RUSSIAN JOURNAL OF ECOSYSTEM ECOLOGY Vol. 3 (4), 2018

УДК 574.472 *581.552*592* 599.6/.73 DOI 10.21685/2500-0578-2018-4-4 ORIGINAL RESEARCH Open Access

ВЛИЯНИЕ РЕИНТРОДУКЦИИ ЗУБРОВ НА КОМПЛЕКСЫ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «ОРЛОВСКОЕ ПОЛЕСЬЕ»

А. П. Гераськина

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Россия, 117997, г. Москва, ул. Профсоюзная, 84/32;
Московский педагогический государственный университет, Россия, 129164, г. Москва, ул. Кибальчича д. 6, корп. 5
E-mail: angersgma@gmail.com

Л. Л. Киселева

ФГБУ Национальный парк «Орловское Полесье»,
Россия, 303943, Орловская область, Хотынецкий район, пос. Жудерский, ул. Лесная, 1
E-mail: llkiseleva@yandex.ru

А. П. Карпачев

ФГБУ Национальный парк «Орловское Полесье»,
Россия, 303943, Орловская область, Хотынецкий район, пос. Жудерский, ул. Лесная, 1
E-mail: orlpolesie@mail.ru

М. Н. Абадонова

ФГБУ Национальный парк «Орловское Полесье»,
Россия, 303943, Орловская область, Хотынецкий район, пос. Жудерский, ул. Лесная, 1
E-mail: orlpolesie@mail.ru

BISON REINTRODUCTION INFLUENCE ON THE EARTHWORMS COMPLEXES OF THE NATIONAL PARK «ORLOVSKOEY POLESYE»

A. P. Geraskina

Center for Ecological Problems and Productivity of Forests Russian Academy of Sciences,
84/32 Profsoyuznaya street, Moscow, 117997, Russia;
Moscow Pedagogical State University, 6 Kibalchicha street, Moscow, 129164, Russia
E-mail: angersgma@gmail.com

L. L. Kiseleva

FGBU National Park «Orlovskoye polesye», 1 Lesnaya street, Zhudersky Village, Khotynetsky district, Orel Region, 303943, Russia
E-mail: llkiseleva@yandex.ru

A. P. Karpachev

FGBU National Park « Orlovskoye polesye», 1 Lesnaya street, Zhudersky Village, Khotynetsky district, Orel Region, 303943, Russia
E-mail: orlpolesie@mail.ru

M. N. Abadonova

FGBU National Park « Orlovskoye polesye», 1 Lesnaya street, Zhudersky Village, Khotynetsky district, Orel Region, 303943, Russia
E-mail: orlpolesie@mail.ru

Аннотация. *Актуальность и цели.* В настоящее время в РФ в заповедниках и национальных парках активно проводится реинтродукция европейского зубра – мощного средопреобразователя, оказывающего существенное воздействие на растительный и почвенный покров. Данное исследование посвящено оценке влияния разной плотности зубров на комплексы дождевых червей в лесных сообществах национального парка «Орловское Полесье», где обитает вторая по численности в мире вольноживущая группировка зубров. *Материалы и методы.* Анализ современного распределения зубров по территории национального парка «Орловское Полесье» проведен на основе данных дистанционных методов и построения карт плотности. Почвенно-зоологические исследования и геоботанические описания выполнены стандартными методами. *Результаты.* Сопоставление полученных списков видов растений с литературными данными по кормовым видам зубров показывает, что кормовая база «Орловского полесья» соответствует потребностям зубров. В лесных сообществах преобладают светолюбивые неморальные элементы флоры, которые составляют большую часть пищевого рациона зубров. *Выводы.* Установлено, что в лесных сообществах на суглинистых почвах увеличение плотности зубров на подкормочных площадках положительно влияет на формирование полночленного комплекса дождевых червей, представленного четырьмя морфо-экологическими группами, наибольшей численностью и биомассой. На супесчаных почвах независимо от плотности зубров на подкор-

© 2018 Гераськина А. П., Киселева Л. Л., Карпачев А. П., Абадонова М. Н. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии *Creative Commons Attribution 4.0 International License* (http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

мочных площадках – комплекс дождевых червей неполночленный, численность и биомасса низкие, кроме того, на поверхности почвы скапливаются неразложившиеся экскременты зубров, что свидетельствует о недостаточности трофического блока копрофагов и детритофагов.

Ключевые слова: зубр, фитофаги, сапрофаги, дождевые черви, растительные сообщества, кормовая база, реинтродукция.

Для цитирования: Гераськина, А. П. Влияние реинтродукции зубров на комплексы дождевых червей национального парка «Орловское Полесье» / А. П. Гераськина, Л. Л. Киселева, А. П. Карпачев, М. Н. Абадонова // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2018. – Vol. 3 (4). https://doi.org/10.21685/2500-0578-2018-4-4

Absract. Currently in the Russian Federation in the reserves and national parks the reintroduction of the European bison- a powerful transducer that has a significant effect on vegetation and soil cover – is actively being carried out. This study is devoted to the assessment of the effect of different bison densities on earthworm complexes in the forest communities of the national park «Orlovskoye polesye», where they are the world's second largest free-living group of bisons. Analysis of the current distribution of bison on the territory of the national park «Orlovskoye polesye» was carried out on the basis of remote sensing data and density maps. Soil-zoological investigations and geobotanical descriptions were performed by standard methods. Comparison of the obtained lists of plant species with literature data of fodder species of bison shows that the feeding base of the « Orlovskoye polesye « corresponds to the trophic needs of the bisons. In forest communities the photophilous forest flora is predominate, which constitutes the bulk of the bisons' diet. It has been established that in forest communities on loamy soils the increase in the density of bison on feeding grounds positively influences the formation of a full-grown complex of earthworms represented by four morpho-ecological groups, the largest numbers and biomass. On sandy loamy soils, regardless of the density of bison on feeding grounds, the complex of earthworms is incomplete, the numbers and biomass are low, in addition, on the soil surface the undecomposed excrement of bisons is accumulated, which indicates a deficiency in the trophic block of coprophages and detritophages.

Key words: bison, phytophagous, saprophagous, earthworms, plant communities, fodder base, reintroduction.

For citation: Geraskina A.P., Kiseleva L.L., Karpachev A.P., Abadonova M.N. Bison reintroduction influence on the earthworms complexes of the national park «Orlovskoey Polesye». Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2018;3(4). (In Russ.). Available from: https://doi.org/10.21685/2500-0578-2018-4-4

Введение

Несмотря на давно известную роль почвенной биоты в деструкции органического вещества и влияние на продуктивность растительных сообществ их взаимосвязи до сих пор рассматриваются явно недостаточно [1–4]. Органическое вещество, заключенное в листовой, стволовой и корневой опад, становится источником углерода для почвенных сапрофагов [5–6]. Комплексные исследования доказывают, что функциональное и таксономическое разнообразие почвенного блока – основные движущие силы потоков углерода в лесных экосистемах [7]. Среди сапрофагов выделена функциональная группа «экосистемных инженеров» – крупных беспозвоночных, особенно сильно преобразующих среду обитания, к которым относятся дождевые черви, термиты и муравьи [8–11]. В лесах Европейской части России в почвообразовании наибольшее значение из группы экосистемных инженеров принадлежит дождевым червям. Дождевые черви обеспечивают минерализацию органического вещества, перемешивание веществ внутри почвы, формирование почвенных агрегатов и увеличение порозности почв (до 50–60 % от общего объема почв), повышение доступности элементов минерального питания для растений и микроорганизмов. Известно, что экскременты крупных фитофагов служат дополнительным питательным ресурсом почвенным беспозвоночным, в том числе и ключевым почвообразователям – дождевым червям [12–16], выпас способствует развитию и устойчивости почвенных трофических сетей и поддержанию экосистемных функций почв [17]. При этом влияние крупных фитофагов на почвенную фауну, как правило, оценивается на открытых пространствах: лугах и пастбищах с разными формами выпаса [13–15, 18–21]; в степях и саваннах [17, 22–25]. Исследований по изменению почвенной фауны в лесах в связи с деятельностью крупных фитофагов очень мало [26, 27].

Поскольку в настоящее время в заповедниках и национальных парках РФ активно проводят реинтродукцию такого мощного средопреобразователя, как зубр европейский, целесообразно выделить в них модельные участки и планировать мониторинг наземной и почвенной биот лесного покрова. В европейской России самая большая вольноживущая группировка зубров, вторая по численности в мире сформирована на базе национального парка «Орловское Полесье» [28], это и предопределило выбор модельного объекта для начала исследований.

Цель: оценить влияние разной плотности зубров в лесных сообществах на ключевых почвообразователей – дождевых червей.

Задачи:

1) анализ современного распределения зубров по территории национального парка «Орловское Полесье»;

2) оценка типов растительных сообществ как кормовой базы зубров;

3) оценка комплексов ключевых почвообразователей – дождевых червей – в лесных сообществах с подкормочными площадками зубров.

Материал и методы исследования

Оценка современного распределения зубров по территории национального парка «Орловское Полесье» проведена по данным многолетнего мониторинга (2003–2017 гг.) с использованием спутникового (телеметрического) оборудования и устройств GPS-сопровождения. Для обитающих на территории Орловской области трех агрегаций зубров – северной, центральной и южной (рис. 1) – на основе данных числа особей и времени их пребывания в конкретных кварталах лесничеств в течение года построены карты плотности. По результатам анализа карт плотности выбраны растительные сообщества, посещаемые зубрами (опытные участки) и не посещаемые зубрами (контрольные участки).

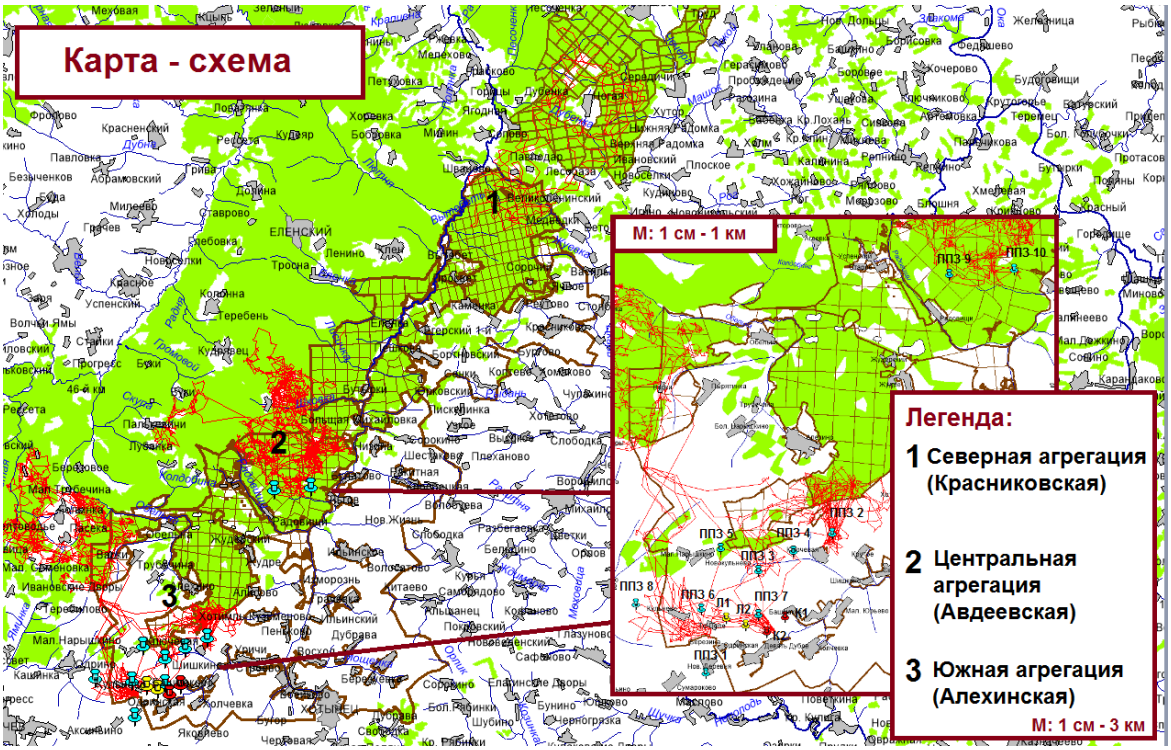

Рис. 1. Треки сезонных кочевок зубров по данным GPS-ошейников и точки геоботанических описаний и учетов дождевых червей на территории национального парка «Орловское Полесье»: ППЗ – подкормочные площадки зубров; К – контрольные лесные участки, не посещаемые зубрами; Л – луговые участки, не посещаемые зубрами

