

УДК 631.468 DOI 10.21685/2500-0578-2026-2-3

ВКЛАД ПОЧВЕННЫХ САПРОФАГОВ В ЭКОСИСТЕМНЫЕ ПРОЦЕССЫ ЗАВИСИТ ОТ ИХ ОБИЛИЯ И СУММАРНОГО МЕТАБОЛИЗМА. РЕЗУЛЬТАТЫ КОМПЛЕКСНОГО ПОЛЕВОГО ЭКСПЕРИМЕНТА В ШИРОКОМ КЛИМАТИЧЕСКОМ ГРАДИЕНТЕ

И. В. Сотников¹, А. В. Тиунов²^{1,2} Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова Российской академии наук, Москва, Россия¹ vania.sotnikov@ya.ru

Аннотация. Почвенные макросапрофаги являются ключевым компонентом экосистем, регулирующим скорость биогеохимических циклов и физически преобразующим почвенную среду. Современные представления о функциональной роли почвенной макрофауны в глобальном масштабе основаны преимущественно либо на «бинарных» экспериментах (присутствие или отсутствие животных в мешках с опадом), либо на экстраполяции лабораторных оценок трофической или роющей активности на естественные экосистемы. Прямые сопоставления обилия почвенных сапрофагов и их функциональной активности редки и носят локальный характер. Мы впервые провели комплекс полевых экспериментов, одновременно оценивая обилие и метаболизм почвенных сапрофагов и их трофическую и биотурбационную активность. Исследование было выполнено в 10 различных экосистемах, от горной тундры до тропического леса. Мы обнаружили хорошо выраженную зависимость трофической активности, оцененной с помощью bait lamina test, и вклада животных в деструкцию опада от суммарного метаболизма макросапрофагов ($R^2 = 0,73$ и $R^2 = 0,60$ соответственно). Сильная линейная зависимость между двумя методами ($R^2 = 0,52$) открывает возможность экспресс-оценки вклада сапрофагов в деструкцию опада с помощью bait lamina test. Кроме того, мы разработали новый полевой метод оценки интенсивности биотурбации почвенного профиля с помощью трассирующих частиц и показали, что скорость погружения стеклянного бисера в почву хорошо коррелирует с активностью (т.е. скорректированным на температуру обилием) дождевых червей ($R^2 = 0,44$). Однако обилие или метаболизм макросапрофагов оказывают лишь слабое влияние на характер распределения изотопного состава углерода и азота в почвенном профиле. В связи с зависимостью беспозвоночных от температуры, использование метаболизма или иной меры активности животных позволяет значительно лучше предсказывать вклад сапрофагов в экосистемные процессы, чем их обилие (биомасса или численность). Выявленные нами зависимости доказывают возможность использования сведений об обилии и составе сообщества почвенных беспозвоночных для оценки их вклада в важнейшие экосистемные процессы, связанные с деструкцией растительного опада и формированием профиля почвы.

Ключевые слова: экосистемные функции, почвенная биота, экосистемные инженеры, трофическая активность, биотурбация, изотопный профиль почвы, полевые эксперименты, функциометр

Благодарности: выражаем глубокую благодарность Д. Д. Виноградову, К. В. Савельевой, О. Л. Розановой, А. В. Колотей, А. О. Звездину, а также Ф. А. Пландину, И. Д. Цвелеву, А. А. Кудрину и И. Г. Довгоброду за помощь в проведении полевых работ. Благодарим С. М. Цурикова за проведение изотопного анализа почвы и Л. Б. Рыбалова за помощь в идентификации беспозвоночных. Выражаем благодарность сотрудникам Полярно-альпийского ботанического сада имени Н. А. Аврорина Е. А. Боровичеву и Е. И. Копеиной за возможность проведения работ на площадках горной тундры. Благодарим также Совместный Российско-Вьетнамский Тропический научно-исследовательский и технологический центр ИПЭЭ РАН за возможность проведения работы на территориях национальных парков Бидуп-Нуйба и Каттъян.

Финансирование: работа выполнена в рамках темы FFER-2024-0024 Государственного задания ИПЭЭ РАН.

Для цитирования: Сотников И. В., Тиунов А. В. Вклад почвенных сапрофагов в экосистемные процессы зависит от их обилия и суммарного метаболизма. Результаты комплексного полевого эксперимента в широком климатическом градиенте // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2026. Vol. 11 (2). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2026-2-3>

CONTRIBUTION OF SOIL SAPROPHAGES TO ECOSYSTEM PROCESSES DEPENDS ON THEIR ABUNDANCE AND TOTAL METABOLISM. RESULTS OF A COMPREHENSIVE FIELD EXPERIMENT ACROSS A WIDE CLIMATIC GRADIENT

I.V. Sotnikov¹, A.V. Tiunov²

^{1,2} A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

¹ vania.sotnikov@ya.ru

Abstract. Soil macro-saprophages are a key component of ecosystems, regulating the rates of biogeochemical cycles and physically transforming the soil environment. Current understanding of the functional role of soil macrofauna at the global scale is based mainly either on “binary” experiments (presence or absence of animals in litterbags) or on extrapolation of laboratory estimates of trophic or burrowing activity to natural ecosystems. Direct comparisons between the abundance of soil saprophages and their functional activity are scarce and mostly limited to local studies. In this study, for the first time, we conducted a comprehensive set of field experiments simultaneously assessing the abundance and metabolism of invertebrates together with their trophic and bioturbation activity. The study was carried out in 10 ecosystems across a wide climatic gradient, from mountain tundra to tropical rainforest. The total metabolism of macro-saprophages strongly correlated with both trophic activity (bait lamina test, $R^2 = 0.73$) and fauna-mediated litter decomposition ($R^2 = 0.60$). The strong linear relationship between the two methods ($R^2 = 0.52$) suggests that the bait lamina test can be used for rapid assessment of the contribution of saprophages to litter decomposition. In addition, we developed a novel field method for estimating the intensity of soil profile bioturbation using tracer particles and demonstrated that the rate of glass bead incorporation into the soil was strongly correlated ($R^2 = 0.44$) with earthworm activity (i.e., temperature-corrected abundance). However, the abundance or metabolism of macro-saprophages had only a weak effect on the distribution of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values within the soil profile. Because invertebrate activity depends strongly on temperature, using metabolism or other measures of animal activity much better predicts the contribution of saprophages to ecosystem processes than their density or biomass. Our findings demonstrate the potential for using data on the abundance and community composition of soil invertebrates to estimate their contribution to key ecosystem processes associated with plant litter decomposition and soil profile formation.

Keywords: ecosystem functions, soil biota, ecosystem engineers, trophic activity, bioturbation, soil isotope profile, field experiments, functiometer

Acknowledgement: we express our deep gratitude to D.D. Vinogradov, K.V. Savelieva, O.L. Rozanova, A.V. Kolotei, A.O. Zvezdin, as well as to F.A. Plandin, I.D. Tsvelev, A.A. Kudrin and I.G. Dovgobrod for their assistance in conducting fieldwork. We thank S.M. Tsurikov for performing the isotope analysis of the soil and L.B. Rybalov for his help in identifying invertebrates. We also express our gratitude to the staff of the N.A. Avrorin Polar-Alpine Botanical Garden – E.A. Borovichev and E.I. Kopeina – for the opportunity to carry out research at the mountain tundra sites. We also thank the Joint Russian-Vietnamese Tropical Research and Technology Centre of the Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences for the opportunity to conduct research in the territories of Bidoup-Nui Ba and Cat Tien National Parks.

Financing: the work was carried out within the framework of the topic FFER-2024-0024 of the State Assignment of the Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences (IEE RAS).

For citation: Sotnikov I.V., Tiunov A.V. Contribution of soil saprophages to ecosystem processes depends on their abundance and total metabolism. Results of a comprehensive field experiment across a wide climatic gradient. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2026;11(2). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2026-2-3>

Введение

Деятельность почвенных беспозвоночных, и особенно сапро/микробофагов, обеспечивает поддержание биогеохимических циклов и формирование структуры почвы. Теоретически функциональная значимость почвенных сапрофагов в разных экосистемах может быть

рассчитана на основании сведений об их обилии (численности или биомассе), но на практике эта задача не решена. За последние десятилетия накоплены обширные сведения о структуре почвенного населения во всех биомех планеты. Получены и многочисленные оценки влияния животных на скорость деструкции и иные экосистемные процессы. Однако согласованные

комбинированные исследования в этих двух направлениях если и выполняются, то в рамках небольших локальных проектов.

Влияние сапрофагов на почвенные процессы обеспечивается преимущественно двумя типами активности – трофической и средообразующей, или «инженерной» [1]. Трофическая активность сапрофагов приводит к физическому разрушению растительных остатков и регулирует микробную активность [2, 3]. Дождевые черви, термиты и многие другие сапрофаги преобразуют среду обитания путем формирования нор, иных зоогенных структур и перемещения почвенного и растительного материала по профилю почвы [4]. Размер почвенных сапрофагов во многом определяет силу их влияния на экосистемные процессы. Преимущественный вклад макросапрофагов (животных крупнее 2 мм) в механическую деструкцию опада по сравнению с мезофауной был показан во многих работах [5, 6]. Формирование структуры почвы также определяется прежде всего деятельностью крупных беспозвоночных [7, 8].

Экосистемная значимость деятельности почвенных сапрофагов не вызывает сомнений [9, 10], однако арсенал количественных методов оценки их функциональной активности довольно невелик. Наиболее распространенным инструментом оценки вклада сапрофагов в деструкцию остаются сетчатые мешки, ограничивающие доступ к растительным остаткам всем или некоторым размерным группам почвенного населения [11]. Этот метод дает возможность описать динамику деструкционных процессов и оценить вклад почвенных беспозвоночных в широком временном диапазоне – от нескольких недель до многих лет. Трофическую активность почвенных сапрофагов можно измерить с помощью bait lamina test (BLT) [12, 13]. Этот метод заключается в оценке скорости потребления стандартизированной пищевой приманки, размещенной в отверстиях тонких пластин, экспонируемых в почве. Bait lamina test отражает трофическую активность в кратковременный период, поскольку оптимальный срок экспозиции пластин составляет около 10 сут [14, 15].

Для оценки средообразующей активности почвенных беспозвоночных часто используют подсчет количества биогенных структур (копролитов, термитников) на поверхности почвы [16]. Однако многие представители почвенных средообразователей (термиты-гумифаги, эндогеянные дождевые черви) почти не оставляют видимых следов или вообще не появляются на поверхности почвы [17]. Учет нор почвенных животных непосредственно в почве возможен, но чрезвычайно трудоемок [18]. Современные подходы с использованием компьютерной томографии позволяют восстанавливать геометрию

и объем нор роющих животных [19], однако требуют дорогостоящего оборудования и плохо масштабируются. Кроме того, диагностика нор беспозвоночных в естественных монолитах остается сложной методической задачей [20].

Для непосредственной оценки биотурбации верхних горизонтов почвы был предложен ряд методов, основанных на перераспределении контрастных по отношению к окружающей почве субстратов (например, каолина) или стеклянных шариков субмиллиметрового размера [21]. В развитие этих идей в нашей работе мы протестировали два новых подхода. Первый основан на оценке скорости погружения в почву ярко окрашенного стеклянного бисера диаметром 2 мм. Второй подход предполагает, что интенсивная биотурбация почвы должна влиять на распределение изотопного состава углерода (C) и азота (N) в профиле почвы. Увеличение соотношений $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ и $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ по мере деструкции органического вещества и вниз по профилю почвы характерно для большинства экосистем [22, 23]. Деятельность животных, прежде всего занесение свежего растительного материала с поверхности в минеральные горизонты, может нарушать эту закономерность.

