

УДК 574.3 (592)

СТРУКТУРА КОМПЛЕКСОВ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ ЛЕСНОГО ВАЛЕЖНИКА ЛЕСОСТЕПНОГО ПРИОБЬЯ В УМЕРЕННЫЙ И ЗАСУШЛИВЫЙ ЛЕТНИЕ СЕЗОНЫ¹

© 2024 г. С. А. Ермолов^{а, *}

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

* E-mail: ermserg96@gmail.com

Поступила в редакцию 30.01.2024

После доработки 06.05.2024

Принята к публикации 08.07.2024

В работе проведена оценка видового и функционального разнообразия комплексов дождевых червей, населяющих валежник основных видов деревьев двух типов леса, в благоприятный и засушливый летние сезоны. Объекты исследования — сосняк разнотравный и березово-осиновый папоротниковый лес в лесостепном Приобье Новосибирской области, валежник сосны обыкновенной и березы повислой 2—3-й стадий разложения соответственно. Количественные учеты дождевых червей проведены с помощью ручного разбора валежника в полевых условиях согласно принятым методикам. В ходе исследования было обнаружено 9 видов и подвидов дождевых червей, относящихся к 5 жизненным формам, большая часть которых космополиты. Основу населения валежника сосны обыкновенной составляют подстилочные черви, в валежнике березы повислой обнаружен полночленный комплекс дождевых червей. На протяжении благоприятного летнего сезона комплексы дождевых червей в каждом типе леса сохраняют свою структуру с незначительными колебаниями показателей плотности населения и биомассы. В засушливый летний сезон комплекс дождевых червей валежника сосны обыкновенной сохраняет свою структуру, однако наблюдаются изменения в составе преобладающих подстилочных видов и резкие колебания плотности населения и биомассы. Комплекс дождевых червей валежника березы повислой значительно изменяет свою структуру в начале засушливого летнего сезона, которая в дальнейшем постепенно восстанавливается, но при этом не наблюдается статистически значимых различий в показателях плотности населения и биомассы комплекса. Возрастная структура отдельных видов дождевых червей комплекса в обоих типах леса в благоприятный сезон характеризуется равноценным соотношением ювенильных и взрослых особей или большей долей ювенильных; в начале засушливого сезона доля взрослых особей высока, доля ювенильных особей увеличивается только к концу сезона. В ходе сравнения межгодовых показателей плотности населения и биомассы комплексов дождевых червей установлено, что валежник березы повислой является более засухоустойчивым местообитанием для дождевых червей в отличие от валежника сосны обыкновенной.

Ключевые слова: валежник, дождевые черви, жизненные формы, лесостепное Приобье, сосна обыкновенная, береза повислая, летний сезон, комплекс дождевых червей.

DOI: 10.31857/S0024114824040062, EDN: PDHOIN

Валежник — это один из основных компонентов лесных экосистем. Во многих исследованиях его принято выделять как специфический ярус напочвенного покрова, который обеспечивает депонирование углерода, вносит значительный вклад в разнообразие микромозаичной организации лесов и служит субстратом для поросли некоторых видов деревьев, осуществляя естественное возобновление

древостоя (Луговая и др., 2013; Бергман, Воробейчик, 2017; Стороженко, 2018). Но также валежник представляет собой среду обитания для многих беспозвоночных, среди которых большую часть составляют сапрофаги и ксилофаги (Гончаров, 2016; Гераськина и др., 2020). Следует отметить, что валежник — это, по сути, своеобразный «экоTON»: в нем встречаются как типичные обитатели лесной подстилки, так

¹ Работа выполнена в рамках проекта «Климаторегулирующие функции и биоразнообразие лесов» (рег. номер НИОКТР 122111500023-6).