Fig.1. Tracks of seasonal migrations of bison according to GPS-collars and geobotanical descriptions and counting of earthworms in the territory of the national park "Orlovskoye Polesye": ППЗ – feeding grounds of bison; K – control forest areas not visited by bison; Л – meadow plots not visited by bison

Среди лесных сообществ, посещаемых зубрами центральной и южной агрегаций, были выбраны 10 участков с подкормочными площадками для зубров (далее ППЗ) (см. рис. 1). Подкормочные площадки зубров южной агрегации: ППЗ 1–10. Подкормочные площадки зубров центральной агрегации: ППЗ 9, 10.

На основе анализа карт плотности лесные сообщества, посещаемые зубрами условно разделены на три группы: сообщества с низкой, средней и высокой плотностью зубров в течение года (рис. 2–4). К сообществам с низкой плотностью зубров относятся ППЗ 7, 10 (центральная и южная агрегации зубров); со средней – ППЗ 1–4, 6, 8 (центральная агрегация зубров), с высокой – ППЗ 5, 9 (центральная и южная агрегации зубров).

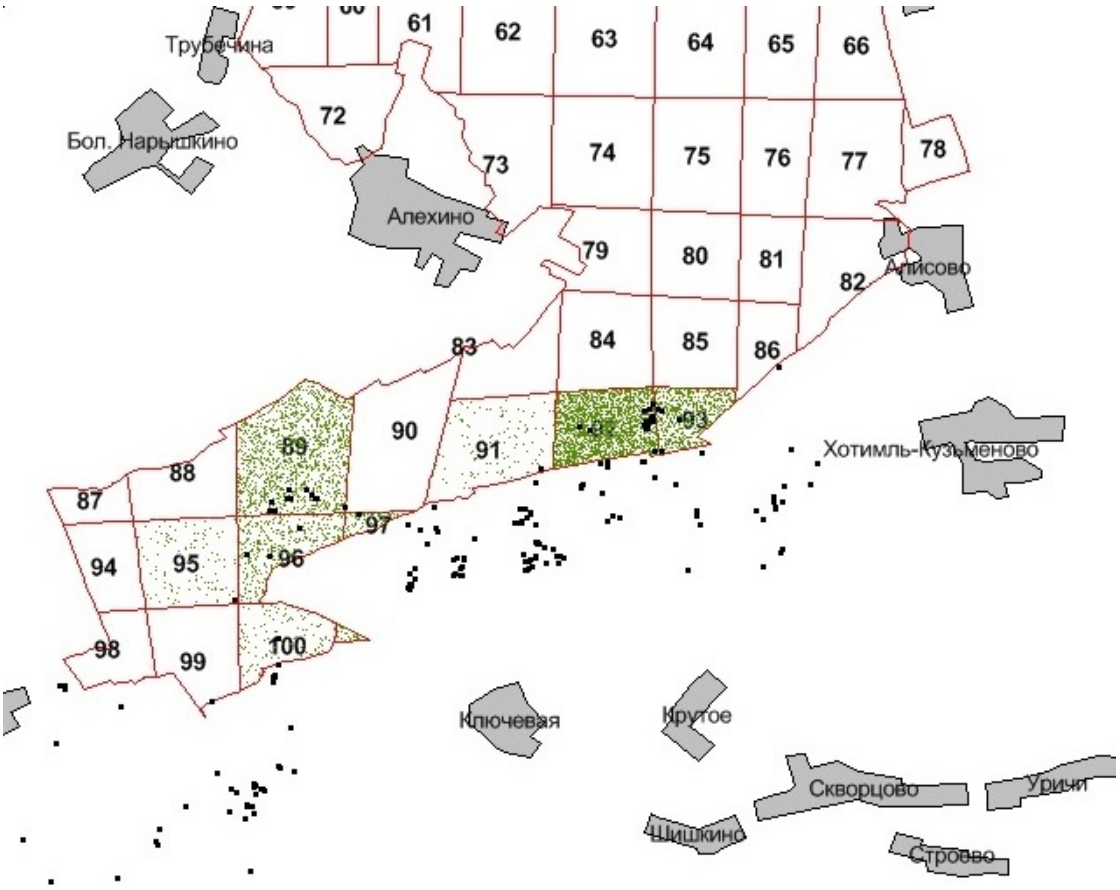

Рис. 2. Карта плотности зубров южной (Алехинской) агрегации (ППЗ 1)
в осенне-зимний период (пример низкой плотности зубров)

Fig. 2. Density map of bison of southern (Alekhin) aggregation (ППЗ 1)
in autumn-winter period (example of low density of bison)

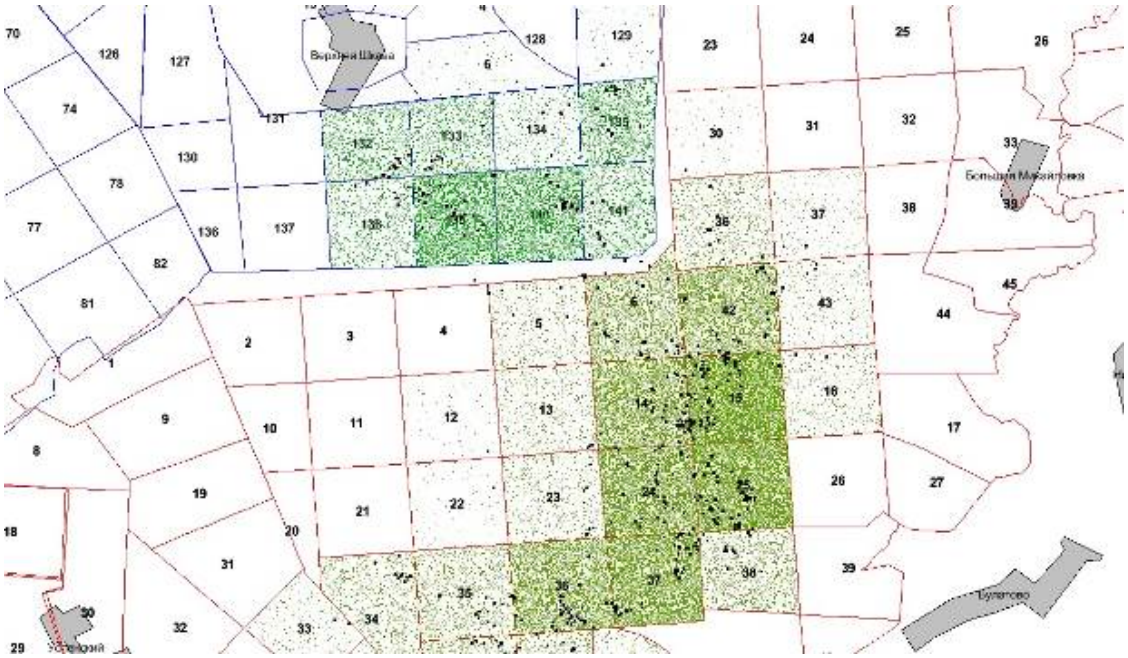

Рис. 3. Карта плотности зубров центральной агрегации (ППЗ 4)
в осенне-зимний период (пример средней плотности зубров)

Fig. 3. Density map of bison of central aggregation (ППЗ 4)
in autumn-winter period (example of average density of bison)

Рис. 4. Карта плотности зубров центральной агрегации (ППЗ 5)
в осенне-зимний период (пример высокой плотности зубров)

Fig. 3. Density map of bison of central aggregation (ППЗ 5)
in autumn-winter period (example of high density of bison)

Растительные сообщества, не посещаемые зубрами: разнотравно-злаковые луга на месте заброшенных пастбищ (Л 1, 2) дубово-мелколиственный лес – Тургеневское лесничество, 67–68 квартал (К 1, 2).

Учеты дождевых червей проведены путем раскопки и ручного разбора почвенных проб [29]. На каждой пробной площади взято по 8 проб размером 50 × 50 × 50 см. При разборе проб отдельно проводились учеты в основных местообитаниях дождевых червей: листовой подстилке, непосредственно в почве (глубина до 50 см) и при наличии – в мертвой древесине (валеже) и экскрементах зубров. Обследован валеж 2–3 стадий разложения [30] и экскременты зубров 1–4 стадий разложения: 1 стадия – свежие экскременты, как правило, твердой консистенции, коричневого цвета, хорошо отличимы от почвы; 2 стадия – полуперепревшие экскременты рыхлой консистенции коричневого цвета, хорошо отличимы от почвы (потеря первоначальной массы 30 %); 3 стадия – перепревшие экскременты, рыхлой консистенции, темно-коричневого цвета, слабо отличимы от почвы (потеря первоначальной массы 50 %), 4 стадия – экскременты рыхлой консистенции, темные, почти черного цвета, слабо отличимы от гумусового горизонта почвы (потеря первоначальной массы 75 %) [31].

Всего собрано 970 особей дождевых червей. Дождевые черви зафиксированы в 95 % спирте. Видовая принадлежность установлена по определителю Т. С. Всеволодовой-Перель [32]. Морфо-экологические группы приведены согласно классификации Т. С. Перель [33]. Кроме сборов дождевых червей проведены фаунистические учеты насекомых. Идентификация насекомых проведена до семейств с помощью определителя Н. Н. Плавильщикова [34], номенклатура приведена в соответствии с каталогом палеоарктических жесткокрылых [35].

Геоботанические описания (14 ед.) выполнены на пробных площадях 20 × 20 м, обработка материала проведена по стандартным методикам [36].

На основе эколого-ценотической классификации выделены следующие группы сосудистых растений: неморальные деревья (NmTree); бореальные деревья (BrTree); неморальные травы: средние (Nmh), высокие (NmH) и крупные папоротники (NmFern); бореальные травы: мелкие (Brh), высокие (BrH) и папоротники (BrFern); луговые травы (MFr); боровые травы (Pnh). Другие виды, доля которых невелика, объединены в группу прочие виды (NmShr – неморальные кустарники; BrShr – бореальные кустарники; St – степные виды; Al – алювиальные виды; BrDw – боровые кустарнички; NtShr – нитрофильные кустарники; Pndw – боровые кустарники) [37].

Типы почв приведены согласно Классификации почв России [38].

Статистическая обработка данных проведена с помощью программы Microsoft Excel 7.0. Для выявления статистически значимых различий при сравнении независимых выборок использован непараметрический критерий Манна – Уитни. Для оценки разнообразия дождевых червей применен индекс Бергера-Паркера.