Лабораторные исследования трофической и роющей активности животных методически менее сложны; к концу XX в. был накоплен обширный эмпирический материал (например [24, 25]), объем которого с тех пор существенно возрос [26]. Накоплены и обширные данные об обилии и таксономическом составе ключевых групп почвенных животных в разных биомах и природных зонах [27–30]. Интеграция этих сведений позволяет оценить вклад почвенных животных в экосистемные процессы в отдельных экосистемах или в глобальном масштабе [31–33]. Однако получаемые таким образом данные нуждаются в проверке в прямых полевых экспериментах.

В соответствии с теоретическими предположениями, метаанализы, использующие данные об обилии почвенных беспозвоночных, предполагают, что скорость деструкции опада имеет положительную связь с общим обилием почвенной фауны [34] и с обилием дождевых червей [2], но эта связь не всегда очевидна [35]. В других работах [5, 36] отмечены более высокие скорости деструкции опада в экосистемах с высокой плотностью термитов и многоножек. Была также показана связь обилия дождевых червей с объемом нор [37, 38] и количеством копролитов [39, 40], но подобные сведения имеются лишь для немногих экосистем. Таким образом, несмотря на кажущуюся очевидность связи обилия сапрофагов и интенсивности экосистемных процессов, представления о роли животных

в процессах деструкции опада и перемешивании почвы остаются скорее качественными, чем количественными, и не пригодны для глобальных оценок функциональной роли сапрофагов на основании сведений об их обилии и таксономическом составе.

Для установления связи между обилием и функциональной активностью сапрофагов в широких пространственных градиентах необходимо учитывать климатические факторы, в особенности температуру [41]. Интенсивность метаболизма является прямой мерой активности живых организмов. Большие массивы данных выявили эмпирические закономерности, позволяющие оценивать интенсивность метаболизма на основе измерений биомассы особей и температуры окружающей среды [42, 43]. Это существенно облегчает учет зависимости активности беспозвоночных от температуры в экспериментальных работах.

Целью исследования было выявление зависимости между обилием или метаболизмом почвенных макросапрофагов и их трофической активностью, вкладом в деструкцию опада и биотурбацию. Мы провели оценку трофической активности с помощью BLT и оценили вклад животных в деструкцию опада с использованием мешков с опадом. Для оценки интенсивности биотурбации мы проследили скорость погружения яркоокрашенных частиц вглубь почвы и исследовали характер изменения изотопного состава C и N в почвенном профиле. Эти функциональные тесты и оценка обилия почвенных сапрофагов были проведены в 10 экосистемах в широком климатическом градиенте, охватывающем 4 биома. Мы предполагали, что трофическая активность, вклад сапрофагов в деструкцию опада и интенсивность биотурбации положительно связаны с обилием почвенных сапрофагов; показатели трофической активности коррелируют между собой; и, в силу зависимости активности почвенных сапрофагов от температуры, суммарный метаболизм почвенных сапрофагов лучше предсказывает их вклад в экосистемные процессы, чем обилие животных.

Методы

Исследование провели в 5 типах экосистем в широком климатическом градиенте, включая низинный и горный тропические леса южного Вьетнама, лес умеренной зоны, северную тайгу и горную тундру в России. В каждом типе экосистем было заложено по 5 экспериментальных участков в 2 различных биотопах, различающихся по составу и обилию почвенной фауны (всего 50 участков).

В низинных тропических лесах были выбраны 2 биотопа в национальном парке Донгнай (Катъен), в которых в течение многих лет ведутся почвенно-зоологические исследования (Тиунов, 2011) (среднегодовая температура воздуха – 25,5 °C, среднегодовое количество осадков – 2251 мм, высота – 145 м. н.у.м.). Биотоп «Лагерстремия» расположен на темной гумусо-ферралитной бурой почве с доминированием в верхнем древесном ярусе *Lagerstroemia caliculata* и *Tetrameles nudiflora* (11,4293 с.ш.; 107,4275 в.д.). Биотоп «Приречный» расположен на прирусловом валу реки Донгнай на песчаной аллювиальной малогумусной супесчаной почве. В древесном ярусе доминируют *Dipterocarpus alatus*, *Irvingia malayana*, *Hopea odorata*, *Shorea* sp. (11,4434; 107,4356).

В горных тропиках участки располагались на территории национального парка Бидуп-Нуйба (среднегодовая температура – 16,9 °C, среднегодовое количество осадков – 1683 мм, высота – 1527 м. н.у.м.). Один биотоп располагался на легкосуглинистом желтоземе под смешанным хвойно-лиственным лесом с доминированием деревьев из семейств Magnoliaceae, Theaceae, Sapindaceae, Betulaceae, Fagaceae, Pinaceae (12,1848; 108,6866), другой – на аллювиальной среднесуглинистой почве под лиственным лесом возле русла ручья с доминированием Magnoliaceae, Theaceae, Sapindaceae, Betulaceae, Fagaceae (12,1795; 108,6859).

Участки в лесу умеренной зоны располагались в окрестностях биогеоценологической станции ИПЭЭ РАН «Малинки» (среднегодовая температура – 4,7 °C, среднегодовое количество осадков – 637 мм, высота – 189 м. н.у.м, дерново-подзолистые среднесуглинистые почвы). Одна (55,4571; 37,1809) находилась в смешанном насаждении с преобладанием ели (*Picea abies*) и березы (*Betula pendula*), а другая (55,4612; 37,1862) в мертвопокровном ельнике.

Экспериментальные участки северной тайги располагались на Енисейской экологической станции ИПЭЭ РАН «Мирное», Красноярский край (среднегодовая температура – 3,8 °C, среднегодовое количество осадков – 589 мм, высота – 41 м. н.у.м.). Северотаежные биотопы были представлены высокоствольным кедром (*Pinus sibirica*) (62,3052; 89,0175) на дерновой оподзоленной среднегумусной почве и кедром смешанным с доминированием *Carex* sp. в травянистом ярусе на дерново-слабоподзолистой среднегумусной почве (62,2937; 89,0230).

Площадки горной тундры располагались на территории Полярно-Альпийского ботанического сада им. А. Н. Аврорина КНЦ РАН (Мурманская обл.), гора Вудъяврчорр (среднегодовая

температура $-1,9^{\circ}\text{C}$, среднегодовое количество осадков – 585 мм, высота – 402 м. н.у.м). Доминирующий тип почв – подбуры. В кустарничковой тундре (67,6428; 33,6531) преобладали водяника (*Empetrum hermaphroditum*) и карликовая береза (*Betula nana*), с участием черники (*Vaccinium myrtillus*) и голубики (*Vaccinium uliginosum*). В олуговелой тундре (67,6425; 33,6540) доминировали злаки (*Avenella flexuosa*, *Juncus trifidus*, *Festuca ovina*, *Nardus stricta*, *Carex bigelowii*).

На всех экспериментальных участках для оценки трофической активности и вклада беспозвоночных в деструкцию растительных остатков использовали BLT и мешки с опадом. Для оценки биотурбации использовали два подхода – первый основан на подсчете количества частиц, мигрировавших вглубь почвы, второй – на характере изменения изотопного состава углерода и азота на фоне снижения общего содержания этих элементов вниз по почвенному профилю.

Скорость деструкции опада (Litter bags)

В качестве опада использовали опад березы (*Betula pendula*) для умеренных, таежных и тундровых экосистем и опад лагестремии (*Lagerstroemia calyculata*) для тропических экосистем. Свежий опад высушивали в течение 2 дней при температуре $+60^{\circ}\text{C}$ и помещали 5 г в мешки размером 15×15 см. Для предотвращения повреждения мешков термитами мешки изготавливали из металлической сетки. Мы использовали 2 размера ячеек мешков – 5 мм (для доступа всей почвенной фауны) и 1,2 мм для исключения доступа макрофауны. На каждом экспериментальном участке располагали 3 или 4 мешка каждого размера ячеек (16 мешков каждого размера ячеек на один биотоп, всего 320 мешков). Мешки закладывали в начале влажного сезона в тропиках (июнь), в июле на участках горной тундры, в августе в северной тайге и в октябре в смешанном лесу. Время экспонирования составляло 1 год для всех биотопов кроме низинных тропиков, в которых продолжительность экспозиции мешков была сокращена до 7 месяцев (июнь – декабрь) из-за высокой интенсивности деструкции. После сбора мешков опад вынимали, отмывали от частиц почвы, высушивали при $+60^{\circ}\text{C}$ и взвешивали.

Для расчета скорости деструкции опада использовали константу k : $M_t = M_0 \cdot e^{-kt}$, где M_0 и M_t – исходная масса опада и масса опада в конце времени экспонирования; t – время в днях [44]. В мешках из мелкой сетки деструкции опада способствовали микроорганизмы, микрофауна и мезофауна, а в мешках из крупной

сетки – микроорганизмы и беспозвоночные всех размерных классов, включая макрофауна. Для разделения вклада разных групп почвенной фауны в деструкцию опада используют показатели, основанные на отношении скоростей разложения в мешках, в которые был обеспечен доступ разных размерных классов организмов [45, 46]. Для расчета вклада макрофауны в деструкцию опада мы использовали натуральный логарифм силы эффекта (*logarithm response ratio*, *LRR*). $LRR = \ln(k_5/k_{1.2})$, где k_5 и $k_{1.2}$ – константы деструкции опада в мешках с размером ячеек 5 мм (с доступом к опад всей фауны) и 1,2 мм (без доступа макрофауны к опад), соответственно [3, 47]. Поскольку вклад макросапрофагов в механическую деструкцию опада сильно превышает вклад мезосапрофагов [5, 6], мы не использовали мешки, ограничивающие доступ всей почвенной фауны, и не рассчитывали соответствующий показатель для мезофауны.

В биотопе «Приречный» в низинных тропиках отмечено высокое обилие инвазивного почвенного дождевого червя *Pontoscolex corethrurus* [48], который доминирует по обилию и биомассе среди почвенного населения. Этот вид привлекает энергию из диспергированного почвенного органического вещества и корневых выделений [49]. Следовательно, его роль в разложении растительного опада в мешках, размещенных на поверхности почвы, была незначительной. В связи с этим мы исключили данные с этой площадки при анализе вклада фауны в деструкцию наземного опада.

Трофическая активность (Bait lamina test, BLT)

Для оценки трофической активности сапрофагов использовали пластиковые пластины длиной 16 см и шириной 0,5 см. В пластинах имелось 16 отверстий диаметром 2 мм на расстоянии 0,5 см. В качестве приманки использовали смесь порошкообразной крапивы (*Urtica dioica*) и микрокристаллической целлюлозы в отношении 3:7. Полученную смесь смачивали водой, тщательно перемешивали до пастообразного состояния и помещали в отверстия пластин. Чтобы избежать образования полостей и трещин в приманке, отверстия заполняли дважды [12, 13]. На каждом участке располагали 16 пластин по регулярной сетке 4×4 с расстоянием 10 см между пластинами. Всего было заложено 800 пластин. Пластины размещали вертикально так, чтобы верхнее отверстие было на 0,5 см ниже уровня почвы. Предварительно прорезали в почве щель с помощью ножа. Эксперимент проводили в период высокой активности

почвенной фауны – начало влажного сезона (июнь) в тропиках, июль в умеренной зоне и горной тундре и август в северной тайге.