и представители почвенной фауны, поэтому видовое и функциональное разнообразие населения валежника нередко превосходит таковое в упомянутых местообитаниях. Часто обитателями валежника являются дождевые черви. В ряде работ было установлено, что разнообразие видов и экологических групп дождевых червей, а также плотность их населения могут быть приурочены к виду дерева или степени его разложения, в связи с чем дождевых червей рассматривают в качестве индикатора при классификации стадий разложения валежника (Kooch, 2012; Kooch, Haghverdi, 2014; Гераськина, Шевченко, 2018). В различных лесных экосистемах при определенных условиях обитания у дождевых червей как в почве, так и в валежнике формируются особые комплексы экологических групп, структура которых, как правило, постоянна для конкретного местообитания (Ермолов, 2020). При этом сезонная динамика комплексов дождевых червей по большей части была изучена только в почве лесов разных типов, в то время как исследования дождевых червей в валежнике ограничивались лишь оценкой их обилия и разнообразия. Также не учитывалось влияние резких неблагоприятных абиотических факторов (за исключением природных пожаров) на дождевых червей в валежнике.

Одним из наиболее значимых лимитирующих факторов для дождевых червей считается засуха (Plum, Filser, 2005; Кошманова, Лозовская, 2008; Singh et al., 2019). Для поддержания водно-солевого баланса в организме, выделения достаточного количества слизи, увлажняющей покровы, и нормального развития коконов дождевым червям необходима влага, острый дефицит которой приводит к гибели. В связи с этим у дождевых червей разных видов и экологических групп выработался ряд определенных стратегий выживания во время засухи. Например, при кратковременных засухах черви мигрируют во влажные понижения рельефа, проникают в более глубокие слои почвы, которые не подвержены засухе (Роднянская, 1957; Анциферова и др., 2022). При продолжительных засухах черви начинают строить вокруг себя защитные капсулы, в которых «сворачиваются клубком» по одной или несколько особей, тем самым уменьшая поверхность испарения влаги, что особенно характерно для представителей собственнопочвенной экологической группы (Роднянская, 1957; McDaniel et al., 2013). Во время переживания засухи у некоторых дождевых червей запускаются особые физиологические механизмы: увеличение в тканях концентрации аланина — аминокислоты-осмолита, защищающего жидкости организма от стрессовых воздействий (Holmstrup et al., 2016), обильные потери веса (около половины от массы тела), поддержание гомеостаза за счет метаболической воды, изменение частоты дыхания (Берман и др., 2002; Кудряшева, 2003). Примечательно, что разные виды дождевых червей отличаются по способностям засухоустойчивости (Роднянская, 1957; Кудряшева,

2003), и поэтому при периодических многолетних засухах видовое и функциональное разнообразие комплекса дождевых червей может сильно сокращаться вплоть до одного наиболее устойчивого вида или полного исчезновения (Витион, 2019). Но все полевые и лабораторные исследования были сосредоточены на выживании дождевых червей только в почве, в то время как комплексы дождевых червей, населяющие валежник во время засухи, оставались неизученными. В связи с этим возникают вопросы, насколько валежник пригоден для обитания дождевых червей в засушливый период и насколько устойчива структура обитающего в нем комплекса дождевых червей.

Цель данной работы — сравнительная оценка изменений структуры комплексов дождевых червей лесного валежника в благоприятный и засушливый летние сезоны.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи: провести сравнительный анализ видового и функционального разнообразия дождевых червей в валежниках основных видов деревьев в двух разных типах леса; исследовать динамику комплекса дождевых червей в течение двух летних сезонов; выявить влияние засушливого сезона на комплексы дождевых червей в валежниках разных типов леса.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследование было проведено в летние сезоны 2022—2023 гг. на территории лесостепного Приобья Новосибирской области в двух типах леса, наиболее характерных для этого природного комплекса (Мутако, 2008): сосняке разнотравном (Заельцовский бор) и березово-осиновом папоротниковом лесу (окрестности с. Быково). Ранее в этих местообитаниях нами были отмечены довольно высокие показатели видового разнообразия и плотности населения дождевых червей, а также выявлены характерные различия лямблиофауны для каждого типа леса (Ермолов, 2020, 2023).

