 (4), pp. 359–364.
19. Geras'kina A. P. *Zoologicheskij zhurnal* [Zoological Journal]. 2016, vol. 95 (4), pp. 394–405.
20. Vsevolodova-Perel' T. S. *Dozhdevye chervi fauny Rossii. Kadastr i opredelitel'* [Earthworms of Russian fauna: register and identification guide]. Moscow: Nauka, 1997, 101 p.
21. Lugovaja D. L., Sмирнова O. V., Zaprudina M. V., Alejnikov A. A., Sмирнов V. Je. *Jekologija* [Ecology]. 2013, no. 1, pp. 3–10.
22. Sмирнова O. V., Alejnikov A. A., Semikolennykh A. A., Bovkunov A. D., Zaprudina M. V., Sмирнов N. S. *Lesovedenie* [Forest science]. 2011, no. 6, pp. 67–78.
23. Shashkov M. P., Kamaev I. O. *Trudy Pechoro-Ilychskogo zapovednika* [Proceedings of the Pechora-Ilych Reserve]. 2010, iss. 16, pp. 204–207.
24. Antoshchenkov V. F., Vasilevskij M. I., Nasekina L. F. *Jekologija* [Ecology]. 1980, no. 3, pp. 77–82.
25. James S. W. *Soil Biology and Biochemistry*. 1992, vol. 24, pp. 1471–1476.