Время экспонирования пластин составляло 10 дней, за исключением экосистем низинных тропиков, для которых в предварительных экспериментах было показано, что более 80 % отверстий было пустым через 7 дней (А. Кудрин, личное сообщение). В связи с этим экспонирование пластин на экспериментальных участках низинных тропиков было сокращено до 7 дней. Пластины изымали из почвы, замораживали, чтобы остановить биологическую активность, и затем высушивали. Подсчет количества съеденной в отверстиях приманки проводили по трехбалльной системе, где 0 – приманка не тронута, 0,5 – заметная часть приманки съедена беспозвоночными, 1 – приманка в отверстии отсутствует. Более дробная схема подсчета позволяет получать более точные результаты [50]. Трофическую активность рассчитывали как относительное количество потребленной приманки (%) и нормировали на число дней экспозиции пластинок. Более подробные сведения о методах и результатах экспериментов с мешками с опадом и оценкой трофической активности сапрофагов приведены в готовящейся публикации (Sotnikov et al., in preparation).

Оценка интенсивности биотурбации с помощью трассирующих частиц

Использованный для оценки биотурбации подход основывался на допущении, что дождевые черви способны перемещать по почвенному профилю твердые частицы. Это явление было описано Дарвином [9] и подтверждено более поздними исследованиями переноса семян растений [51, 52] или частиц микропластика [53, 54]. Этот феномен может быть использован для количественной оценки интенсивности зоогенной биотурбации.

На каждом экспериментальном участке было заложено две микроплощадки (10 × 10 см), слегка углубленных (~0,5 см) относительно поверхности почвы. На каждую микроплощадку вносили 40 мл (~4500 частиц) ярко окрашенного красного стеклянного бисера (диаметр – 2 мм, плотность $\rho = 2,5 \text{ г/см}^3$), который служил инертным трассером. Бисер слегка присыпали почвой, микроплощадки выравнивали, а поверхность покрывали естественной подстилкой. Через год каждую микроплощадку окапывали с трех сторон и острым ножом срезали горизонтальные слои почвы до глубины 10 см. Толщина отдельных слоев варьировала от 1 до 2 см в зависимости от обилия корней. Собранные образцы почвы просеивали через сито с диаметром

отверстий 1,5 мм и подсчитывали количество частиц бисера в каждом слое. Биотоп хвойно-лиственного леса горных тропиков не был использован в анализе из-за затопления площадок в момент отбора образцов. Участки горной тундры также не попали в анализ из-за толстого торфяного слоя верхнего горизонта (более 15 см) и полного отсутствия следов биотурбации. Для количественной оценки интенсивности миграции бисера мы рассчитали коэффициент k экспоненциальной зависимости ($y = b \cdot e^{-kx}$) между количеством частиц бисера и глубиной почвы, где x – глубина в сантиметрах; y – количество частиц бисера. Для анализа использовали только статистически-значимые коэффициенты k . Более подробно методы и результаты эксперимента с бисером описаны в отдельной публикации (Sotnikov et al., submitted).

Анализ изотопного профиля почвы

Процессы деструкции органического вещества связаны с изменением изотопного состава углерода и азота [55]. Более тяжелые изотопы (^{13}C и ^{15}N) более инертны и задерживаются в системе, в то время как более легкие атомы (^{12}C и ^{14}N) имеют несколько больший шанс ее покинуть в газообразных или растворимых подвижных соединениях [56, 57]. Как следствие, для большинства почв характерно увеличение содержания ^{13}C (величины $\delta^{13}\text{C}$) на фоне снижения общей концентрации углерода с глубиной [22]. Для азота (величина $\delta^{15}\text{N}$) показана схожая динамика [58]. Изменение изотопного состава элементов на фоне снижения концентрации отражает интенсивность разложения органического вещества. В качестве меры скорости оборота органического вещества принято использовать угол наклона (β -коэффициент) регрессионной прямой на графике, где по оси X отложен логарифм валового содержания элемента, а по оси Y его изотопный состав [59]. β -коэффициент всегда имеет отрицательную величину. Увеличение угла наклона отражает большую скорость обогащения органического вещества тяжелыми изотопами, что указывает на активность метаболических процессов. В разных работах показано, что β -коэффициент хорошо коррелирует со среднегодовой температурой и количеством осадков, отражая скорость трансформации органического вещества и активность почвенных микроорганизмов [59, 60].

Почвенные беспозвоночные, в особенности дождевые черви, способствуют переносу свежего, слабо разложившегося растительного материала в глубокие слои почвы, приводя к увеличению содержания органического вещества в толще почвенного профиля [61], но и

увеличивают микробную активность и скорость вымывания минеральных соединений азота [62, 63]. Следовательно, можно ожидать, что β -коэффициент должен различаться в почвах с высоким и низким уровнем биотурбации.

Для того, чтобы проверить возможность использования β -коэффициента в качестве меры биотурбации, на каждом экспериментальном участке были отобраны образцы почвы с глубин 0, 5, 10, 20 и 30 см. Валовое содержание и изотопный состав углерода и азота (соотношения $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ и $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) в высушенных образцах определяли на комплексе оборудования, состоящем из элементного анализатора Flash 1112 и изотопного масс-спектрометра Thermo Delta V Plus в Центре коллективного пользования «Инструментальные методы в экологии» при ИПЭЭ РАН. Изотопный состав углерода и азота выражали в тысячных долях отклонения от международного стандарта (vPDB и атмосферного азота), δ (‰). На основе полученных значений рассчитывали β -коэффициенты изотопного профиля каждой площадки. Для нормализации данных статистически значимые коэффициенты β_{C} и β_{N} лог-трансформировали ($\text{Ln}(-\beta_{\text{C}})$; $\text{Ln}(-\beta_{\text{N}})$).

Учет почвенных беспозвоночных

На каждом экспериментальном участке одновременно с оценкой трофической активности, размещением частиц бисера и отбором проб почвенного профиля проводили учет почвенной макрофауны по стандартной методике [64]. Учет макрофауны (животные крупнее 2 мм) проводили ручным разбором подстилки и почвы с площади 25×25 см до глубины 10 см. Фиксированных в этиловом спирте животных определяли до уровня отряда или семейства. Для дальнейших анализов использовали только основные группы крупных почвенных сапрофагов (отдельные семейства Coleoptera, Diplopoda, Isopoda, Crassidictellata, Termites). Усредненные данные по обилию термитов на экспериментальных площадках в тропических низинных экосистемах были взяты из работы [65]. Термиты практически отсутствовали в горном тропическом лесу [66].

Учет температурной зависимости активности беспозвоночных

Для учета зависимости активности беспозвоночных от температуры рассчитывали метаболизм сообществ почвенной макрофауны. Для этого рассчитывали метаболизм отдельных особей, исходя из оценок массы тела животных и температуры по уравнению, содержащему коэффициенты для различных филогенетических групп животных [43]. Для Isopoda поправочные коэффициенты

отсутствуют, поэтому для них были использованы коэффициенты для насекомых. Данные о средней индивидуальной биомассе членистоногих были взяты из работы [67]. Биомассу червей определяли взвешиванием с точностью до 1 мг. Для корректировки потери биомассы после фиксации в этаноле использовали коэффициент 0,586 [68]. Поскольку продолжительность экспозиции мешков с опадом и пластин в BLT сильно различалась, были выполнены два расчета метаболизма с разными показателями температуры почвы на глубине 0–5 см из базы SoilTemp [69]. В экспериментах с мешками использовали среднегодовую температуру почвы, в том числе и в низинных тропиках (где время экспозиции мешков было сокращено), поскольку в этих экосистемах температура на протяжении года меняется мало [70]. В экспериментах с BLT брали среднюю температуру месяца, в который проводилась оценка активности. Полученные значения метаболизма для каждого таксона умножали на обилие животных на исследованных площадках, получая значения метаболизма сообщества, $\text{Дж ч}^{-1} \text{м}^{-2}$.

Интенсивность миграции бисера по почвенному профилю определяется, видимо, не столько биомассой дождевых червей, сколько их обилием. В связи с этим для учета изменения активности животных в климатическом градиенте мы использовали множитель, соответствующий температурному коэффициенту $Q_{10} = 2$ [71]. Множитель был равен 1 (т.е. обилие червей умножали на 1) для региона с самой низкой среднегодовой температурой (северная тайга) и удваивали при каждом повышении среднегодовой температуры на 10°C . Полученные значения интерпретировались как показатель активности дождевых червей.

Анализ данных

Обработку данных проводили в программной среде R. Для установления связи между обилием или метаболизмом почвенных сапрофагов с их трофической или инженерной активностью использовали линейную регрессию на основе первичных или лог-трансформированных данных. Подбор формулы регрессии делали на основании максимального значения R^2 . Визуализацию данных проводили с использованием пакета ggplot2.

Результаты

Ни общее обилие беспозвоночных, ни обилие дождевых червей не были связаны со среднегодовой температурой почвы в исследованных биотопах (рис. 1). Потребление приманки

в отверстиях BLT ($R^2 = 0,27$) и вклад макрофауны в деструкцию опада (параметр LRR , $R^2 = 0,09$) возрастали с повышением среднегодовой

температуры почвы, тогда как «изотопные» коэффициенты β для азота или углерода не были связаны с температурой (рис. 2).

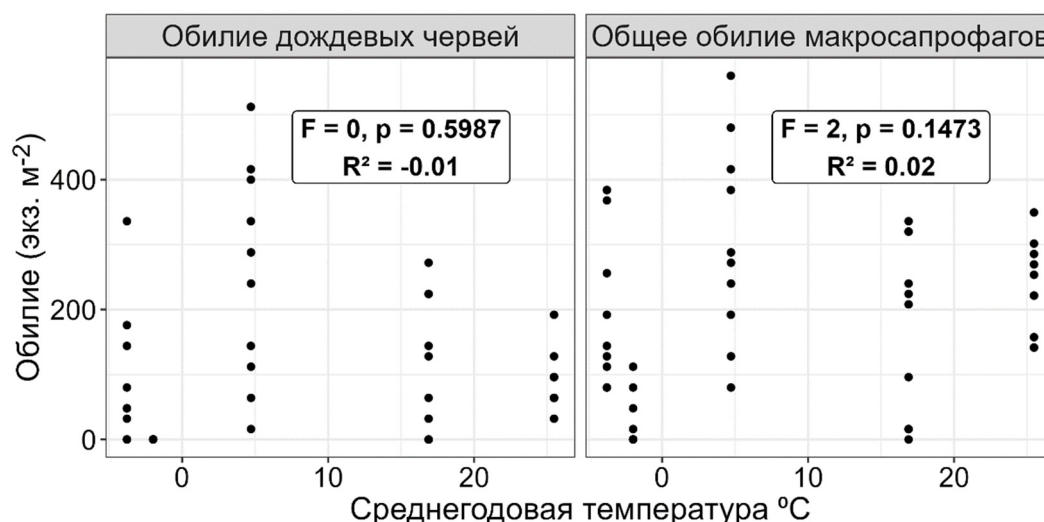


Рис. 1. Связь обилия дождевых червей и общего обилия макросaproфагов со среднегодовой температурой верхнего горизонта почвы (MAT) в исследованных экосистемах. Каждая точка – результат оценки обилия животных на одном экспериментальном участке; в отдельных случаях точки сливаются

Fig. 1. Relationship between earthworm abundance and total macrosaprophage abundance and average annual soil temperature (MAT) in the studied ecosystems. Each point represents the estimated abundance of animals in one experimental plot; in some cases, the points merge