Результаты

Распределение зубров на территории национального парка «Орловское Полесье»

Сравнение границ участков, посещаемых зубрами с 2003–2004 гг., с данными, получен-

ными в 2011–2013 гг. (телеметрические ошейники) и 2013–2017 гг. (GPS-ошейники), показывает, что территории, посещаемые зубрами северной и центральной агрегаций, остаются постоянными, и только южная агрегация расширяет свою территорию (до западной границы Карачевского заказника).

Анализ карт плотности зубров по сезонам показал, что в зимний период (конец ноября – конец марта) животные дислоцируются на территориях подкормочных пунктов: центральная агрегация – Авдеевская поляна (в окрестностях населенного пункта Булатово), южная агрегация – деревня Луговая.

В весенне-летний период животные южной агрегации концентрируются в окрестностях населенных пунктов: Малая Трубечина, Ляды, Голынка, Суханка, Пасека, Красавица, Малая Семеновка (Брянская область). Их ядра (длительно существующие группировки) формируются на территории Брянской области (в окрестностях населенных пунктов Пасека (N35.04339° E53.25525°) и Ляды (N35.09394° E53.29177°) и перемещаются на небольшие расстояния.

В весенне-летний период ядра центральной агрегации формируются в Калужской области, в окрестностях населенных пунктов Зелёные лужи (N35.3553° E53.3713°) и Верхняя Шкава (N35.3614° E53.3567°).

В тот же период ядра северной агрегации находятся на территории Калужской области, которая относится к охранной зоне национального парка «Орловское полесье» и заповедника «Калужские засеки». Крайняя северная точка их кочевок – населенный пункт Павлодар (N35.67070° E53.52869°).

Таким образом, на территории национального парка «Орловское Полесье» зубры находятся в осенне-зимний период и приурочены к подкормочным площадкам, а в весенне-летний период происходят кочевки большей части популяции зубров в Брянскую и Калужскую области.

Растительные сообщества

Растительные сообщества с подкормочными площадками зубров и сообщества, не посещаемые зубрами, включают четыре типа:

1) елово-мелколиственные бореально-неморальные леса (ППЗ 1, 7);

2) дубово-мелколиственные неморальные леса (ППЗ 8–10; К 1, 2) (рис. 5);

3) сосновое редколесье неморальное (ППЗ 2–6, среди которых ППЗ 5 – посадки сосны на бывшем поле) (рис. 6);

4) злаково-разнотравные луга на территории бывших пастбищ (Л 1, 2).

Рис. 5. Дубово-мелколиственный лес неморальный (ППЗ 9)

Fig. 5. Oak-small-leaved nemoral forest (ППЗ 9)

Рис. 6. Сосновое редколесье неморальное (ППЗ 2)

Fig.6. Pine nemoral sparse forest (ППЗ 2)

Общий список сосудистых растений всех обследованных сообществ включает 111 видов (табл. 1).

Исследованные лесные сообщества представлены видами основных эколого-ценотических групп (рис. 7), характерными для лесов Северной Евразии, что соответствует результатам, полученным ранее при оценке кормовых ресурсов зубров [39, 40].

Таблица 1

Table 1

Кормовой ресурс зубров части территории НП «Орловское Полесье»

Forage resources of bison of the part of the territory "Orlovskoye Polesye" National Park

Вид	Семейство	ЭЦГ	Типы сообществ				
			Посещаемые зубрами			Не посещаемые зубрами	
			Елово-мелколиственные	Сосновые редколесья	Дубово-мелколиственные	Дубово-мелколиственные	Разнотравно-злаковые луга
1	2	3	4	5	6	7	8
1. Acer platanoides L	Sapindaceae	NmTree	+				
2. Achillea millefolium L.	Astraceae	MFr		+			+

Продолжение табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8
3. Adoxa moschatellina L.	Adoxaceae	Nmh				+	
4. Aegopodium podagraria L.	Apiaceae	Nmh	+	+	+	+	
5. Ajuga reptans L.	Lamiaceae	Nmh		+		+	
6. Anemone nemorosa L.	Ranunculaceae	Nmh			+		
7. Anemone ranunculoides L.	Ranunculaceae	Nmh	+	+	+		
8. Angelica sylvestris L.	Apiaceae	NmH		+			
9. Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm.	Apiaceae	NmH		+			
10. Artemisia absinthium L.	Astraceae	MFr					+
11. Artemisia campestris L.	Astraceae	MFr					+
12. Asarum europaeum L.	Aristolochiaceae	Nmh	+	+	+	+	
13. Berteroa incana (L.) DC.	Brassicaceae	MFr					+
14. Betula pendula Roth.	Betulaceae	BrTree	+	+	+	+	
15. Bromopsis inermis (Leyss.) Holub	Poaceae	MFr		+	+		+
16. Calamagrostis arundinacea (L.) Roth	Poaceae	BrH	+	+			
17. Calamagrostis epigeios (L.) Roth	Poaceae	PnEg		+			
18. Campanula patula L.	Campanulaceae	MFr					+
19. Carduus acanthoides L.	Astraceae	PnEg					+
20. Carex digitata L.	Cyperaceae	Nmh		+		+	
21. Carex pilosa L.	Cyperaceae	Nmh	+	+	+	+	
22. Centaurea jacea L.	Astraceae	MFr					+
23. Chrysosplenium alternifolium L.	Saxifragáceae	Nth		+	+		
24. Convallaria majalis L.	Liliaceae	Nmh		+			
25. Corydalis solida (L.) Clairv.	Papaveraceae	Nmh		+		+	
26. Corylus avellana L.	Betulaceae	NmShr	+	+	+	+	
27. Dactylis glomerata L.	Poaceae	MFr					
28. Deschampsia cespitosa (L.) Beauv.	Poaceae	Nth		+		+	
29. Dryopteris carthusiana (Vill.) H. P. Fuchs	Dryopteridáceae	NmFern			+		
30. Dryopteris filix-mas (L.) Schott	Dryopteridáceae	NmFern	+	+		+	
31. Elytrigia repens (L.) Nevski	Poaceae	MFr					+
32. Erigeron canadensis L.	Astraceae	MFr					+
33. Erysimum cheiranthoides L.	Brassicaceae	MFr					+
34. Equisetum sylvaticum L.	Equisetaceae	Brh			+		
35. Euonymus europaea L.	Celastráceae	NmShr					+
36. Euonymus verrucosa Scop.	Celastráceae	NmShr		+	+	+	
37. Ficaria verna Huds.	Ranunculaceae	Nmh	+	+	+		
38. Filipendula ulmaria (L.) Maxim.	Rosaceae	NtH				+	
39. Fragaria vesca L.	Rosaceae	MFr		+		+	
40. Frangula alnus Mill.	Rhamnaceae	BrShr		+		+	
41. Gagea lutea (L.) Ker-Gawl.	Liliaceae	Nmh			+	+	
42. Galeobdolon luteum L.	Lamiaceae	Nmh	+	+	+		
43. Galium mollugo L.	Rubiaceae	MFr		+			
44. Galium odoratum (L.) Scop.	Rubiaceae	Nmh			+		
45. Galium verum L.	Rubiaceae	St		+			
46. Geranium sylvaticum L.	Geraniáceae	NmH		+			
47. Geum urbanum L.	Rosaceae	Nmh		+			
48. Glechoma hederacea L.	Lamiaceae	MFr		+		+	
49. Heracleum sibiricum L.	Apiaceae	NmH					+
50. Hypericum perforatum L.	Hypericaceae	MFr		+		+	
51. Lamium maculatum (L.) L.	Lamiaceae	Nmh			+		
52. Lathraea squamaria L.	Orobancháceae	Nmh			+		
53. Lathyrus vernus (L.) Bernh.	Fabaceae	Nmh				+	
54. Leonurus quinquelobatus Gilib.	Lamiaceae	Al					+
55. Leontodon hispidus L.	Astraceae	MFr					+
56. Leucanthemum vulgare Lam.	Astraceae	MFr		+			
57. Luzula pilosa (L.) Willd.	Juncaceae	Brh	+	+		+	

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8
58. Maianthemum bifolium (L.) F.W.Schmidt	Liliaceae	Brh			+		
59. Melandrium album (Mill.) Garcke	Caryophylláceae	NmH					+
60. Melica nutans L.	Poaceae	Nmh					+
61. Mercurialis perennis L.	Euphorbiaceae	Nmh			+		
62. Milium effusum L.	Poaceae	Nmh	+	+	+	+	
63. Mycelis muralis (L.) Dumort.	Astraceae	Nmh		+			
64. Orobus vernus L.	Fabaceae	Nmh		+			
65. Oxalis acetosella L.	Oxalidáceae	Brh	+				
66. Padus avium Mill.	Rosaceae	NtTree			+		
67. Paris quadrifolia L.	Liliaceae	Nmh	+				
68. Picea abies (L.) Karst.	Pináceae	BrTree	+	+		+	
69. Pimpinella saxifraga L.	Apiaceae	MFr		+			
70. Pinus sylvestris L.	Pináceae	PnTree		+			
71. Plantago media L.	Plantaginaceae	MFr					+
72. Poa nemoralis L.	Poaceae	Nmh		+			
73. Polygonatum multiflorum (L.) All.	Liliaceae	Nmh		+	+		
74. Potentilla argentea L.	Rosaceae	PnEg					+
75. Populus tremula L.	Salicaceae	NmTree	+		+	+	
76. Potentilla reptans L.	Rosaceae	MFr					+
77. Pteridium aquilinum (L.) Kuhn	Dennstaedtiáceae	PnEg		+			
78. Pulmonaria obscura Dumort.	Boragináceae	Nmh		+	+	+	
79. Pyrola rotundifolia L.	Ericaceae	BrDw		+		+	
80. Quercus robur L.	Fagáceae	NmTree		+	+	+	
81. Ranunculus acris L.	Ranunculaceae	MFr		+			
82. Ranunculus auricomus L.	Ranunculaceae	MFr		+		+	
83. Ranunculus cassubicus L.	Ranunculaceae	Nmh				+	
84. Ranunculus repens L.	Ranunculaceae	Nth		+		+	
85. Ribes nigrum L.	Grossulariaceae	NtShr				+	
86. Rubus caesius L.	Rosaceae	NtShr		+			
87. Rubus idaeus L.	Rosaceae	BrH		+	+		
88. Rumex acetosa L.	Polygonáceae	MFr					+
89. Rumex acetosella L.	Polygonáceae	MFr		+			
90. Rumex confertus Willd.	Polygonáceae	MFr		+			
91. Salix caprea L.	Salicaceae	NmTree	+				
92. Sambucus racemosa L.	Adoxaceae	BrShr		+			
93. Solidago virgaurea L.	Astraceae	BrH		+			
94. Sorbus aucuparia L.	Rosaceae	BrTree	+	+		+	
95. Stachys sylvatica L.	Lamiaceae	Nmh			+		
96. Stellaria graminea L.	Caryophylláceae	MFr		+			
97. Stellaria holostea L.	Caryophylláceae	Nmh	+	+	+	+	
98. Stellaria media (L.) Vill.	Caryophylláceae	Nth		+		+	
99. Tanacetum vulgare L.	Astraceae	Al		+			+
100. Taraxacum officinale Wigg.	Astraceae	MFr				+	
101. Tilia cordata Mill.	Malvaceae	NmTree	+	+		+	
102. Trifolium repens L.	Fabaceae	MFr		+			
103. Ulmus laevis Pall.	Ulmaceae	NtTree		+			
104. Urtica dioica L.	Urticaceae	NtH		+		+	+
105. Vaccinium myrtillus L.	Ericaceae	BrDw		+		+	
106. Vaccinium vitis-idaea L.	Ericaceae	Pndw		+		+	
107. Veronica chamaedrys L.	Scrophulariáceae	MFr		+			
108. Veronica officinalis L.	Scrophulariáceae	Pnh		+			
109. Vicia sepium L.	Fabaceae	MFr		+			
110. Viola mirabilis L.	Violáceae	Nmh		+			

Примечание. «+» – присутствие вида в растительном сообществе.