В сосняке разнотравном древостой образован сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.); подлесок и травянистый ярус составляют рябина сибирская (*Sorbus sibirica*), черемуха обыкновенная (*Padus avium*), калина обыкновенная (*Viburnum opulus* L.), крушина ольховидная (*Frangula alnus*), шиповник коричный (*Rosa majalis*), малина обыкновенная (*Rubus idaeus* L.), орляк обыкновенный (*Pteridium aquilinum*), страусник обыкновенный (*Matteuccia struthiopteris*), кочедыжник женский (*Athyrium filix-femina*), крапива двудомная (*Urtica dioica* L.), ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.), костяника (*Rubus saxatilis* L.), земляника лесная (*Fragaria vesca*), брусника обыкновенная (*Vaccinium vitis-idaea* L.), черника обыкновенная (*Vaccinium myrtillus* L.), купырь лесной (*Anthriscus sylvestris*), дудник лесной (*Angelica sylvestris* L.), сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria* L.), хвощ лесной

(*Equisetum sylvaticum* L.). Сосняк расположен на дерново-слабоподзолистых песчаных (боровые пески) и дерново-подзолистых почвах с мощной подстилкой (4–8 см) из хвои и травостоя. Под подстилкой залегает маломощный (712 см) гумусовый горизонт, затем следуют желтовато-бурые рыхлые песчаные горизонты. Далее происходит постепенный переход к материнской породе — очень рыхлому песку. Почвы рыхлые из-за отсутствия CaCO_3 и низкого содержания гумуса (2–4%), не засолены (Почвы... 1966; Классификация и диагностика... 1979).

В березово-осиновом папоротниковом лесу в древостое преобладает береза повислая (*Betula pendula*); подлесок и травянистый ярус составляют осина обыкновенная (*Populus tremula* L.), рябина сибирская, черемуха обыкновенная, крушина ольховидная, карагана древовидная (*Caragana arborescens*), орляк обыкновенный, страусник обыкновенный, копытник женский, костяника, земляника зеленая (*Fragaria viridis*), гравилат алеппский (*Geum aleppicum*), репешок волосистый (*Agrimonia pilosa*), кровохлебка лекарственная (*Sanguisorba officinalis* L.), чина луговая (*Lathyrus pratensis* L.), горошек лесной (*Vicia sylvatica* L.), лабазник обыкновенный (*Filipendula vulgaris*), борщевик рассеченный (*Heracleum dissectum*), дудник лесной, купырь лесной, володушка золотистая (*Bupleurum aureum*), крапива двудомная, герань лесная (*Geranium sylvaticum* L.), купена душистая (*Polygonatum odoratum*), зопник клубненосный (*Phlomis tuberosa* L.), душица обыкновенная (*Origanum vulgare* L.). Под этим мелколиственным лесом с развитым ярусом травянистой растительности отмечены типичные для лесостепной зоны Новосибирской области серые лесные почвы. Наиболее распространены считаются темно-серые лесные почвы, которым свойственно высокое содержание гумуса (мощность пронизанного корнями горизонта — до 25 см, содержание гумуса в почве — 7–11%). Для этих почв характерно воздействие нисходящих потоков влаги, распределяющих вглубь профиля органические и минеральные продукты разложения сравнительно маломощной (2–5 см) листовенной подстилки. Почвы умеренно плотные, почти не засолены (Почвы... 1966; Классификация и диагностика... 1979).

Объединив существующие методы учета дождевых червей в валежнике (Гераськина, 2016; Ashwood et al., 2019), мы использовали в работе следующую методику: в каждом типе леса исследовали валежник только доминирующих видов деревьев (сосна обыкновенная и береза повислая соответственно) 2–3-й стадий разложения, определенной по шкале П. В. Гордиенко (Бергман, Воробейчик, 2017); для учета мы отбирали фрагменты валежника по критериям:

- длина исследуемого фрагмента — 1 м;
- диаметр исследуемого фрагмента — 10–30 см;
- число повторностей — 4 пробы (фрагмента) в каждом типе леса за период одного учета

(недопустимо брать более 1 фрагмента одного и того же валежника за один учет).

Подходящие для учета стволы упавших деревьев мы искали в окрестностях пробных площадей, заложенных в лесах во время предыдущих исследований, поэтому расстояние между отдельными стволами составило в среднем 1 км. Каждый фрагмент валежника тщательно отмеряли до принятой длины и измеряли его диаметр в четырех местах (через каждые 25 см). Затем проводили ручной разбор выделенного фрагмента в полевых условиях: сначала снимали моховые наросты и остатки коры, просматривая их на наличие дождевых червей; поскольку древесина была довольно мягкой или хрупкой, ее полностью удавалось разобрать на мелкие части, включая сердцевину. Найденных дождевых червей промывали в воде и фиксировали в 96%-м этаноле. В некоторых фрагментах единично присутствовали коконы дождевых червей, их в количественный учет не включали. Почвенно-зоологические пробы на выделенных площадках отбирали ранее, при данном исследовании были проведены только небольшие прикопки у стволов для сравнительной качественной оценки населения дождевых червей.