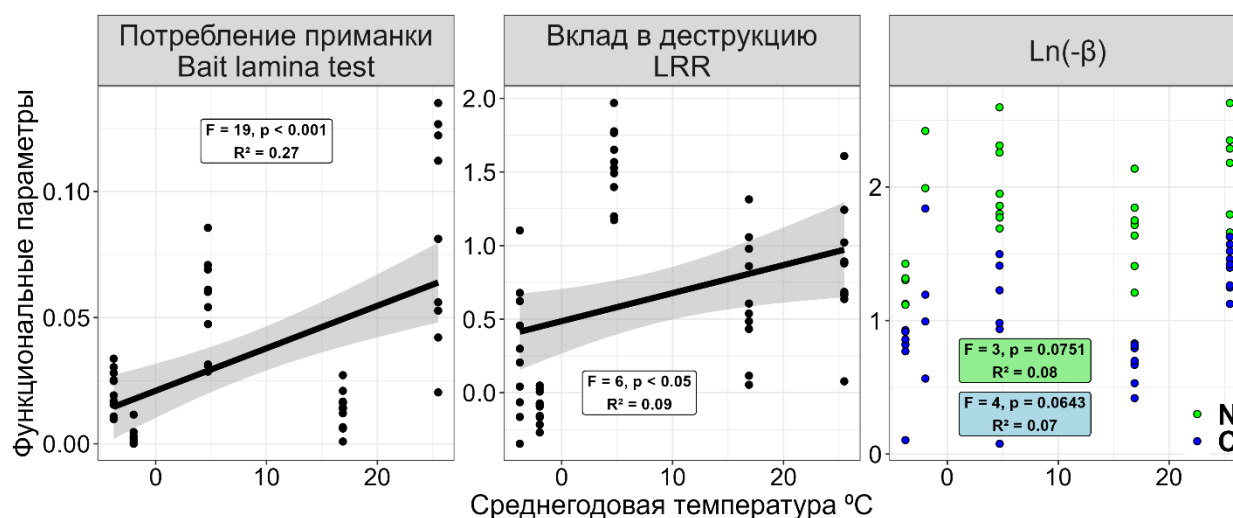


Рис. 2. Связь параметров функциональной активности почвенных сапрофагов со среднегодовой температурой почвы. Показаны параметры линейной регрессии

Fig. 2. Relationship between the functional activity parameters of soil saprophages and average annual soil temperature. Linear regression parameters are shown

Обилие макросaproфагов имело значимую положительную связь с интенсивностью потребления приманки ($R^2 = 0,19$) и вкладом макросaproфагов в деструкцию опада на поверхности почвы ($R^2 = 0,45$) и не имело связи с коэффициентами β для углерода и азота. Интенсивность погружения бисера была положительно связана с обилием дождевых червей ($R^2 = 0,12$).

Метаболизм или активность почвенных сапрофагов имели намного более выраженную связь с функциональными параметрами; для трофической активности и вклада в деструкцию опада коэффициенты детерминации превышали 50 % (рис. 3). Коэффициенты β для углерода и азота также были связаны с метаболизмом сообщества, хотя величины R^2 были невелики.

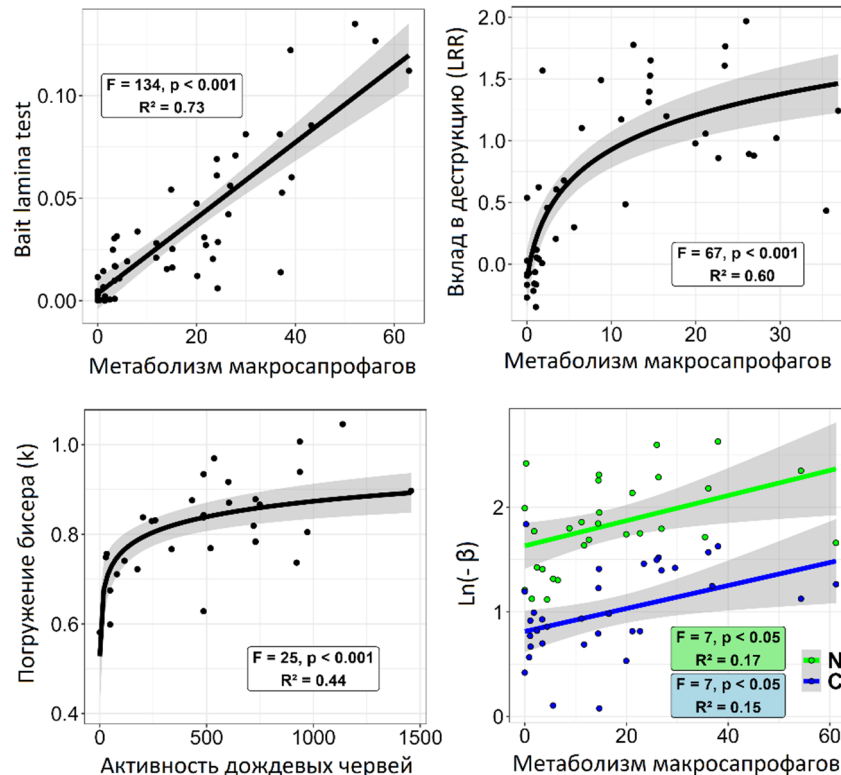


Рис. 3. Связь метаболизма сообществ макросaproфагов с измеренными параметрами трофической (потребление приманки в Bait lamina test и вклад в деструкцию опада) и биотурбационной активности (интенсивность погружения бисера и β -коэффициенты). Для оценки связи обилия фауны с интенсивностью миграции бисера использовали только данные об обилии («активности») дождевых червей (см. методы). При оценке вклада макрофауны в деструкцию опада исключен приречный биотоп низинных тропиков (см. методы). Показаны параметры линейной или логарифмической регрессии

Fig. 3. Relationship between macrosaprophage community metabolism and measured parameters of trophic (bait consumption in the Bait lamina test and contribution to litter degradation) and bioturbation activity (bead sinking rate and β -coefficients). To assess the relationship between faunal abundance and bead migration rate, only earthworm abundance ("activity") data were used (see methods). When assessing the contribution of macrofauna to litter degradation, the lowland tropical riverine biotope was excluded (see methods). Parameters of linear or logarithmic regression are shown

Трофическая активность (в BLT) и вклад макрофауны в деструкцию растительного опада на поверхности почвы (в мешках с опадом)

коррелировали между собой. Параметры биотурбационной активности не показали значимой корреляции (рис. 4).

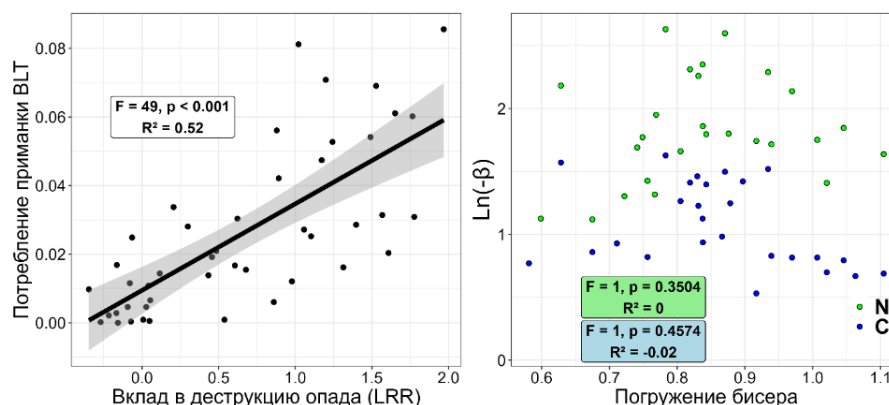


Рис. 4. Связь между измеренными параметрами трофической и биотурбационной активности. Показаны параметры линейной регрессии

Fig. 4. Relationship between measured parameters of trophic and bioturbation activity. Linear regression parameters are shown

Обсуждение

Использование сведений об обилии и составе сообщества почвенных беспозвоночных для предсказания их экосистемных функций – необходимый этап развития экосистемной экологии и формирования адекватных моделей биогеохимических циклов [10]. Роль почвенных сапрофагов в деструкции растительных остатков и формировании почвенного профиля давно установлена и не подлежит сомнению [9, 25, 26]. Накоплены обширные сведения о составе почвенного населения, в том числе макросапрофагов, в разных биотомах [27]. Однако крупномасштабные эксперименты, анализирующие связь между обилием почвенных беспозвоночных и их экологическими функциями, практически отсутствуют. Выводы о роли почвенного населения в экосистемных процессах в глобальном масштабе основываются на экстраполяции результатов частных и лабораторных экспериментов (например [32]) и теоретических соображениях, которые в последние годы подкрепляются результатами метаанализов [3, 16]. Подтверждая нашу первую гипотезу, мы впервые в прямом эксперименте на широком климатическом градиенте показали зависимость ключевых экосистемных процессов деструкции опада и биотурбации от обилия и активности почвенных беспозвоночных. Это открывает новые пути для включения почвенных животных в глобальные модели баланса углерода и иных связанных с почвой процессов [4].

Обилие макрофауны, трофическая активность и деструкция опада

Использование мешков с опадом – очень распространенный способ оценки вклада животных в деструкцию. Его наиболее популярная версия включает бинарный подход (присутствие/отсутствие животных или отдельных размерных групп). Информация об обилии или разнообразии почвенного населения если и используется, то основывается на учете беспозвоночных, обнаруженных в мешках в момент их сбора [35]. Однако макросапрофагам, играющим ключевую роль в процессах деструкции, таким как термиты, дождевые черви, диплоподы, свойственно активное перемещение, и они могут не обнаруживаться в мешках с опадом в момент их сбора. Тем не менее наши результаты в целом совпадают с общими закономерностями, выявленными при учете беспозвоночных внутри мешков [46, 72], а также крупными метаанализами [2, 34]. В совокупности, теоретические соображения, метаанализы и наши экспериментальные

результаты доказывают возможность адекватной оценки вклада макросапрофагов в деструкцию растительного опада на основании сведений об их обилии (или метаболизме, см. ниже).

Мы также обнаружили сильную ($R^2 = 0,73$) связь между метаболизмом макросапрофагов и потреблением приманки в BLT. Эта зависимость ожидаема, хотя в других экспериментах связь трофической активности с общим обилием почвенных беспозвоночных часто не выявляется [14, 73, 74]. Это может быть связано с тем, что большинство работ имели сравнительно небольшой пространственный масштаб, что не позволило создать достаточный градиент обилия животных для получения статистически значимых связей. Кроме того, в ряде экспериментов использовали обилие всей почвенной фауны, включая хищников, которые могут оказывать только косвенное влияние на трофическую активность сапрофагов. Это частично подтверждается наличием значимых зависимостей трофической активности от обилия отдельных групп сапрофагов – коллембол и энхитреид [75].

Использованные нами методы оценки интенсивности потребления беспозвоночными растительных остатков сильно различались по времени экспозиции (7 месяцев или год для мешков с опадом и 7–10 дней для BLT) и локализации в почвенном профиле (мешки лежали на поверхности, а пластины были погружены в минеральную почву). Несмотря на это, в соответствии с нашей второй гипотезой, они показали согласованную изменчивость в ряду исследованных экосистем. Ранее подобная согласованность была отмечена только в локальных исследованиях [76, 77]. Наблюдаемая нами жесткая корреляция между двумя методами (см. рис. 4) позволяет предположить возможность экспресс-оценки вклада почвенных животных в деструкцию опада с помощью оперативного и малозатратного метода BLT.