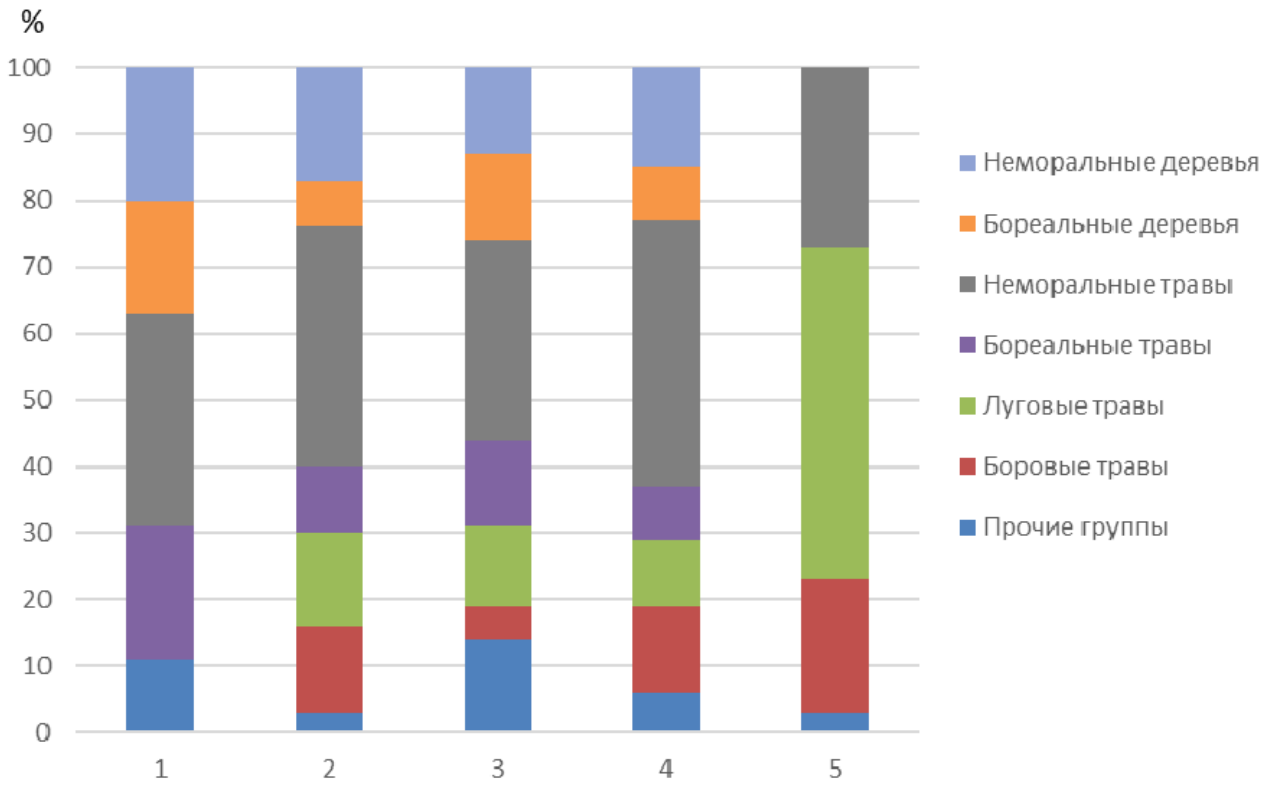

Рис. 7. Соотношение эколого-ценотических групп сосудистых растений сообществ разных типов на обследованной территории национального парка «Орловское Полесье»: 1–5 – группы растительных сообществ с разной плотностью зубров; 1 – елово-мелколиственные бореально-неморальные леса, посещаемые зубрами; 2 – дубово-мелколиственные неморальные леса, посещаемые зубрами; 3 – дубово-мелколиственные неморальные леса, не посещаемые зубрами; 4 – сосновое редколесье неморальное, посещаемые зубрами; 5 – злаково-разнотравные луга, не посещаемые зубрами

Fig. 7. The ratio of ecological-cenotic groups of vascular plants of different types of communities in the surveyed territory of the Orlovskoye Polesye National Park: 1–5 – groups of plant communities with different bison density; 1 – spruce-small-leaved boreal-nemoral forests visited by bison; 2 – oak-small-leaved nemoral forests visited by bison; 3 – oak-small-leaved nemoral forests not visited by bison; 4 – pine sparse nemoral forest visited by bison; 5 – grassy meadows not visited by bison

Комплексы дождевых червей

В ходе почвенно-зоологических исследований обнаружено 9 видов дождевых червей сем. Lumbricidae, принадлежащих к четырем морфоэкологическим группам: подстилочные – *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826), *Dendrodrilus rubidus tenuis* (Eisen, 1874), *Lumbricus castaneus* (Savigny, 1826); почвенно-подстилочные – *Lumbricus rubellus* (Hoffmeister, 1843), *Eisenia fetida* (Savigny, 1826); собственно почвенные – *Aporrectodea caliginosa caliginosa* (Savigny, 1826), *A. caliginosa trapezoides* (Dugesi, 1828), *A. rosea* (Savigny, 1826); норные – *Lumbricus terrestris* (Linnaeus, 1758).

Кроме указанных видов на территории Орловской области в смешанных лесах отмечен вид *Eisenia nordenskioldi* (Eisen, 1879) (почвенно-подстилочная форма) [41], который в наших учетах не обнаружен.

Население дождевых червей растительных сообществ, не посещаемых зубрами

На луговых участках, где ранее был интенсивный выпас животных, в дерново-подзолистых супесчаных почвах обитают только собственно почвенные виды *A. c. caliginosa* и *A. rosea*, численность и биомасса которых низкие (табл. 2; рис. 8). Все особи найдены в почве (табл. 3) на глубине 10–15 см, часть популяции *A. c. caliginosa* находилась в состоянии диапаузы.

В дубово-мелколиственном неморальном лесу в серогумусовой супесчаной почве (К 1, 2) обитает три вида люмбрицид: подстилочный *D. octaedra* и собственно почвенные *A. c. caliginosa* и *A. rosea*, общая численность и биомасса которых значительно ниже, чем в сходных типах леса, посещаемых зубрами (табл. 2). Большую часть биомассы (72 %) составляют собственно почвенные виды, которые обитают в верхнем гумусовом горизонте почвы, подстилочные виды населяют валеж дуба и листовую подстилку.

Таблица 2

Table 2

Основные характеристики комплексов дождевых червей на пробных площадях национального парка «Орловское Полесье»

The main characteristics of earthworm complexes on trial plots of the Orlovskoye Polesye National Park

Тип сообщества (пробная площадь)	Тип почвы	Число видов дождевых червей	Морфо-экологические группы	Численность / кв. м	Индекс Бергера-Паркера $d = N\max/N$	Плотность зубров
Злаково-разнотравный луг (Л 1, 2)	Дерново-подзолистая суглинистая	2	СП	18±5,9	0,97	Нет
Дубово-мелколиственный неморальный (К 1, 2)	Серогумусовая супесчаная	3	П, СП	39±11	0,92	Нет
Дубово-мелколиственный неморальный (ППЗ 10)	Серогумусовая супесчаная	2	ПП, СП	55±11	0,83	Низкая
Елово-мелколиственный бореальный (ППЗ 7)	Серогумусовая супесчаная	0	0	0	0	Низкая
Сосновое редколесье неморальное (ППЗ 2, 3)	Дерново-подзолистая супесчаная	3	П, СП	18±5	0,71	Средняя
Сосновое редколесье неморальное (ППЗ 4, 6)	Серогумусовая супесчаная	2	ПП, СП	12±6	0,41	Средняя
Елово-мелколиственный бореальный (ППЗ 1)	Серогумусовая супесчаная	5	П, ПП, СП	**114±14***	0,85	Средняя
Дубово-мелколиственный неморальный (ППЗ 8)	Серогумусовая суглинистая	4	П, ПП, СП, Н	**121±14***	0,65	Средняя
Сосновое редколесье неморальное (ППЗ 5)	Серогумусовая суглинистая	7	П, ПП, СП, Н	**134±16***	0,51	Высокая
Дубово-мелколиственный неморальный (ППЗ 9)	Серогумусовая суглинистая	6	П, ПП, СП, Н	**168±21***	0,66	Высокая

Примечание. ППЗ – подкормочные площадки зубров; П – подстилочные; ПП – почвенно-подстилочные; СП – собственно почвенные; Н – норные группы червей; * – статистически значимые различия численности червей в лесных сообществах с высокой и средней плотностью зубров в сравнении с лесами с низкой плотностью зубров и территориями, не посещаемыми зубрами (критерий Манна – Уитни, $p<0,05$).

Население дождевых червей растительных сообществ с низкой плотностью зубров

В елово-мелколиственном бореально-неморальном лесу на серогумусовой супесчаной почве (ППЗ 7) дождевые черви не обнаружены ни в одном из почвенных горизонтов и местообитаний.

В дубово-мелколиственном неморальном лесу на серогумусовой супесчаной почве (ППЗ 10) обитает два вида дождевых червей: почвенно-подстилочный *L. rubellus* и собственно почвенный *A. c. caliginosa.* Доля *A. c. caliginosa* составляет 80 % от общей биомассы, все особи этого вида населяют почву до глубины 20–30 см.

L. rubellus главным образом обитает в подстилке и также встречен в валеже и экскрементах зубров.

Население дождевых червей растительных сообществ со средней плотностью зубров

В елово-мелколиственном бореально-неморальном лесу на серогумусовой супесчаной почве (ППЗ 1) обитает 5 видов дождевых червей: подстилочный *D. octaedra,* почвенно-подстилочные *L. rubellus* и *E. fetida,* собственно почвенные *A. c. caliginosa* и *A. c. trapezoides.* Почти 50 % от общей биомассы составляет собственно почвенный вид *A. c. caliginosa,* который населяет верхний гумусовый горизонт почвы. Подстилочные и почвенно-подстилочные виды главным образом обитают под экскрементами зубров.

В дубово-мелколиственном неморальном лесу на серогумусовой суглинистой почве (ППЗ 8) обитают четыре вида люмбрицид: подстилочные *L. castaneus, L. rubellus,* собственно почвенный *A. c. caliginosa* и норный *L. terrestris* (ППЗ 8). В этом сообществе показатели общей численности и биомассы люмбрицид значительно выше в сравнении с другими растительными сообществами на супесчаных почвах, посещаемых зубрами (см. табл. 2). Доля по биомассе каждого из трех видов *A. c. caliginosa, L. rubellus* и *L. terrestris* примерно одинакова. Подстилочные виды приурочены в основном к экскрементам зубров (табл. 3).