Обилие и активность макрофауны и биотурбация

Активность (т.е. скорректированное на температуру обилие) дождевых червей объясняла значительную долю вариации интенсивности погружения бисера вглубь почвенного профиля. Ранее для оценки активности биотурбации почвы использовали окрашенный песок или частицы вольфрама [78, 79]. Однако небольшой размер этих частиц затрудняет их применение в полевых условиях. Поскольку нами использовались относительно крупные частицы бисера (2 мм в диаметре), их перемещение вряд ли могло быть связано с активностью более мелких

почвенных животных или пассивным переносом с водными потоками. Последнее подтверждается отсутствием значимой связи скорости погружения бисера со среднегодовым количеством осадков (Sotnikov et al., submitted). Таким образом, нами предложен простой в использовании метод оценки инженерной активности крупных почвенных сапрофагов.

Вопреки нашим ожиданиям, обилие почвенной макрофауны не было связано с характером распределения изотопного состава C и N по почвенному профилю. Однако метаболизм сапрофагов относительно слабо, но статистически значимо, был связан с β -коэффициентом ($R^2 = 0,17$ для $\text{Ln}(-\beta_N)$ и $R^2 = 0,15$ для $\text{Ln}(-\beta_C)$). Эта связь предполагает, что при увеличении активности животных модуль β -коэффициента растет, т.е. интенсивность накопления тяжелых изотопов вниз по почвенному профилю увеличивается. Следовательно, предполагаемый перенос беспозвоночными органического вещества из подстилки в минеральную почву не приводит к сглаживанию вариации изотопного состава углерода и азота в профиле почвы. Напротив, увеличение модуля β , по-видимому, можно трактовать как свидетельство увеличения микробной активности и микробного фракционирования изотопов углерода и азота [80, 81]. В глобальном метаанализе [60] было показано, что модуль β имеет сильную положительную связь с нормированным на содержание органического вещества дыханием почвы.

Вероятно, заносимый с поверхности опад не вносит значительный вклад в формирование органического вещества почвы, а общая биомасса почвенных беспозвоночных слишком мала по сравнению с биомассой корней и микроорганизмов [82, 83]. Во всяком случае, малые коэффициенты детерминации предполагают, что использованная нами интегральная характеристика изотопного профиля почвы (коэффициент β) не позволяет эффективно оценивать интенсивность биотурбации.

Учет зависимости активности беспозвоночных от температуры

Температура является одним из важнейших факторов, определяющих функционирование почвенной биоты. Беспозвоночные, обитающие в более теплом климате, имеют повышенный уровень метаболизма, что вынуждает их потреблять большее количество пищи для поддержания жизнедеятельности [67]. Эта очевидная зависимость требует введения поправочных коэффициентов при сравнении результатов измерения функциональной активности почвенных животных в разных регионах [3, 32].

В этой работе для учета температурной зависимости мы использовали либо совокупный метаболизм почвенных макросапрофагов, либо «активность» дождевых червей. В соответствии с нашей третьей гипотезой, эти параметры позволяют значительно лучше предсказывать вклад сапрофагов в экосистемные процессы, чем их обилие.

В нашем исследовании обилие всех почвенных сапрофагов, и в частности дождевых червей, не коррелировало со средней годовой температурой почвы (MAT, см. рис. 1). Однако, как трофическая активность, так и вклад животных в деструкцию наземного опада, были положительно связаны с MAT (см. рис. 2), отражая общее увеличение активности почвенной биоты в более теплых регионах. Однако степень этой зависимости (R^2) была значительно меньше, чем зависимость соответствующих параметров от совокупного метаболизма почвенных сапрофагов (см. рис. 3).

При расчете метаболизма и активности мы допустили ряд упрощений; в частности, мы основывали все вычисления на среднегодовой температуре почвы, не принимая во внимание прекращение активности животных при отрицательной температуре или в сухой период в тропических лесах. Наши сведения об обилии животных основаны на однократных учетах; кроме того, мы не измеряли непосредственно биомассу почвенных животных (за исключением дождевых червей). Эти очевидные недостатки могут быть исправлены в дальнейших исследованиях, но нет сомнения, что учет температурной зависимости активности беспозвоночных позволяет получать более точные оценки влияния фауны на важнейшие экосистемные процессы, связанные с деструкцией опада и биотурбацией в широких климатических градиентах.

Заключение

Впервые на широком климатическом градиенте экспериментально показано наличие прямой связи между обилием и метаболизмом почвенных макросапрофагов с их трофической и биотурбационной активностью. Кроме того, мы разработали новый полевой метод оценки интенсивности биотурбации почвенного профиля с помощью трассирующих частиц и обнаружили высокую корреляцию между разными способами оценки трофической активности сапрофагов, что указывает на возможность экспресс-оценки вклада почвенных животных в деструкцию опада с помощью оперативного BLT.

В связи с зависимостью беспозвоночных от температуры, использование метаболизма

или иной меры активности животных позволяет значительно лучше предсказывать вклад сапрофагов в экосистемные процессы, чем их обилие (биомасса или численность). Выявленные нами зависимости доказывают возможность использования уже имеющихся обширных сведений

об обилии и составе сообщества почвенных беспозвоночных для оценки их вклада в глобальные экологические процессы. Это может значительно повысить точность существующих моделей динамики углерода в почве и иных ключевых параметров экосистем.

Список литературы

1. Стриганова Б. Структура и функции сообществ почвообитающих животных // Структурно-функциональная роль почв и почвенной биоты в биосфере. М. : Наука, 2003. С. 151–174.
2. Huang W., González G., Zou X. Earthworm abundance and functional group diversity regulate plant litter decay and soil organic carbon level: A global meta-analysis // *Applied Soil Ecology*. 2020. Vol. 150. P. 103473. doi: 10.1016/j.apsoil.2019.103473
3. Zeng X., Gao H., Wang R. [et al.]. Global contribution of invertebrates to forest litter decomposition // *Ecology Letters*. 2024. Vol. 27. e14423. doi: 10.1111/ele.14423
4. Deckmyn G., Flores O., Mayer M. [et al.]. KEYLINK: towards a more integrative soil representation for inclusion in ecosystem scale models. I. review and model concept // *PeerJ*. 2020. Vol. 8. e9750. doi: 10.7717/peerj.9750
5. Handa I. T., Aerts R., Berendse F. [et al.]. Consequences of biodiversity loss for litter decomposition across biomes // *Nature*. 2014. Vol. 509. P. 218–221. doi: 10.1038/nature13247
6. Li K., Song L., Ran Q. [et al.]. Global meta-analysis reveals differential effects of climate and litter quality on soil fauna-mediated litter decomposition across size classes // *Geoderma*. 2024. Vol. 450. P. 117042. doi: 10.1016/j.geoderma.2024.117042
7. Coleman D. C., Geisen S., Wall D. H. Soil fauna: occurrence, biodiversity, and roles in ecosystem function // *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry*. Elsevier, 2024. P. 131–159. doi: 10.1016/B978-0-12-822941-5.00005-3
8. Maaß S., Caruso T., Rillig M. C. Functional role of microarthropods in soil aggregation // *Pedobiologia*. 2015. Vol. 58. P. 59–63. doi: 10.1016/j.pedobi.2015.03.001
9. Darwin C. The Formation of Vegetable Mould, Through the Action of Worms, with Observations on Their Habits. London : J. Murray, 1881. 326 p.
10. Filser J., Faber J. H., Tiunov A. V. [et al.]. Soil fauna: key to new carbon models // *SOIL*. 2016. Vol. 2. P. 565–582. doi: 10.5194/soil-2-565-2016
11. Kampichler C., Bruckner A. The role of microarthropods in terrestrial decomposition: a meta-analysis of 40 years of litterbag studies // *Biological Reviews*. 2009. Vol. 84. P. 375–389. doi: 10.1111/j.1469-185X.2009.00078.x
12. Helling B., Pfeiff G., Larink O. A comparison of feeding activity of collembolan and enchytraeid in laboratory studies using the bait-lamina test // *Applied Soil Ecology*. 1998. Vol. 7. P. 207–212. doi: 10.1016/S0929-1393(97)00065-6
13. von Törne E. Assessing feeding activities of soil-living animals: I. Bait-lamina-tests // *Pedobiologia*. 1990. Vol. 34. P. 89–101. doi: 10.1016/S0031-4056(24)00012-X
14. Gongalsky K. B., Pokarzhevskii A. D., Filimonova Z. V. [et al.]. Stratification and dynamics of bait-lamina perforation in three forest soils along a north – south gradient in Russia // *Applied Soil Ecology*. 2004. Vol. 25. P. 111–122. doi: 10.1016/j.apsoil.2003.09.001
15. Vorobeichik E. L., Bergman I. E. Bait-Lamina Test in the Assessment of Polluted Soils: Choice of Exposure Duration // *Russian Journal of Ecology*. 2020. Vol. 51. P. 430–439. doi: 10.1134/S1067413620050136
16. Wu D., Du E., Eisenhauer N. [et al.]. Global engineering effects of soil invertebrates on ecosystem functions // *Nature*. 2025. Vol. 640. P. 120–129. doi: 10.1038/s41586-025-08594-y
17. van der Meij W. M., Riedesel S., Reimann T. Mixed Signals: interpreting mixing patterns of different soil bioturbation processes through luminescence and numerical modelling // *SOIL*. 2025. Vol. 11. P. 51–66. doi: 10.5194/soil-11-51-2025
18. Kretzschmar A. Description des galeries de vers de terre et variations saisonnières des réseaux (observations en conditions naturelles) // *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*. 1982. Vol. 19. P. 576–591.
19. Cheik S., Bottinelli N., Minh T. T. [et al.]. Quantification of Three Dimensional Characteristics of Macrofauna Macropores and Their Effects on Soil Hydraulic Conductivity in Northern Vietnam // *Frontiers in Environmental Science*. 2019. Vol. 7. doi: 10.3389/fenvs.2019.00031
20. Leue M., Uteau-Puschmann D., Peth S. [et al.]. Separation of Soil Macropore Types in Three-Dimensional X-Ray Computed Tomography Images Based on Pore Geometry Characteristics // *Vadose Zone Journal*. 2019. Vol. 18. P. 1–13. doi: 10.2136/vzj2018.09.0170
21. Jimenez J. J., Filser J., Barot S. [et al.]. Soil fauna: key to soil organic matter dynamics and modelling: Handbook of methods. Brussels : COST Action ES1406, 2020. 64 p.
22. Acton P., Fox J., Campbell E. [et al.]. Carbon isotopes for estimating soil decomposition and physical mixing in well-drained forest soils // *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*. 2013. Vol. 118. P. 1532–1545. doi: 10.1002/2013JG002400
23. Potapov A. M., Tiunov A. V., Scheu S. Uncovering trophic positions and food resources of soil animals using bulk natural stable isotope composition // *Biological Reviews*. 2019. Vol. 94. P. 37–59. doi: 10.1111/brv.12434

24. Bolton P. J., Phillipson J. Burrowing, Feeding, Egestion and Energy Budgets of *Allolobophora rosea* (Savigny) (Lumbricidae) // *Oecologia*. 1976. Vol. 23. P. 225–245.
25. Стриганова Б. Р. Питание почвенных сапрофагов. М. : Наука, 1980. 244 с.
26. Potapov A. M., Beaulieu F., Birkhofer K. [et al.]. Feeding habits and multifunctional classification of soil-associated consumers from protists to vertebrates // *Biological Reviews*. 2022. Vol. 97. P. 1057–117. doi: 10.1111/brv.12832
27. Lavelle P., Mathieu J., Spain A. [et al.]. Soil macroinvertebrate communities: A world-wide assessment // *Global Ecology and Biogeography*. 2022. Vol. 31. P. 1261–1276. doi: 10.1111/geb.13492
28. Potapov A. M., Guerra C. A., van den Hoogen J. [et al.]. Globally invariant metabolism but density-diversity mismatch in springtails // *Nature Communications*. 2023. Vol. 14. P. 674. doi: 10.1038/s41467-023-36216-6
29. Rutgers M., Orgiazzi A., Gardi C. [et al.]. Mapping earthworm communities in Europe // *Applied Soil Ecology*. 2016. Vol. 97. P. 98–111. doi: 10.1016/j.apsoil.2015.08.015
30. van den Hoogen J., Geisen S., Wall D. H. [et al.]. A global database of soil nematode abundance and functional group composition // *Scientific Data*. 2020. Vol. 7. P. 103. doi: 10.1038/s41597-020-0437-3
31. Frouz J., Jedlička P., Šimáčková H. [et al.]. The life cycle, population dynamics, and contribution to litter decomposition of *Penthetria holosericea* (Diptera: Bibionidae) in an alder forest // *European Journal of Soil Biology*. 2015. Vol. 71. P. 21–27. doi: 10.1016/j.ejsobi.2015.10.002
32. Heděnc P., Jiménez J. J., Moradi J. [et al.]. Global distribution of soil fauna functional groups and their estimated litter consumption across biomes // *Scientific Reports*. 2022. Vol. 12. P. 17362. doi: 10.1038/s41598-022-21563-z
33. Taylor A. R., Lenoir L., Vegerfors B. [et al.]. Ant and Earthworm Bioturbation in Cold-Temperate Ecosystems // *Ecosystems*. 2019. Vol. 22. P. 981–994. doi: 10.1007/s10021-018-0317-2
34. Xiao W., Chen C., Chen X. [et al.]. Functional and phylogenetic diversity promote litter decomposition across terrestrial ecosystems // *Global Ecology and Biogeography*. 2020. Vol. 29. P. 2261–2272. doi: 10.1111/geb.13181
35. Peng Y., Vesterdal L., Peñuelas J. [et al.]. Soil fauna effects on litter decomposition are better predicted by fauna communities within litterbags than by ambient soil fauna communities // *Plant and Soil*. 2023. Vol. 487. P. 49–59. doi: 10.1007/s11104-023-05902-1
36. Torsekar V. R., Sagi N., Daniel J. A. [et al.]. Contrasting responses to aridity by different-sized decomposers cause similar decomposition rates across a precipitation gradient // *eLife*. 2024. Vol. 13. doi: 10.7554/eLife.93656.2
37. Capowiez Y., Sammartino S., Michel E. Burrow systems of endogeic earthworms: Effects of earthworm abundance and consequences for soil water infiltration // *Pedobiologia*. 2014. Vol. 57. P. 303–309. doi: 10.1016/j.pedobi.2014.04.001
38. Nahmani J., Capowiez Y., Lavelle P. Effects of metal pollution on soil macroinvertebrate burrow systems // *Biology and Fertility of Soils*. 2005. Vol. 42. P. 31–39. doi: 10.1007/s00374-005-0865-4
39. Escudero H. J., Domínguez A., Bedano J. C. Large-scale ecologically-based farming systems foster earthworm communities and their contribution to ecosystem processes // *Applied Soil Ecology*. 2023. Vol. 185. P. 104800. doi: 10.1016/j.apsoil.2022.104800
40. Suthar S. Earthworm density, casting activities and its impact on canopy soil nutrient profile under different above-ground vegetations // *Environmentalist*. 2011. Vol. 31. P. 227–236. doi: 10.1007/s10669-011-9325-x
41. Wall D. H., Bradford M. A., St. John M. G. [et al.]. Global decomposition experiment shows soil animal impacts on decomposition are climate-dependent // *Global Change Biology*. 2008. Vol. 14. P. 2661–2677. doi: 10.1111/j.1365-2486.2008.01672.x
42. West G. B., Brown J. H., Enquist B. J. A General Model for the Origin of Allometric Scaling Laws in Biology // *Science*. 1997. Vol. 276. P. 122–126. doi: 10.1126/science.276.5309.122
43. Ehnes R. B., Rall B. C., Brose U. Phylogenetic grouping, curvature and metabolic scaling in terrestrial invertebrates // *Ecology Letters*. 2011. Vol. 14. P. 993–1000. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01660.x
44. Olson J. S. Energy Storage and the Balance of Producers and Decomposers in Ecological Systems // *Ecology*. 1963. Vol. 44. P. 322–331. doi: 10.2307/1932179
45. Chassain J., Vieublé Gonod L., Chenu C. [et al.]. Role of different size classes of organisms in cropped soils: What do litterbag experiments tell us? A meta-analysis // *Soil Biology and Biochemistry*. 2021. Vol. 162. P. 108394. doi: 10.1016/j.soilbio.2021.108394
46. Liu Y., Wang L., He R. [et al.]. Higher soil fauna abundance accelerates litter carbon release across an alpine forest-tundra ecotone // *Scientific Reports*. 2019. Vol. 9. P. 10561. doi: 10.1038/s41598-019-47072-0
47. Hedges L. V., Gurevitch J., Curtis P. S. The Meta-Analysis of Response Ratios in Experimental Ecology // *Ecology*. 1999. Vol. 80. P. 1150–1156. doi: 10.1890/0012-9658(1999)080[1150:TMAORR]2.0.CO;2
48. Тиунов А. В. Структура и функции почвенного населения тропического муссонного леса (Национальный парк Кат Тьен, Южный Вьетнам). М. : Товарищество научных изданий КМК, 2011. 277 с.
49. Шиленкова О. Л., Тиунов А. В. Освоение подвижного углерода почвы тропическими дождевыми червями *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta) // *Зоологический журнал*. 2014. Т. 93. С. 1397. doi: 10.7868/S0044513414120149
50. Vorobeichik E. L., Bergman I. E. Bait-lamina test for assessment of polluted soils: Rough vs. Precise scales // *Ecological Indicators*. 2021. Vol. 122. P. 107277. doi: 10.1016/j.ecolind.2020.107277
51. McTavish M. J., Murphy S. D. Three-dimensional mapping of earthworm (*Lumbricus terrestris*) seed transport // *Pedobiologia*. 2021. Vol. 87–88. P. 150752. doi: 10.1016/j.pedobi.2021.150752
52. Zaller J. G., Saxler N. Selective vertical seed transport by earthworms: Implications for the diversity of grassland ecosystems // *European Journal of Soil Biology*. 2007. Vol. 43. P. S86–S91. doi: 10.1016/j.ejsobi.2007.08.010

53. Rillig M. C., Ziersch L., Hempel S. Microplastic transport in soil by earthworms // *Scientific Reports*. 2017. Vol. 7. P. 1362. doi: 10.1038/s41598-017-01594-7
54. Yu M., Ploeg M. V. D., Lwanga E. H. [et al.]. Leaching of microplastics by preferential flow in earthworm (*Lumbricus terrestris*) burrows // *Environmental Chemistry*. 2019. Vol. 16. P. 31–40. doi: 10.1071/EN18161
55. Feng X. A theoretical analysis of carbon isotope evolution of decomposing plant litters and soil organic matter // *Global Biogeochemical Cycles*. 2002. Vol. 16. P. 66–1–66–11. doi: 10.1029/2002GB001867
56. Fry B. *Stable Isotope Ecology*. New York : Springer, 2006. 308 p. doi: 10.1007/0-387-33745-8
57. Тиунов А. В. Стабильные изотопы углерода и азота в почвенно-экологических исследованиях // *Известия Российской академии наук. Серия биологическая*. 2007. № 4. С. 475–489.
58. Nel J. A., Craine J. M., Cramer M. D. Correspondence between $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in soils suggests coordinated fractionation processes for soil C and N // *Plant and Soil*. 2018. Vol. 423. P. 257–271. doi: 10.1007/s11104-017-3500-x
59. Soldatova E., Krasilnikov S., Kuzyakov Y. Soil organic matter turnover: Global implications from $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signatures // *Science of the Total Environment*. 2024. Vol. 912. P. 169423. doi: 10.1016/j.scitotenv.2023.169423
60. Wang C., Houlton B. Z., Liu D. [et al.]. Stable isotopic constraints on global soil organic carbon turnover // *Biogeochemistry*. 2018. Vol. 15. P. 987–995. doi: 10.5194/bg-15-987-2018
61. Shuster W. D., Subler S., McCoy E. L. Deep-burrowing earthworm additions changed the distribution of soil organic carbon in a chisel-tilled soil // *Soil Biology and Biochemistry*. 2001. Vol. 33. P. 983–996. doi: 10.1016/S0038-0717(01)00002-5
62. Domínguez J., Bohlen P. J., Parmelee R. W. Earthworms Increase Nitrogen Leaching to Greater Soil Depths in Row Crop Agroecosystems // *Ecosystems*. 2004. Vol. 7. P. 672–685. doi: 10.1007/s10021-004-0150-7
63. Wang X., Hu F., Li H.-X. Contribution of earthworm activity to the infiltration of nitrogen in a wheat agroecosystem // *Biology and Fertility of Soils*. 2005. Vol. 41. P. 284–287. doi: 10.1007/s00374-005-0835-x
64. Potapov A. M., Sun X., Barnes A. D. [et al.]. Global monitoring of soil animal communities using a common methodology // *Soil Organisms*. 2022. Vol. 94. P. 55–68. doi: 10.25674/so94iss1id178
65. Беляева Н. В., Тиунов А. В. Термиты (Isoptera) в лесных экосистемах национального парка Кат Тьен (Южный Вьетнам) // *Известия Российской академии наук. Серия биологическая*. 2010. № 4. С. 442–450.
66. Аничкин А. Е., Беляева Н. В., Довгоброд И. Г. [и др.]. Почвенное население муссонных тропических лесов заповедников Кат Тьен и Би Дуп-Нуй Ба (южный Вьетнам) // *Известия Российской академии наук. Серия биологическая*. 2007. № 5. С. 598–607.
67. Potapov A. M., Semenyuk I., Bluhm S. L. [et al.]. Energy and biomass distribution in soil food webs of temperate and tropical forests // *Nature Communications*. 2026. Vol. 17. P. 417. doi: 10.1038/s41467-025-68083-8
68. Rožen A., Sobczyk Ł., Weiner J. The effect of pre-analytical treatment on the results of stoichiometric measurements in invertebrates // *Applied Entomology and Zoology*. 2015. Vol. 50. P. 393–403. doi: 10.1007/s13355-015-0346-7
69. Lembrechts J. J., van den Hoogen J., Aalto J. [et al.]. Global maps of soil temperature // *Global Change Biology*. 2022. Vol. 28. P. 3110–3144. doi: 10.1111/gcb.16060
70. Deshcherevskaya O. A., Avilov V. K., Dinh B. D. [et al.]. Modern climate of the Cát Tiên National Park (Southern Vietnam): Climatological data for ecological studies // *Izvestiya, Atmospheric and Oceanic Physics*. 2013. Vol. 49. P. 819–838. doi: 10.1134/S0001433813080021
71. Uvarov A. V., Scheu S. Effects of temperature regime on the respiratory activity of developmental stages of *Lumbricus rubellus* (Lumbricidae) // *Pedobiologia*. 2004. Vol. 48. P. 365–371. doi: 10.1016/j.pedobi.2004.05.002
72. Sánchez-Galindo L. M., Sandmann D., Marian F. [et al.]. Leaf litter identity rather than diversity shapes microbial functions and microarthropod abundance in tropical montane rainforests // *Ecology and Evolution*. 2021. Vol. 11. P. 2360–2374. doi: 10.1002/ece3.7208
73. Römbke J., Höfer H., Garcia M. V. B. [et al.]. Feeding activities of soil organisms at four different forest sites in Central Amazonia using the bait lamina method // *Journal of Tropical Ecology*. 2006. Vol. 22. P. 313–320. doi: 10.1017/S0266467406003166
74. Rožen A., Sobczyk Ł., Liszka K. [et al.]. Soil faunal activity as measured by the bait-lamina test in monocultures of 14 tree species in the Siemianice common-garden experiment, Poland // *Applied Soil Ecology*. 2010. Vol. 45. P. 160–167. doi: 10.1016/j.apsoil.2010.03.008
75. Birkhofer K., Diekötter T., Boch S. [et al.]. Soil fauna feeding activity in temperate grassland soils increases with legume and grass species richness // *Soil Biology and Biochemistry*. 2011. Vol. 43. P. 2200–2207. doi: 10.1016/j.soilbio.2011.07.008
76. Andriamparany R., Rasoloariniaina J. R., Cesarz S. [et al.]. Effects of land use in Southwestern Madagascar on soil faunal feeding activity and litter decomposition // *Soil Organisms*. 2025. Vol. 97. P. 341–356. doi: 10.25674/428
77. Mbodj I., Sarr M., Diarra K. Using bait lamina and litterbags, two functional methods to monitor biological activity in soil contaminated by dieldrin. Preliminary results from Dakar (Senegal) sahelian region // *International Journal of Biological and Chemical Sciences*. 2010. Vol. 4. P. 122–129. doi: 10.4314/ijbcs.v4i1.54238
78. Capowiez Y., Bonzom J.-M., Bottinelli N. [et al.]. The burrowing and casting dynamics of earthworms are influenced by litter presence as evidenced by repeated scans and a new marker of bioturbation // *Applied Soil Ecology*. 2024. Vol. 202. P. 105569. doi: 10.1016/j.apsoil.2024.105569
79. Capowiez Y., Gilbert F., Vallat A. [et al.]. Depth distribution of soil organic matter and burrowing activity of earthworms – mesocosm study using X-ray tomography and luminophores // *Biology and Fertility of Soils*. 2021. Vol. 57. P. 337–346. doi: 10.1007/s00374-020-01536-y