Таблица 3

Table 3

Распределение морфо-экологических групп дождевых червей по местообитаниям (биомасса г/м², X ± SE) в разных типах растительных сообществ

Distribution of morpho-ecological groups of earthworms by habitat (biomass g / m2, X ± SE) in different types of plant communities

Тип сообщества	Морфо-экологическая группа	Местообитание				Всего
		Почва (0–50 см)	Листовая подстилка	Валеж (мертвая древесина)	Экскременты зубров	
Елово-мелколиственный бореальный (ППЗ 1, 7)	П	0	0,5±0,1	0	4,5±1,1	5,0±1,5
	ПП	0,7±0,1	0	0	3,8±0,6	4,5±0,2
	СП	10,0±2,5	0	0	0	10,0±3,4
Сосновое редколесье неморальное (ППЗ 2, 3, 4, 5, 6)	П	0	0,45±0,2	1,11±0,4	1,44±0,7	3,0±1,1
	ПП	1,6±0,3	0	0	2,4±1,1	4,0±0,5
	СП	10,0±1,9	0	0	0	10,0±3,4
	Н	3,0±0,7	0	0	0	3,0±0,8
Дубово-мелколиственный неморальный (ППЗ 8, 9, 10)	П	0	1,9±0,8	1,4±0,8	4,9±2,1	8,2±2,6
	ПП	0	0	0,6±0,1	11,7±3,3	12,3±4,1
	СП	15,2±2,2	0	0	0	15,2±1,0
	Н	7,0±1,7	0	0	0	7,0±2,5
Дубово-мелколиственный неморальный (К 1, 2)	П	0	5,8±1,1	0,5±0,2	Отсутствует местообитание	6,3±1,5
	СП	16,6±3,2	0	0		16,6±3,7
Злаково-разнотравные луга (Л1; Л2)	СП	25,5±2,1	0	Отсутствует местообитание	Отсутствует местообитание	25,5±4,9

Примечание: П – подстилочные; ПП – почвенно-подстилочные; СП – собственно почвенные; Н – норные группы червей.

В сосновых редколесьях неморальных на дерново-подзолистых и серогумусовых супесчаных почвах (ППЗ 2, 3, 4, 6) обитает три вида дождевых червей: подстилочные *D. octaedra*, *D. r. tenuis* и собственно почвенный *A. c. caliginosa.* Общая численность и биомасса червей низкие (см. табл. 2; рис. 8). Доминант по биомассе *A. c. caliginosa* (55 % от общей биомассы). Из группы подстилочных видов преобладает *D. octaedra*, который приурочен к экскрементам зубров и валежу (см. табл. 3).

Население дождевых червей растительных сообществ с высокой плотностью зубров

В дубово-мелколиственном неморальном лесу на серогумусовых суглинистых почвах (ППЗ 9) обнаружено шесть видов люмбрицид: подстилочные *D. octaedra, L. castaneus,* почвенно-подстилочный *L. rubellus,* собственно-почвенные *A. c. caliginosa, A. c. trapezoides* и норный *L. terrestris*. Биомасса собственно почвенных видов составляет 40 % от общей. Пока-

затели общей численности и биомассы люмбрицид значительно выше в сравнении с другими лесными сообществами, отличающимися по гранулометрическому составу почв (супесчаные почвы) и посещаемыми зубрами. Подстилочные и почвенно-подстилочные виды приурочены к экскрементам зубров (см. табл. 3).

В сосновом редколесье неморальном на серогумусовых суглинистых почвах (ППЗ 5) обитают 7 видов дождевых червей: подстилочные *D. octaedra* и *L. castaneus*, почвенно-подстилочный *L. rubellus,* собственно почвенные *A. c. caliginosa*, *A. c. trapezoides, A. rosea,* норный *L. terrestris.* Численность и биомасса червей здесь значительно выше, чем в сосновых редколесьях, в дубово-мелколиственных и елово-мелколиственных лесах на супесчаных почвах (см. табл. 2; рис. 8). Доля от общей биомассы собственно почвенных видов *A. c. caliginosa*, *A. c. trapezoides, A. rosea* составляет не более 30 %, крупного норного вида *L. terrestris* – 20 %, почвенно-подстилочного *L. rubellus* – 15 %, подстилочных *D. octaedra* и *L. castaneus* – 10 %. Группы собственно почвенных и норных червей обнаружены только в почвенном горизонте, подстилочные и почвенно-подстилочный вид – в листовой подстилке и в экскрементах зубров (см. табл. 3).

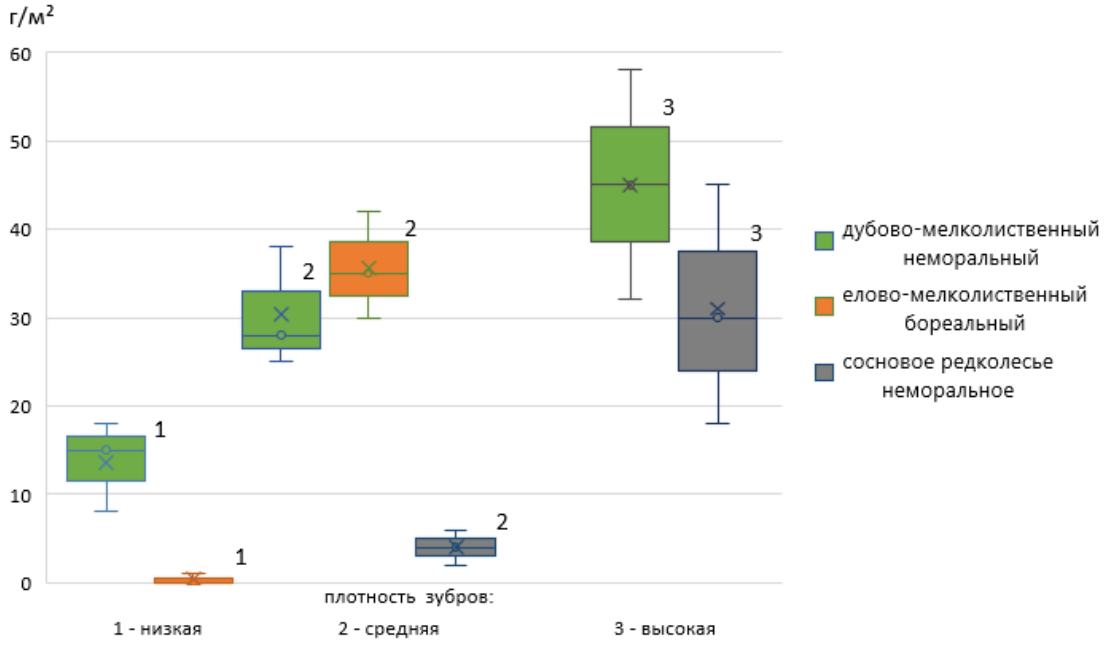

Рис. 8. Биомасса дождевых червей в лесных сообществах национального парка «Орловское Полесье» с разной плотностью зубров

Fig. 8. Biomass of earthworms in forest communities of the Orlovskoye Polesye National Park with different density of bison

Таким образом, при увеличении плотности зубров отмечается тенденция увеличения разнообразия морфо-экологических групп и биомассы дождевых червей в разных типах растительных сообществ. Статистически значимые различия выявлены между количественными характеристиками комплекса дождевых червей и гранулометрическим составом почв: в суглинистых почвах биомасса, разнообразие люмбрицид значимо выше, чем в супесчаных (как в дерново-подзолистых, так и в серогумусовых).

В супесчаных почвах индексы выравненности Бергера-Паркера (см. табл. 2), как правило, близки к 1, что свидетельствует о высокой степени доминирования одного вида. В этих почвах, как правило, обитает один вид из группы собственно почвенных – *A. c. caliginosa.* В суглинистых почвах индекс Бергера-Паркера 0,50–0,66; в этих сообществах увеличивается разнообразие люмбрицид и уменьшается степень доминирования отдельных видов: в них обитают представители четырех морфо-экологических групп: из группы подстилочных видов чаще встречается *D. octaedra*, из группы почвенно-подстилочных – *L. rubellus*, из группы собственно почвенных – *A. c. caliginosa,* из группы норных червей – *L. terrestris*.

Распределение дождевых червей по местообитаниям показывает, что независимо от типа леса и почвенных условий группы норных и собственно почвенных червей населяют почвы и не обнаруживаются в листовой подстилке, валеже и экскрементах зубров. Группа почвенно-подстилочных червей выявлена в разных

местообитаниях: валеж и экскременты зубров, листовая подстилка и почва до глубины 15 см. Группа подстилочных видов – в подстилке и экскрементах зубров. В экскрементах зубров начальных стадий разложения обнаружены до 90 % численности *D. octaedra* и *L. rubellus* разных онтогенетических стадий (ювенильные, субполовозрелые и половозрелые черви) (рис. 9).

Рис. 9. Дождевые черви под экскрементами зубров:
A – D. octaedra (половозрелые черви); *B* – род. *Lumbricus* (ювенильные черви)

Fig. 9. Earthworms under bison excrement:
A – D. octaedra (mature worms); B – Lumbricus (juvenile worms)

При этом нами отмечено, что в супесчаных по гранулометрическому составу почвах разложение навоза явно замедлено, и длительное время экскременты находятся на начальных стадиях разложения, покрывая до 40–50 % поверхности почвы. В ходе почвенных раскопок основные копрофаги – жуки-навозники – были обнаружены только в суглинистых почвах (рис. 10). В сосновых редколесьях и дубово-мелкотравных лесах на супесчаных почвах кроме дождевых червей другие крупные детритофаги не обнаружены.

Рис. 10. Представители Oligochaeta (сем. Lumbricidae) и Coleoptera (сем. Geotrupidae) в экскрементах зубров

Fig.10. Representatives Oligochaeta (Lumbricidae) and Coleoptera (Geotrupidae) in excrement of bison

Обсуждение результатов

В настоящее время в национальном парке «Орловское Полесье» и на сопредельных территориях Калужской и Брянской областей обитает более 500 зубров. Территория южной и центральной агрегаций – первые пункты реинтродукции зубра, начатой в 1996 г. Северная агрегация – самая молодая: зубры здесь появились в 2001 г. Зубровые стада склонны к сезонным кочевкам. За год они проходят расстояние более 1000 км. Популяция зубра европейского в национальном парке «Орловское Полесье» по численности уступает только Беловежской популяции, обладает уникальным генетическим потенциалом и имеет реальные перспективы для дальнейшего роста (до 1000 голов и более) и выхода на стадию самоподдержания [28]. Дистанционный мониторинг позволяет оценивать сезонную динамику перемещений зубров, приуроченность к определенным биотопам и подкормочным площадкам, площадь освоенной территории. По данным, получаемым с радиопередатчиков, в весенне-летний период крупные стада дробятся на малочисленные группы и активно передвигаются по лесным угодьям (в сутки они проходят в среднем до 2 км), отдельные маточные стада используют от 47 км² до 122 км², ранней весной в поисках корма стадо за день может пройти до 12 км; в зимний период более крупные группировки сосредоточены вблизи подкормочных площадок. Анализ карт плотности зубров позволяет оценивать и прогнозировать их трофическое и топическое воздействие на лесные сообщества. Топическое влияние зубров на формирование мозаики внутри лесных сообществ связано с воздействием на почвенный и растительный покров: тропы, стойла, лежки, «зубриные каталки», которые лишены растительности и сначала заселяются пионерными видами, а в дальнейшем их видовой состав обогащается видами разных эколого-ценотических групп [39, 42]. Трофическое влияние связано с воздействием на подрост деревьев, кустарников и отчуждением большой фитомассы травянистых растений.

На примерах содержания зубров в Беловежской Пуще, Приокско-Террасном заповеднике, Кавказском заповеднике хорошо изучена кормовая база зубров. Ежедневно зубры потребляют 8–11 кг (расчет в воздушно-сухом состоянии) растительных кормов [39]. Известно, что зубрам для нормальной жизнедеятельности необходимо потребление веток, коры деревьев и кустарников. Более всего в пищу зубрами используются виды родов *Ulmus, Tilia, Fraxinus, Salix, Sorbus, Padus* и *Populus*. Но не менее 80 % пищевого рациона зубров составляют травы [39].

Потенциальная кормовая база зубров на изученных территориях «Орловского Полесья» составляет более 100 видов сосудистых растений из 925 видов, известных для национального парка [28]. Из древесных форм в качестве корма наиболее перспективны виды родов *Tilia* и *Ulmus*, которые обладают лучшей способностью к регенерации после повреждений, по сравнению с *Salix, Picea, Populus, Acer и Quercus*, для которых сдирание коры на 2/3 периметра ствола приводит к гибели дерева [39]. Из кустарников и полукустарников для зубров более предпочтительны *Corylus avellana, Frangula alnus, Euonymus europaea, Euonymus verrucose, Ribes nigrum* [43], которые широко распространены на территории национального парка «Орловское Полесье». Кора деревьев, побеги кустарников и кустарнички составляют большую часть пищевого рациона зубров в ранневесенний и осенне-зимний периоды. В отношении кормовой базы среди травянистых растений известно, что зубры проявляют высокую пластичность при выборе кормов и в течение года предпочтения изменяются в связи с динамикой питательных веществ (главным образом сахаров, протеинов и клетчатки) по сезонам. В связи с этим, например, в весенний период лучше всего поедаются злаки, в летний период – зеленые вайи папоротников и надземные части растений различных семейств (*Poaceae, Astraceae, Fabaceae, Ranunculaceae Caryophillaceae* и других), в осенний и зимний – корневища папоротников и сухие вайи, увядшие листья коротко- и длиннокорневищных злаков [44].

В целом согласно литературным данным для питания зубров наиболее предпочтительны в кормовом отношении светолюбивые неморальные элементы флоры, содержащие меньше смол и танинов, в сравнении, например, с бореальными. Неморальные деревья, кустарники и травы составляют не менее 50 % флоры обследованных территорий (см. рис. 7), что позволяет считать достаточными возможности растительной кормовой базы для зубров, принимая во внимание то, что другие группы растений также могут рассматриваться как кормовые ресурсы.

Биологическая продуктивность растительных сообществ тесно связана с процессами деструкции органического вещества, которое возвращается в почву в виде растительного опада, экскрементов и трупов животных. Известно, что копытные не переваривают от 20 до 80 % потребленной пищи, выделяют 90 % потреб-

ленного фосфора (99 % через твердые экскременты), 65–95 % потребленного азота (на 85 % через мочу) [45, 46]. Потери азота (улетучивание аммиака, денитрификация) из твердых экскрементов, лежащих на поверхности почвы, достигают 80 %. Жуки-копрофаги, закапывающие навоз в почву, снижают эти потери [47, 48]. Ожидается, что такой фактор, как остающиеся экскременты в местах стоянок и кочевок зубров, будет стимулировать развитие комплекса копрофагов и детритофагов. Тем не менее, по нашим наблюдениям, на подкормочных площадках зубров длительное время сохраняются неразложившиеся экскременты первой стадии разложения, особенно ярко это выражено в сосновых редколесьях на серогумусовых супесчаных почвах. Скорее всего это связано с неблагоприятными свойствами супесчаных почв для поддержания полноценного комплекса мезофауны, что подтверждается и нашими данными по бедному и малочисленному комплексу дождевых червей в этих лесах. В аналогичных работах в Подмосковье показано, что остающийся на пастбище навоз стимулирует деятельность в основном дождевых червей, однако усиления развития копрофильной фауны не происходит в связи с тем, что при интенсивном выпасе порции навоза сильно разбиваются пасущимися животными и становятся непригодными для развития личинок копрофильных насекомых. Поэтому в почве таких пастбищ низка численность личинок двукрылых и навозников [14]. Вместе с тем известен мировой опыт интродукции жуков-навозников на пастбища Австралии [49, 50] и Северной Америки [51], которые обеспечивают погребение навоза в почву в течение недели, что значительно снижает потери макро- и микроэлементов, необходимых для роста и развития растений. В наших исследованиях жуки-навозники были обнаружены только в дубово-мелколиственных лесах на серогумусовых суглинистых почвах с высокой плотностью зубров, где большая часть навоза находится на 2–3 стадиях разложения.

Влияние зубров непосредственно на почвообразовательный комплекс дождевых червей можно оценивать по двум направлениям: 1) внесение дополнительного трофического ресурса – экскрементов зубров; 2) уплотнение почв в результате миграций крупных млекопитающих.

Как правило, умеренный или интенсивный регулируемый (непостоянный) выпас повышает в несколько раз численность и биомассу дождевых червей [14, 20]. При этом часто отмечается значительное увеличение биомассы почвенно-подстилочных [14, 15, 20, 52], собственно почвенных [21, 27, 52] и норных видов [14, 15, 21]. Однако в литературе не отмечно увеличение биомассы подстилочных червей. В лесных сообществах в широколиственных лесах на примере заповедника «Калужские засеки», наоборот, показано снижение численности подстилочных видов при воздействии зубров, которое связывают с разрушением горизонта подстилки и дернины в результате топической деятельности зубров [27]. В наших исследованиях на лесных территориях национального парка «Орловское Полесье» (при условии средней и высокой плотности зубров) отмечено увеличение численности и биомассы всех экологических групп дождевых червей (включая подстилочных червей) в сравнении с территориями, не посещаемыми зубрами. При этом на суглинистых почвах увеличивается биомасса подстилочных, почвенно-подстилочных, собственно почвенных и норных дождевых червей, а на супесчаных – только подстилочных и собственно почвенных.

В сообществах с неблагоприятными для мезофауны почвенными условиями (дерново-подзолистые и серогумусовые супесчаные почвы) подстилочные черви обнаруживаются только под экскрементами зубров, которые служат им хорошим местообитанием, защищающим от иссушения и обеспечивающим питанием. Такую роль в старовозрастных лесах выполняет валеж, который служит в летний период благоприятным местообитанием не только подстилочным, почвенно-подстилочным, но собственно почвенным и норным дождевым червям [52, 53]. В одном из сообществ – еловомелколиственном бореально-неморальном лесу с низкой плотностью зубров – дождевые черви не обнаружены; вероятно, это связано с недостаточностью благоприятных местообитаний для них (пересыхание супесчаной почвы в летний период, отсутствие валежа поздних стадий разложения и небольшое количество экскрементов вследствие низкой нагрузки зубров). В растительных сообществах с более благоприятными почвенными условиями (серогумусовые суглинистые почвы) подстилочные и почвенно-подстилочные черви обитают также главным образом под экскрементами зубров и меньше обнаруживаются в лесной подстилке и валеже.

Негативные последствия деятельности фитофагов для почвенной мезофауны имеют место только в случае перевыпаса, который приводит к переуплотнению почв. При этом показано, что интенсивный регулируемый (непостоянный) выпас не приводит к переуплот-

нению почвы в сравнении со слабым нерегулируемым (постоянным) [14]. Также известно, что повышение численности червей в почве на пастбищах, в особенности собственно почвенных и норных видов, препятствует уплотнению почвы в ходе выпаса [21]. В нашем исследовании отмечена положительная связь между увеличением плотности зубров и разнообразием, численностью и биомассой дождевых червей. Поскольку в течение года происходят значительные миграции зубров по территории национального парка и соседним областям, нет эффекта перевыпаса даже в лесных участках на зимних подкормочных площадках зубров.

Заключение

Реинтродукция зубра на территории национального парка «Орловское Полесье» проводится с 2006 г. За это время группировка зубров устойчиво развивается; в течение года животные мигрируют не только по территории Орловской, но также Брянской и Калужской областей. Благодаря постоянному дистанционному мониторингу изучены сезонная динамика перемещений зубров, площадь освоенной территории, выявлена приуроченность к определенным биотопам. В осенне-зимний период зубры сконцентрированы в лесных сообществах с зимними подкормочными площадками, в весенне-летний период – активно перемещаются по лесной территории. Сопоставление списков видов растительных сообществ национального парка «Орловское Полесье» с литературными данными по кормовой базе зубров показывает, что по основным видам древесной, кустарниковой и травянистой растительности кормовая база соответствует потребностям зубров. В лесных сообществах преобладают светолюбивые неморальные элементы флоры, которые составляют большую часть пищевого рациона зубров.

Активная средопреобразующая деятельность зубров оказывает влияние как на растительный покров, так и на почвенную биоту, от которой в свою очередь зависит продуктивность растительных сообществ. Наши исследования выявили неполноценность комплекса деструкторов подстилки и почвообразователей на территории национального парка «Орловское Полесье». Особенно четко это проявляется в лесах с легкими по гранулометрическому составу почвами: дерново-подзолистые супесчаные и серогумусовые супесчаные. В этих лесах низкие биомасса и разнообразие дождевых червей. Экскременты зубров длительное время остаются на начальной стадии разложения, что, вероятно, связано с недостаточной активностью копрофагов и детритофагов. Наиболее благоприятные условия для дождевых червей – в лесных сообществах на серогумусовых суглинистых почвах, где независимо от доминирующих видов в составе древостоя формируется наиболее богатое и функционально разнообразное население дождевых червей и насекомых-копрофагов. Также установлено, что увеличение плотности зубров в осенне-зимний период благоприятно отражается на комплексе дождевых червей, в особенности в лесах на суглинистых почвах.

Таким образом, проведенные исследования распределения зубров по лесным сообществам, состояния растительного и почвенного покрова, комплексов ключевых почвообразователей показывают, что при планировании мероприятий по реинтродукции крупных фитофагов в современный растительный покров необходимо учитывать не только площади территории, кормовую базу, рельеф, водотоки, но и состояние почв и почвенного блока сапрофагов. Кроме того, при проведении реинтродукции крупных животных в ряде случаев, вероятно, целесообразна интродукция отдельных групп мезофауны (в данном случае копрофагов) практически отсутствующих на опытных территориях в связи с нарушенностью почвенного покрова и комплекса почвенной биоты в ходе длительной истории антропогенных преобразований на месте современных лесных сообществ.

Благодарности

Автор выражает глубокую признательность Алексею Ефименко за помощь в проведении полевых учетов дождевых червей.

Работа выполнена в рамках темы государственного задания ЦЭПЛ РАН № 0110-2018-0005, материал собран и обработан при финансовой поддержке РФФИ (16-04-00395 А).

Библиографический список

1. Hättenschwiler, S. Effects of tree species diversity on litter quality and decomposition / S. Hättenschwiler ; ed. by M. Scherer-Lorenzen, C. Köhler, E-D. Schulze // Forest diversity and function: temperate and boreal systems. Ecological Studies. – Heidelberg : Springer, 2005. – Vol. 176. – P. 149–164.
2. Scheu, S. Linkages between tree diversity, soil fauna and ecosystem processes / S. Scheu ; ed. by M. Scherer-Lorenzen, C. Köhler, E-D. Schulze // Forest diversity and function: temperate and boreal systems. Ecological Studies. – Heidelberg : Springer, 2005. – Vol. 176. – P. 211–233.