80. Fernandez I., Mahieu N., Cadisch G. Carbon isotopic fractionation during decomposition of plant materials of different quality // *Global Biogeochemical Cycles*. 2003. Vol. 17. P. 1075. doi: 10.1029/2001GB001834
81. Šantrůčková H., Bird M. I., Lloyd J. Microbial processes and carbon-isotope fractionation in tropical and temperate grassland soils // *Functional Ecology*. 2000. Vol. 14. P. 108–114. doi: 10.1046/j.1365-2435.2000.00402.x
82. Bar-On Y. M., Phillips R., Milo R. The biomass distribution on Earth // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2018. Vol. 115. P. 6506–6511. doi: 10.1073/pnas.1711842115
83. Fierer N., Strickland M. S., Liptzin D. [et al.]. Global patterns in belowground communities // *Ecology Letters*. 2009. Vol. 12. P. 1238–1249. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01360.x

References

1. Striganova B. Structure and functions of soil-dwelling animal communities. *Strukturno-funktsional'naya rol' pochv i pochvennoy bioty v biosfere = Structural and functional role of soils and soil biota in the biosphere*. Moscow: Nauka, 2003:151–174. (In Russ.)
2. Huang W., González G., Zou X. Earthworm abundance and functional group diversity regulate plant litter decay and soil organic carbon level: A global meta-analysis. *Applied Soil Ecology*. 2020;150:103473. doi: 10.1016/j.apsoil.2019.103473
3. Zeng X., Gao H., Wang R. et al. Global contribution of invertebrates to forest litter decomposition. *Ecology Letters*. 2024;27:e14423. doi: 10.1111/ele.14423
4. Deckmyn G., Flores O., Mayer M. et al. KEYLINK: towards a more integrative soil representation for inclusion in ecosystem scale models. I. review and model concept. *PeerJ*. 2020;8:e9750. doi: 10.7717/peerj.9750
5. Handa I.T., Aerts R., Berendse F. et al. Consequences of biodiversity loss for litter decomposition across biomes. *Nature*. 2014;509:218–221. doi: 10.1038/nature13247
6. Li K., Song L., Ran Q. et al. Global meta-analysis reveals differential effects of climate and litter quality on soil fauna-mediated litter decomposition across size classes. *Geoderma*. 2024;450:117042. doi: 10.1016/j.geoderma.2024.117042
7. Coleman D.C., Geisen S., Wall D.H. Soil fauna: occurrence, biodiversity, and roles in ecosystem function. *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry*. Elsevier, 2024:131–159. doi: 10.1016/B978-0-12-822941-5.00005-3
8. Maaß S., Caruso T., Rillig M.C. Functional role of microarthropods in soil aggregation. *Pedobiologia*. 2015;58:59–63. doi: 10.1016/j.pedobi.2015.03.001
9. Darwin C. *The Formation of Vegetable Mould, Through the Action of Worms, with Observations on Their Habits*. London: J. Murray, 1881:326.
10. Filser J., Faber J.H., Tiunov A.V. et al. Soil fauna: key to new carbon models. *SOIL*. 2016;2:565–582. doi: 10.5194/soil-2-565-2016
11. Kampichler C., Bruckner A. The role of microarthropods in terrestrial decomposition: a meta-analysis of 40 years of litterbag studies. *Biological Reviews*. 2009;84:375–389. doi: 10.1111/j.1469-185X.2009.00078.x
12. Helling B., Pfeiff G., Larink O. A comparison of feeding activity of collembolan and enchytraeid in laboratory studies using the bait-lamina test. *Applied Soil Ecology*. 1998;7:207–212. doi: 10.1016/S0929-1393(97)00065-6
13. von Törne E. Assessing feeding activities of soil-living animals: I. Bait-lamina-tests. *Pedobiologia*. 1990;34:89–101. doi: 10.1016/S0031-4056(24)00012-X
14. Gongalsky K.B., Pokarzhevskii A.D., Filimonova Z.V. et al. Stratification and dynamics of bait-lamina perforation in three forest soils along a north – south gradient in Russia. *Applied Soil Ecology*. 2004;25:111–122. doi: 10.1016/j.apsoil.2003.09.001
15. Vorobeichik E.L., Bergman I.E. Bait-Lamina Test in the Assessment of Polluted Soils: Choice of Exposure Duration. *Russian Journal of Ecology*. 2020;51:430–439. doi: 10.1134/S1067413620050136
16. Wu D., Du E., Eisenhauer N. et al. Global engineering effects of soil invertebrates on ecosystem functions. *Nature*. 2025;640:120–129. doi: 10.1038/s41586-025-08594-y
17. van der Meij W.M., Riedesel S., Reimann T. Mixed Signals: interpreting mixing patterns of different soil bioturbation processes through luminescence and numerical modelling. *SOIL*. 2025;11:51–66. doi: 10.5194/soil-11-51-2025
18. Kretzschmar A. Description des galeries de vers de terre et variations saisonnières des réseaux (observations en conditions naturelles). *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*. 1982;19:576–591.
19. Cheik S., Bottinelli N., Minh T.T. et al. Quantification of Three Dimensional Characteristics of Macrofauna Macropores and Their Effects on Soil Hydraulic Conductivity in Northern Vietnam. *Frontiers in Environmental Science*. 2019;7. doi: 10.3389/fenvs.2019.00031
20. Leue M., Uteau-Puschmann D., Peth S. et al. Separation of Soil Macropore Types in Three-Dimensional X-Ray Computed Tomography Images Based on Pore Geometry Characteristics. *Vadose Zone Journal*. 2019;18:1–13. doi: 10.2136/vzj2018.09.0170
21. Jimenez J.J., Filser J., Barot S. et al. *Soil fauna: key to soil organic matter dynamics and modelling: Handbook of methods*. Brussels: COST Action ES1406, 2020:64.
22. Acton P., Fox J., Campbell E. et al. Carbon isotopes for estimating soil decomposition and physical mixing in well-drained forest soils. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*. 2013;118:1532–1545. doi: 10.1002/2013JG002400

23. Potapov A.M., Tiunov A.V., Scheu S. Uncovering trophic positions and food resources of soil animals using bulk natural stable isotope composition. *Biological Reviews*. 2019;94:37–59. doi: 10.1111/brv.12434
24. Bolton P.J., Phillipson J. Burrowing, Feeding, Egestion and Energy Budgets of *Allolobophora rosea* (Savigny) (Lumbricidae). *Oecologia*. 1976;23:225–245.
25. Striganova B.R. *Pitaniye pochvennykh saprofavog = Nutrition of soil saprophages*. Moscow: Nauka, 1980:244. (In Russ.)
26. Potapov A.M., Beaulieu F., Birkhofer K. et al. Feeding habits and multifunctional classification of soil-associated consumers from protists to vertebrates. *Biological Reviews*. 2022;97:1057–117. doi: 10.1111/brv.12832
27. Lavelle P., Mathieu J., Spain A. et al. Soil macroinvertebrate communities: A world-wide assessment. *Global Ecology and Biogeography*. 2022;31:1261–1276. doi: 10.1111/geb.13492
28. Potapov A.M., Guerra C.A., van den Hoogen J. et al. Globally invariant metabolism but density-diversity mismatch in springtails. *Nature Communications*. 2023;14:674. doi: 10.1038/s41467-023-36216-6
29. Rutgers M., Orgiazzi A., Gardi C. et al. Mapping earthworm communities in Europe. *Applied Soil Ecology*. 2016;97:98–111. doi: 10.1016/j.apsoil.2015.08.015
30. van den Hoogen J., Geisen S., Wall D.H. et al. A global database of soil nematode abundance and functional group composition. *Scientific Data*. 2020;7:103. doi: 10.1038/s41597-020-0437-3
31. Frouz J., Jedlička P., Šimáčková H. et al. The life cycle, population dynamics, and contribution to litter decomposition of *Penthetria holosericea* (Diptera: Bibionidae) in an alder forest. *European Journal of Soil Biology*. 2015;71:21–27. doi: 10.1016/j.ejsobi.2015.10.002
32. Heděnc P., Jiménez J.J., Moradi J. et al. Global distribution of soil fauna functional groups and their estimated litter consumption across biomes. *Scientific Reports*. 2022;12:17362. doi: 10.1038/s41598-022-21563-z
33. Taylor A.R., Lenoir L., Vegerfors B. et al. Ant and Earthworm Bioturbation in Cold-Temperate Ecosystems. *Ecosystems*. 2019;22:981–994. doi: 10.1007/s10021-018-0317-2
34. Xiao W., Chen C., Chen X. et al. Functional and phylogenetic diversity promote litter decomposition across terrestrial ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*. 2020;29:2261–2272. doi: 10.1111/geb.13181
35. Peng Y., Vesterdal L., Peñuelas J. et al. Soil fauna effects on litter decomposition are better predicted by fauna communities within litterbags than by ambient soil fauna communities. *Plant and Soil*. 2023;487:49–59. doi: 10.1007/s11104-023-05902-1
36. Torsekar V.R., Sagi N., Daniel J.A. et al. Contrasting responses to aridity by different-sized decomposers cause similar decomposition rates across a precipitation gradient. *eLife*. 2024;13. doi: 10.7554/eLife.93656.2
37. Capowiez Y., Sammartino S., Michel E. Burrow systems of endogeic earthworms: Effects of earthworm abundance and consequences for soil water infiltration. *Pedobiologia*. 2014;57:303–309. doi: 10.1016/j.pedobi.2014.04.001
38. Nahmani J., Capowiez Y., Lavelle P. Effects of metal pollution on soil macroinvertebrate burrow systems. *Biology and Fertility of Soils*. 2005;42:31–39. doi: 10.1007/s00374-005-0865-4
39. Escudero H.J., Domínguez A., Bedano J.C. Large-scale ecologically-based farming systems foster earthworm communities and their contribution to ecosystem processes. *Applied Soil Ecology*. 2023;185:104800. doi: 10.1016/j.apsoil.2022.104800
40. Suthar S. Earthworm density, casting activities and its impact on canopy soil nutrient profile under different above-ground vegetations. *Environmentalist*. 2011;31:227–236. doi: 10.1007/s10669-011-9325-x
41. Wall D. H., Bradford M.A., St. John M.G. et al. Global decomposition experiment shows soil animal impacts on decomposition are climate-dependent. *Global Change Biology*. 2008;14:2661–2677. doi: 10.1111/j.1365-2486.2008.01672.x
42. West G.B., Brown J.H., Enquist B.J. A General Model for the Origin of Allometric Scaling Laws in Biology. *Science*. 1997;276:122–126. doi: 10.1126/science.276.5309.122
43. Ehnes R.B., Rall B.C., Brose U. Phylogenetic grouping, curvature and metabolic scaling in terrestrial invertebrates. *Ecology Letters*. 2011;14:993–1000. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01660.x
44. Olson J.S. Energy Storage and the Balance of Producers and Decomposers in Ecological Systems. *Ecology*. 1963;44:322–331. doi: 10.2307/1932179
45. Chassain J., Vieublé Gonod L., Chenu C. et al. Role of different size classes of organisms in cropped soils: What do litterbag experiments tell us? A meta-analysis. *Soil Biology and Biochemistry*. 2021;162:108394. doi: 10.1016/j.soilbio.2021.108394
46. Liu Y., Wang L., He R. et al. Higher soil fauna abundance accelerates litter carbon release across an alpine forest-tundra ecotone. *Scientific Reports*. 2019;9:10561. doi: 10.1038/s41598-019-47072-0
47. Hedges L.V., Gurevitch J., Curtis P.S. The Meta-Analysis of Response Ratios in Experimental Ecology. *Ecology*. 1999;80:1150–1156. doi: 10.1890/0012-9658(1999)080[1150:TMAORR]2.0.CO;2
48. Tiunov A.V. *Struktura i funktsii pochvennogo naseleniya tropicheskogo mussonnogo lesa (Natsional'nyy park Kat T'ien, Yuzhnyy V'yetnam) = Structure and functions of soil communities in tropical monsoon forest (Cat Tien National Park, South Vietnam)*. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2011:277. (In Russ.)
49. Shilenkova O.L., Tiunov A.V. Assimilation of mobile soil carbon by tropical earthworms *Pontoscolex corethrurus* (Glossocolecidae, Oligochaeta). *Zoologicheskii zhurnal = Zoological journal*. 2014;93:1397. (In Russ.). doi: 10.7868/S0044513414120149
50. Vorobeichik E.L., Bergman I.E. Bait-lamina test for assessment of polluted soils: Rough vs. Precise scales. *Ecological Indicators*. 2021;122:107277. doi: 10.1016/j.ecolind.2020.107277