3. Earthworm communities in relation to tree diversity in a deciduous forest / S. Cesarz, N. Fahrenholz, S. Migge-Kleian, C. Platner, M. Schaefer // European journal of soil biology. – 2007. – Vol. 43. – P. 61–67.
4. Jacob, M. Nutrient release from decomposing leaf litter of temperate deciduous forest trees along a gradient of increasing tree species diversity / M. Jacob, N. Weland, C. Platner, M. Schaefer, C. Leuschner, F. M. Thomas // Soil Biology and Biochemistry. – 2009. – № 10 (41). – P. 2122–2130
5. Гончаров, А. А. Структура трофических ниш в сообществах почвенных беспозвоночных (мезофауна) лесных экосистем : дис … канд. биол. наук / Гончаров А. А. – М., 2014. – 177 с.
6. Gleixner, G. Soil organic matter dynamics: a biological perspective derived from the use of compound-specific isotopes studies / G. Gleixner // Ecological Research. – 2013. – № 5 (28). – P. 683–695.
7. Graaff, M. A. Differential priming of soil carbon driven by soil depth and root impacts on carbon availability / M. A. Graaff, J. D. Jastrow, S. Gillette, A. Johns, S. D. Wullschleger // Soil Biology and Biochemistry. – 2014. – Vol. 69. – P. 147–156.
8. Wright, J. P. The concept of organisms as ecosystem engineers ten years on: progress, limitations, and challenges / J. P. Wright, C. G. Jones // BioScience. – 2006. – № 3 (56) – P. 203–209.
9. Тиунов, А. В. Метабиоз в почвенной системе: влияние дождевых червей на структуру и функционирование почвенной биоты : автореф. дис. … д-ра биол. наук / Тиунов А. В. – М., 2007. – 44 с.
10. Earthworm and organic amendment effects on microbial activities and metal availability in a contaminated soil from China / C. Zhang, P. Mora, J. Dai, X. Chen, S. Giusti-Miller, N. Ruiz-Camach, P. Lavelle etc. // Applied Soil Ecology. – 2016. – Vol. 104. – P. 54–66.
11. Earthworms as ecosystem engineers: a review / R. C. Le Bayon, G. Bullinger-Weber, A. Schomburg, P. Turberg, R. Schlaepfer, C. Guenat ; ed. by C. G. Horton // Earthworms: Types, Roles and Research. – New York : Nova Science Publishers, 2017. – P. 129–178.
12. Müller, G. Bodenbiologie / G. Müller. – Jena : Fischer, 1965. – 889 s.
13. Антощенков, В. Ф. Дождевые черви в луговых почвах как показатели режима использования пастбищ / В. Ф. Антощенков, В. Ф. Василевский, Л. Ф. Насекина // Экология. – 1980. – № 3. – С. 77–82.
14. Антощенков, В. Ф. Изменение фауны почв под влиянием пастбищного режима : дис … канд. биол. наук / Антощенков В. Ф. – М., 1985. – 142 с.
15. Антощенков, В. Ф. Изменения в комплексах дождевых червей при разном режиме использования луговых участков / В. Ф. Антощенков // Биологические науки в школе и вузе. – 2014. – № 15. – С. 12–17.
16. Onrust, J. The hungry worm feeds the bird / J. Onrust, T. Piersma // Ardea. – 2017. – № 2 (105). – P. 153–161.
17. Soil food web stability in response to grazing in a semi-arid prairie: the importance of soil textural heterogeneity / P. Andres, J. C. Moore, R. T. Simpson, G. Selby, F. Cotrufo, K. Denef, M. L. Haddix, E. A. Shaw, C. M. Tomasel, R. Molowny-Horas, D. H. Wall // Soil Biology and Biochemistry. – 1997. – Vol. 97. – P. 131–143.
18. Augustine, D. J. Effects of migratory grazers on spatial heterogeneity of soil nitrogen properties in a grassland ecosystem / D. J. Augustine, D. A. Frank // Ecology. – 2001. – № 11 (82). – P. 3149–3162.
19. Leon, Y. S. D. Recovery of native earthworms in abandoned tropical pastures / Y. S. D. Leon, X. Zou, S. Borges, X. Ruan // Conservation Biology. – 2003. – № 4 (17). – P. 999–1006.
20. Abundance and trophic structure of macro-decomposers on alpine pastureland (Central Alps, Tyrol): effects of abandonment of pasturing / J. Seeber, G. U. H. Seeber, W. Kössler, R. Langel, S. Scheu, E. Meyer // Pedobiologia. – 2005. – № 3 (49). – P. 221–228.
21. Curry, J. P. Relationships between earthworm populations and management intensity in cattle-grazed pastures in Ireland / J. P. Curry, P. Doherty, G. Purvis, O. Schmidt // Applied Soil Ecology. – 2008. – № 1 (39). – P. 58–64.
22. Rossi, J. P. Earthworm aggregation in the Savannas of Lamto (Cote d'Ivoire) / J. P. Rossi, P. Lavelle // Applied Soil Ecology. – 1998. – № 2 (7). – P. 195–199.
23. Spatial variability of soil properties in the shortgrass steppe: the relative importance of topography, grazing, microsite, and plant species in controlling spatial patterns / I. C. Burke, W. K. Lauenroth, R. Riggle, P. Brannen, B. Madigan, S. Beard // Ecosystems. – 1999. – № 5 (2). – P. 422–438.
24. Adler, P. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation / P. Adler, D. Raff, W. Lauenroth // Oecologia. – 2001. – № 4 (128). – P. 465–479.
25. Гонгальский, К. Б. Влияние выпаса на пространственное микрораспределение почвенных животных в луговой степи Центрально-Черноземного заповедника / К. Б. Гонгальский, А. Д. Покаржевский, Ф. А. Савин // Аридные экосистемы. – 2005. – Т. 11 (28). – С. 71–76.
26. Scheu, S. 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 / S. Scheu, M. Falca // Oecologia. – 2000. – № 2 (123). – P. 285–296.
27. Трансформация растительности и населения дождевых червей при вольном выпасе зубров Bison bonasus в широколиственных лесах заповедника «Калужские засеки» / Н. В. Иванова, В. Э. Смирнов, Л. Г. Ханина, М. В. Бобровский, М. П. Шашков // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. – 2018. – № 1. – С. 113–122.
28. Гераськина, Н. П. Динамика численности зубра европейского (Bison bonasus L.) в национальном парке «Орловское полесье» и проблема расширения территории кочевок / Н. П. Гераськина, М. Н. Абадонова, М. С. Борисова // Самарская Лука. Проблемы региональной и глобальной экологии. – 2013. – Т. 22, № 4. – С. 117–121.

29. Гиляров, М. С. Учет крупных беспозвоночных (мезофауна) // Количественные методы в почвенной зоологии / под ред. М. С. Гилярова, Б. Р. Стригановой. – М. : Наука, 1987. – С. 9–26.
30. Спирин, В. А. Особенности гумификации валежа в ненарушенных пихтово-еловых лесах Нижегородской области / В. А. Спирин, А. И. Широков // Микология и фитопатология. – 2002. – № 3 (36). – С. 25–31.
31. Справочник агронома Нечерноземной зоны / под ред. Г. В. Гуляева. – М. : Агропромиздат, 1990. – 575 с.
32. Всеволодова-Перель, Т. С. Дождевые черви фауны России. Кадастр и определитель / Т. С. Всеволодова-Перель. – М. : Наука, 1997. – 101 с.
33. Перель, Т. С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР / Т. С. Перель. – М. : Наука, 1979. – 272 с.
34. Плавильщиков, Н. Н. Определитель насекомых: краткий определитель наиболее распространенных насекомых европейской части России / Н. Н. Плавильщиков. – М. : Топикал, 1994. – 544 с.
35. Catalogue of Palaearctic Coleoptera: Scarabaeoidea, Scirtoidea, Dascilloidea, Buprestoidea, Byrrhoidea / ed. by I. Löbl, A. Smetana. – Stenstrup : Apollo Books, 2006. – Vol. 3. – 690 p.
36. Методические подходы к экологической оценке лесного покрова в бассейне малой реки / под ред. Л. Б. Заугольновой, Т. Ю. Браславской. – М. : КМК, 2010. – 383 с.
37. Ценофонд лесов Европейской России / под ред. Л. Б. Заугольной, О. В. Морозовой. – 2006. – URL: http://cepl.rssi.ru/bio/flora/main.htm (дата обращения: 15.09.2018).
38. Шишов, Л. Л. Классификация почв России / Л. Л. Шишов, В. Д. Тонконогов, И. И. Лебедева, М. И. Герасимова. – Смоленск : Ойкумена, 2004. – 342 с.
39. Шевченко, Н. Е. Роль Bison Bonasus (Linnaeus, 1758) в формировании мозаики природного лесного покрова Восточной Европы. Сообщение первое. Динамика ареала и особенности трофической и топической деятельности европейского зубра в позднем голоцене на территории Восточной Европы / Н. Е. Шевченко // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2016. – Vol. 1 (2). P. 1–41. DOI 10.21685/2500-0578-2016-2-3.
40. Корочкина, Л. Н. К вопросу о роли древесной растительности в питании беловежского зубра / Л. Н. Корочкина // Вопросы экологии. Т. 6. Вопросы экологии наземных позвоночных : материалы Четвертой экологической конференции. – М., 1962. – С. 78–79.
41. Приземин, А. А. Особенности макрофауны почвенного покрова в зоне лесостепи Орловской области / А. А. Приземин, В. Р. Кочкарев // Вестник Орловского государственного аграрного университета. – 2013. – № 1 (40). – С. 48–53.
42. Евстигнеев, О. И. Зубр и поддержание биоразнообразия лугов (на примере заповедника «Брянский лес») / О. И. Евстигнеев, О. В. Солонина // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 2016. – Т. 121, вып. 2. – С. 59–65.
43. Корочкина, Л. Н. Древесная растительность в питании зубров Беловежской пущи / Л. Н. Корочкина // Беловежская пуща. – Минск : Ураджай, 1969. – Вып. 3. – С. 121–126.
44. Корочкина, Л. Н. Травянистая растительность в питании зубров Беловежской пущи / Л. Н. Корочкина // Беловежская пуща. – Минск : Ураджай, 1972. – Вып. 6. – С. 110–124.
45. Ruess, R. W. The role of large herbivores in nutrient cycling of tropical savannas / R. W. Ruess // Determinants of Tropical Savannas. – Oxford : IRL Press, 1987. – P. 67–91.
46. Zamora, R. Plant–herbivore interaction: beyond a binary vision / R. Zamora, J. A. Hodar, J. M. Gomez // Handbook of functional plant ecology. – New York : Marcel Dekker, 1999. – P. 677–718.
47. Гиляров, М. С. Современное развитие почвенной зоологии в СССР и за рубежом / М. С. Гиляров // Проблемы почвенной зоологии. – Минск : Наука и техника, 1978. – С. 3–5.
48. Онипченко, В. Г. Функциональная фитоценология: синэкология растений / В. Г. Онипченко. – М. : Красанд, 2013. – 576 с.
49. Barley, K. P. The abundance of earthworms in agricultural land and their possible significance in agriculture / K. P. Barley // Advances in Agronomy. – 1961. – Vol. 13. – P. 249–268.
50. Bornemissza, G. F. Australian dung beetle project 1965-75 / G. F. Bornemissza // Australian Meat Research Committee. – 1976. – Vol. 30. – P. 1–30.
51. Kohlmann, B. Dung Beetles in Subtmpical North America / B. Kohlmann ; ed. by I. Hanski, I. Cambefort // Dung Beetle Ecology. – New Jersey : Princeton University Press, 1991. – P. 116–132.
52. Гераськина, А. П. Дождевые черви (Oligochaeta, Lumbricidae) окрестностей пос. Домбай Тебердинского заповедника (Северо-Западный Кавказ, Карачаево-Черкессия) / А. П. Гераськина // Труды зоологического института РАН. – 2016. – № 4. – С. 450–466.
53. Гераськина, А. П. Биотопическая приуроченность дождевых червей в малонарушенных лесах Тебердинского биосферного заповедника / А. П. Гераськина, Н. Е. Шевченко // Лесоведение. – 2018. – № 6. – С. 464–478.

References

1. Hättenschwiler S. *Forest diversity and function: temperate and boreal systems. Ecological Studies*. Heidelberg: Springer, 2005, vol. 176, pp. 149–164.
2. Scheu S. *Forest diversity and function: temperate and boreal systems. Ecological Studies*. Heidelberg: Springer, 2005, vol. 176, pp. 211–233.

3. Cesarz S., Fahrenholz N., Migge-Kleian S., Platner C., Schaefer M. *European journal of soil biology*. 2007, vol. 43, pp. 61–67.
4. Jacob M., Weland N., Platner C., Schaefer M., Leuschner C., Thomas F. M. *Soil Biology and Biochemistry*. 2009, no. 10 (41), pp. 2122–2130
5. Goncharov A. A. *Struktura troficheskikh nish v soobshchestvakh pochvennykh bespozvonochnykh (mezofauna) lesnykh ekosistem: dis kand. biol. nauk* [Structure of trophic niches in soil invertebrates communities (mezofauna) of forest ecosystems: thesis of candidate of biological sciences]. Moscow, 2014, 177 p.
6. Gleixner G. *Ecological Research*. 2013, no. 5 (28), pp. 683–695.
7. Graaff M. A., Jastrow J. D., Gillette S., Johns A., Wullschleger S. D. *Soil Biology and Biochemistry*. 2014, vol. 69, pp. 147–156.
8. Wright J. P., Jones C. G. *BioScience*. 2006, no. 3 (56), pp. 203–209.
9. Tiunov A. V. *Metabioz v pochvennoy sisteme: vliyanie dozhdevykh chervey na strukturu i funktsionirovanie pochvennoy bioty: avtoref. dis. d-ra biol. Nauk* [Metabiosis in soil system: impact of earthworms on the structure and functioning of soil biota: abstract of thesis of doctor of biological sciences]. Moscow, 2007, 44 p.
10. Zhang C., Mora P., Dai J., Chen X., Giusti-Miller S., Ruiz-Camach N., Lavelle P. etc. *Applied Soil Ecology*. 2016, vol. 104, pp. 54–66.
11. Le Bayon R. S., Bullinger-Weber G., Schomburg A., Turberg P., Schlaepfer R., Guenat C. *Earthworms: Types, Roles and Research*. New York: Nova Science Publishers, 2017, pp. 129–178.
12. Müller G. *Bodenbiologie*. Jena: Fischer, 1965, 889 p.
13. Antoshchenkov V. F., Vasilevskiy V. F., Nasekina L. F. *Dozhdevye chervi v lugovykh pochvakh kak pokazateli rezhima ispol'zovaniya pastbishch* [Earthworms in grassland soil as indicators of using pasture-animal regime]. Ekology. 1980, no. 3, pp. 77–82.
14. Antoshchenkov V. F. *Izmenenie fauny pochv pod vliyaniem pastbishchnogo rezhima: dis. kand. biol. Nauk*. [Changing soil fauna under the influence of pasture-animal regime: thesis of candidate of biological sciences]. Moscow, 1985, 142 p.
15. Antoshchenkov V. F. *Biologicheskie nauki v shkole i vuze* [Biological sciences at school and university]. 2014, no. 15, pp. 12–17.
16. Onrust J., Piersma T. *Ardea*. 2017, no. 2 (105), pp. 153–161.
17. Andres P., Moore J. C., Simpson R. T., Selby G., Cotrufo F., Denef K., Haddix M. L., Shaw E. A., Tomasel C. M., Molowny-Horas R., Wall D. H. *Soil Biology and Biochemistry*. 1997, vol. 97, pp. 131–143.
18. Augustine D. J., Frank D. A. *Ecology*. 2001, no. 11 (82), pp. 3149–3162.
19. Leon Y. S. D., Zou X., Borges S., Ruan X. *Conservation Biology*. 2003, no. 4 (17), pp. 999–1006.
20. Seeber J., Seeber G. U. H., Kössler W., Langel R., Scheu S., Meyer E. *Pedobiologia*. 2005, no. 3 (49), pp. 221–228.
21. Curry J. P., Doherty R., Purvis G., Schmidt O. *Applied Soil Ecology*. 2008, no. 1 (39), pp. 58–64.
22. Rossi J. P., Lavelle P. *Applied Soil Ecology*. 1998, no. 2 (7), pp. 195–199.
23. Burke I. C., Lauenroth W. K., Riggle R., Brannen P., Madigan B., Beard S. *Ecosystems*. 1999, no. 5 (2), pp. 422–438.
24. Adler P., Raff D., Lauenroth W. *Oecologia*. 2001, no. 4 (128), pp. 465–479.
25. Gongal'skiy K. B., Pokarzhevskiy A. D., Savin F. A. *Vliyanie vypasa na prostranstvennoe mikroraspredelenie pochvennykh zhivotnykh v lugovoy stepi Tsentral'no-Chernozemnogo zapovednika* [Impact of pasture on special micro distribution of soil animals in grassland steppe of Central Chernozem nature reserve]. Arid Ecosistems. 2005, vol. 11 (28), pp. 71–76
26. Scheu S., Falca M. *Oecologia*. 2000, no. 2 (123), pp. 285–296.
27. Ivanova N. V., Smirnov V. E., Khanina L. G., Bobrovskiy M. V., Shashkov M. P. *Transformatsiya rastitel'nosti i naseleniya dozhdevykh chervey pri vol'nom vypase zubrov Bison bonasus v shirokolistvennykh lesakh zapovednika «Kaluzhskie zaseki»* [Transformation of vegetation and earthworm population under free bison bonasus pasture in broad-leaved forests of Kaluzhskiye Zaseki nature reserve]. Proceedings of Russian Academy of Sciences. Biological series. 2018, no. 1, pp. 113–122.
28. Geras'kina N. P., Abadonova M. N., Borisova M. S. *Samarskaya Luka. Problemy regional'noy i global'noy ekologii* [Samarskaya Luka. Problems of regional and global ecology]. 2013, vol. 22, no. 4, pp. 117–121.
29. Gilyarov M. S. *Kolichestvennye metody v pochvennoy zoologii* [Quantitative methods in soil zoology]. Moscow: Nauka, 1987, pp. 9–26.
30. Spirin V. A., Shirokov A. I. *Mikologiya i fitopatologiya* [Mycology and phytopathology]. 2002, no. 3 (36), pp. 25–31.
31. *Spravochnik agronoma Nechernozemnoy zony* [Guidebook of agronomist of non-chernozem zone]. Ed. by G. V. Gulyaev. Moscow: Agropromizdat, 1990, 575 p.
32. Vsevolodova-Perel' T. S. *Dozhdevye chervi fauny Rossii. Kadastr i opredelitel'* [Earthworms of the Russian fauna. Cadastre and determinant]. Moscow: Nauka, 1997, 101 p.
33. Perel' T. S. *Rasprostranenie i zakonomernosti raspredeleniya dozhdevykh chervey fauny SSSR* [Distribution and distribution regularities of earthworms of the USSR fauna]. Moscow: Nauka, 1979, 272 p.
34. Plavil'shchikov N. N. *Opredelitel' nasekomykh: kratkiy opredelitel' naibolee rasprostranennykh nasekomykh evropeyskoy chasti Rossii* [Insect ranger: brief ranger of the most common insects of the European part of Russia]. Moscow: Topikal, 1994, 544 p.

35. *Catalogue of Palaearctic Coleoptera: Scarabaeoidea, Scirtoidea, Dascilloidea, Buprestoidea, Byrrhoidea*. Eds. by I. Löbl, A. Smetana. Stenstrup: Apollo Books, 2006, vol. 3, 690 p.
36. *Metodicheskie podkhody k ekologicheskoy otsenke lesnogo pokrova v basseyne maloy reki* [Methodological approaches to ecological assessment of forest cover in a minor river basin] Eds. L. B. Zaugol'nova, T. Yu. Braslavskaya. Moscow: KMK, 2010, 383 p.
37. *Tsenofond lesov Evropeyskoy Rossii* [Price pool of European Russia forests]. Eds. L. B. Zaugol'nova, O. V. Morozova. 2006. Available at: http://cepl.rssi.ru/bio/flora/main.htm (accessed Sept. 15, 2018).
38. Shishov L. L., Tonkonogov V. D., Lebedeva I. I., Gerasimova M. I. *Klassifikatsiya pochv Rossii* [Classification of Russian soils]. Smolensk: Oykumena, 2004, 342 p.
39. Shevchenko N. E. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016, vol. 1 (2), pp. 1–41. DOI 10.21685/2500-0578-2016-2-3.
40. Korochkina L. N. *Voprosy ekologii. T. 6. Voprosy ekologii nazemnykh pozvonochnykh: materialy Chetvertoy ekologicheskoy konferentsii* [Issues of ecology. Volume 6. Issues of soil vertebrates ecology: proceedings of the Fourth ecological conferece]. Moscow, 1962, pp. 78–79.
41. Prizemin A. A., Kochkarev V. R. *Vestnik Orlovskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta* [Proceedings of Oryol State Agrarian University]. 2013, no. 1 (40), pp. 48–53.
42. Evstigneev O. I., Solonina O. V. *Byulleten' MOIP. Otdel biologicheskiy* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series]. 2016, vol. 121, iss. 2, pp. 59–65.
43. Korochkina L. N. *Belovezhskaya pushcha* [Belovezha forest]. Minsk: Uradzhay, 1969, iss. 3, pp. 121–126.
44. Korochkina L. N. *Belovezhskaya pushcha* [Belovezha forest]. Minsk: Uradzhay, 1972, iss. 6, pp. 110–124.
45. Ruess R. W. *Determinants of Tropical Savannas*. Oxford: IRL Press, 1987, pp. 67–91.
46. Zamora R., Hodar J. A., Gomez J. M. *Handbook of functional plant ecology*. New York: Marcel Dekker, 1999, pp. 677–718.
47. Gilyarov M. S. *Problemy pochvennoy zoologii* [Issues of soil zoology]. Minsk: Nauka i tekhnika, 1978, pp. 3–5.
48. Onipchenko, V. G. *Funktsional'naya fitotsenologiya: sinekologiya rasteniy* [Functional phytocenology: plant synecology]. Moscow: Krasand, 2013, 576 p.
49. Barley K. P. *Advances in Agronomy*. 1961, vol. 13, pp. 249–268.
50. Bornemissza G. F. *Australian Meat Research Committee*. 1976, vol. 30, pp. 1–30.
51. Kohlmann B. *Dung Beetle Ecology*. New Jersey: Princeton University Press, 1991, pp. 116–132.
52. Geras'kina A. P. *Trudy zoologicheskogo instituta RAN* [Proceedings of the Institute of Zoology of RAS]. 2016, no. 4, pp. 450–466.
53. Geras'kina A. P., Shevchenko N. E. *Lesovedenie* [Forest science]. 2018, no. 6, pp. 464–478.