51. McTavish M.J., Murphy S.D. Three-dimensional mapping of earthworm (*Lumbricus terrestris*) seed transport. *Pedobiologia*. 2021;87–88:150752. doi: 10.1016/j.pedobi.2021.150752
52. Zaller J.G., Saxler N. Selective vertical seed transport by earthworms: Implications for the diversity of grassland ecosystems. *European Journal of Soil Biology*. 2007;43:S86–S91. doi: 10.1016/j.ejsobi.2007.08.010
53. Rillig M.C., Ziersch L., Hempel S. Microplastic transport in soil by earthworms. *Scientific Reports*. 2017;7:1362. doi: 10.1038/s41598-017-01594-7
54. Yu M., Ploeg M.V.D., Lwanga E.H. et al. Leaching of microplastics by preferential flow in earthworm (*Lumbricus terrestris*) burrows. *Environmental Chemistry*. 2019;16:31–40. doi: 10.1071/EN18161
55. Feng X. A theoretical analysis of carbon isotope evolution of decomposing plant litters and soil organic matter. *Global Biogeochemical Cycles*. 2002;16:66–1–66–11. doi: 10.1029/2002GB001867
56. Fry B. *Stable Isotope Ecology*. New York: Springer, 2006:308. doi: 10.1007/0-387-33745-8
57. Tiunov A.V. Carbon and nitrogen isotopes used in soil-ecological studies. *Izvestiya Rossiyskoy akademii nauk. Seriya biologicheskaya = Bulletin of the Russian Academy of Sciences. Biological Series*. 2007;(4):475–489. (In Russ.)
58. Nel J.A., Craine J.M., Cramer M.D. Correspondence between $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in soils suggests coordinated fractionation processes for soil C and N. *Plant and Soil*. 2018;423:257–271. doi: 10.1007/s11104-017-3500-x
59. Soldatova E., Krasilnikov S., Kuzyakov Y. Soil organic matter turnover: Global implications from $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signatures. *Science of the Total Environment*. 2024;912:169423. doi: 10.1016/j.scitotenv.2023.169423
60. Wang C., Houlton B.Z., Liu D. et al. Stable isotopic constraints on global soil organic carbon turnover. *Biogeosciences*. 2018;15:987–995. doi: 10.5194/bg-15-987-2018
61. Shuster W.D., Subler S., McCoy E.L. Deep-burrowing earthworm additions changed the distribution of soil organic carbon in a chisel-tilled soil. *Soil Biology and Biochemistry*. 2001;33:983–996. doi: 10.1016/S0038-0717(01)00002-5
62. Domínguez J., Bohlen P.J., Parmelee R.W. Earthworms Increase Nitrogen Leaching to Greater Soil Depths in Row Crop Agroecosystems. *Ecosystems*. 2004;7:672–685. doi: 10.1007/s10021-004-0150-7
63. Wang X., Hu F., Li H.-X. Contribution of earthworm activity to the infiltration of nitrogen in a wheat agroecosystem. *Biology and Fertility of Soils*. 2005;41:284–287. doi: 10.1007/s00374-005-0835-x
64. Potapov A.M., Sun X., Barnes A.D. et al. Global monitoring of soil animal communities using a common methodology. *Soil Organisms*. 2022;94:55–68. doi: 10.25674/so94iss1id178
65. Belyayeva N.V., Tiunov A.V. Termites (Isoptera) in forest ecosystems of Cat Tien National Park (South Vietnam). *Izvestiya Rossiyskoy akademii nauk. Seriya biologicheskaya = Bulletin of the Russian Academy of Sciences. Biological Series*. 2010;(4):442–450. (In Russ.)
66. Anichkin A.E., Belyayeva N.V., Dovgobrod I.G. et al. Soil population of the monsoon tropical forests of the Cat Tien and Vy Dup Noi Ba nature reserves (southern Vietnam). *Izvestiya Rossiyskoy akademii nauk. Seriya biologicheskaya = Bulletin of the Russian Academy of Sciences. Biological Series*. 2007;(5):598–607. (In Russ.)
67. Potapov A.M., Semenyuk I., Bluhm S.L. et al. Energy and biomass distribution in soil food webs of temperate and tropical forests. *Nature Communications*. 2026;17:417. doi: 10.1038/s41467-025-68083-8
68. Rožen A., Sobczyk Ł., Weiner J. The effect of pre-analytical treatment on the results of stoichiometric measurements in invertebrates. *Applied Entomology and Zoology*. 2015;50:393–403. doi: 10.1007/s13355-015-0346-7
69. Lembrechts J.J., van den Hoogen J., Aalto J. et al. Global maps of soil temperature. *Global Change Biology*. 2022;28:3110–3144. doi: 10.1111/gcb.16060
70. Deshcherevskaya O.A., Avilov V.K., Dinh B.D. et al. Modern climate of the Cát Tiên National Park (Southern Vietnam): Climatological data for ecological studies. *Izvestiya, Atmospheric and Oceanic Physics*. 2013;49:819–838. doi: 10.1134/S0001433813080021
71. Uvarov A.V., Scheu S. Effects of temperature regime on the respiratory activity of developmental stages of *Lumbricus rubellus* (Lumbricidae). *Pedobiologia*. 2004;48:365–371. doi: 10.1016/j.pedobi.2004.05.002
72. Sánchez-Galindo L.M., Sandmann D., Marian F. et al. Leaf litter identity rather than diversity shapes microbial functions and microarthropod abundance in tropical montane rainforests. *Ecology and Evolution*. 2021;11:2360–2374. doi: 10.1002/ece3.7208
73. Römbke J., Höfer H., Garcia M.V.B. et al. Feeding activities of soil organisms at four different forest sites in Central Amazonia using the bait lamina method. *Journal of Tropical Ecology*. 2006;22:313–320. doi: 10.1017/S0266467406003166
74. Rožen A., Sobczyk Ł., Liszka K. et al. Soil faunal activity as measured by the bait-lamina test in monocultures of 14 tree species in the Siemianice common-garden experiment, Poland. *Applied Soil Ecology*. 2010;45:160–167. doi: 10.1016/j.apsoil.2010.03.008
75. Birkhofer K., Dickötter T., Boch S. et al. Soil fauna feeding activity in temperate grassland soils increases with legume and grass species richness. *Soil Biology and Biochemistry*. 2011;43:2200–2207. doi: 10.1016/j.soilbio.2011.07.008
76. Andriamparany R., Rasoloariniaina J.R., Cesarz S. et al. Effects of land use in Southwestern Madagascar on soil faunal feeding activity and litter decomposition. *Soil Organisms*. 2025;97:341–356. doi: 10.25674/428
77. Mbodj I., Sarr M., Diarra K. Using bait lamina and litterbags, two functional methods to monitor biological activity in soil contaminated by dieldrin. Preliminary results from Dakar (Senegal) sahelian region. *International Journal of Biological and Chemical Sciences*. 2010;4:122–129. doi: 10.4314/ijbcs.v4i1.54238
78. Capowiez Y., Bonzom J.-M., Bottinelli N. et al. The burrowing and casting dynamics of earthworms are influenced by litter presence as evidenced by repeated scans and a new marker of bioturbation. *Applied Soil Ecology*. 2024;202:105569. doi: 10.1016/j.apsoil.2024.105569

79. Capowiez Y., Gilbert F., Vallat A. et al. Depth distribution of soil organic matter and burrowing activity of earthworms – mesocosm study using X-ray tomography and luminophores. *Biology and Fertility of Soils*. 2021;57:337–346. doi: 10.1007/s00374-020-01536-y
80. Fernandez I., Mahieu N., Cadisch G. Carbon isotopic fractionation during decomposition of plant materials of different quality. *Global Biogeochemical Cycles*. 2003;17:1075. doi: 10.1029/2001GB001834
81. Šantrůčková H., Bird M.I., Lloyd J. Microbial processes and carbon-isotope fractionation in tropical and temperate grassland soils. *Functional Ecology*. 2000;14:108–114. doi: 10.1046/j.1365-2435.2000.00402.x
82. Bar-On Y.M., Phillips R., Milo R. The biomass distribution on Earth. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2018;115:6506–6511. doi: 10.1073/pnas.1711842115
83. Fierer N., Strickland M.S., Liptzin D. et al. Global patterns in belowground communities. *Ecology Letters*. 2009;12:1238–1249. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01360.x