Определение видов и экологических групп дождевых червей проводили в соответствии с классификациями Т. С. Перель (1975, 1997), каждую фиксированную особь взвешивали с заполненным кишечником. Плотность населения и биомассу дождевых червей рассчитывали на единицу объема — особи/м³, г/м³ соответственно. Статистическую обработку данных осуществляли с помощью критериев Краскела-Уоллиса и Данна.

В каждом типе леса учеты проводили трижды за летний период: в июне (учет № 1), июле (учет № 2), конце августа — начале сентября (учет № 3), так как в это время активность дождевых червей в Западной Сибири наиболее высока. Всего было разобрано 48 фрагментов валежника общим объемом 1.56 м³ и определено 1808 особей дождевых червей.

В 2022 г. период с мая по сентябрь в целом не отличался по показателям максимальной и минимальной температур от данных последних десяти лет. При этом в мае практически не было осадков, но в июне их количество даже превышало средние значения многолетних данных (табл. 1). В декады последующих месяцев наблюдалось чередование минимального и умеренного количества осадков. Поскольку результаты учетов дождевых червей в почве и валежнике сопоставимы с результатами учетов, ранее проведенных в той же местности летом 2019 и 2021 гг. (Ермолов, 2020, 2024), этот летний сезон можно считать благоприятным для обитания дождевых червей.

В 2023 г. после схода снежного покрова в конце апреля и до третьей декады июня наблюдались крайне низкие показатели суммы осадков за декаду месяца. Также в течение первой декады июня в регионе стояла аномально высокая температура (согласно

Таблица 1. Сравнительная характеристика метеорологических условий 2022, 2023 гг. и средние показатели 2011—2021 гг. (май—сентябрь, декады)

Декада месяца	2022			2023			2011—2021		
	$t_{\max}, ^\circ\text{C}$	$t_{\min}, ^\circ\text{C}$	Осадки, мм	$t_{\max}, ^\circ\text{C}$	$t_{\min}, ^\circ\text{C}$	Осадки, мм	$t_{\max}, ^\circ\text{C}$	$t_{\min}, ^\circ\text{C}$	Осадки, мм
Май (1—10)	17.1	1.6	1.5	18.9	2.9	1	16.7	3.1	9.8
Май (11—20)	26	9.6	0	16.4	1.5	3	17.8	4.9	12.4
Май (21—31)	26.4	10.7	1	21.9	5.8	1.5	20.2	7.8	24
Июнь (1—10)	17.8	6.2	16.4	32.3	13.7	5	22.8	10	13.5
Июнь (11—20)	25.5	14.6	19.5	24.8	9.5	0.4	24.9	12.4	13.1
Июнь (21—30)	26.9	14.7	21.9	21.4	10.4	20.7	25.6	13.4	12.6
Июль (1—10)	24	12.5	27.4	26.4	15.1	13.2	24.8	13.5	27
Июль (11—20)	24.2	11.4	1	29.3	17.5	14.5	26.4	14	16.7
Июль (21—31)	25.6	15.1	19.4	26.3	15.8	31.6	25	13.8	24.3
Август (1—10)	25.1	12.1	3.7	28	13.8	0.8	25.2	13.2	21.3
Август (11—20)	20.5	10.6	13.6	19.2	12.1	62.8	24.1	12.2	22
Август (21—31)	22.3	9	5.5	24.5	11.8	44.7	22	10.6	15.9
Сентябрь (1—10)	23.9	9.3	0.6	19.5	9.2	20.8	19.7	7.5	9.4
Сентябрь (11—20)	17.3	2.4	2	19.7	7.9	0	16.9	6.1	19.2
Сентябрь (21—30)	13.8	3	15.6	14.1	3.9	23.5	12.7	3.6	17.8

сравнениям в архивных данных): максимальное значение — $+37.3\text{ }^\circ\text{C}$, отклонение от средних данных за 2022 г. — $+14.5\text{ }^\circ\text{C}$, за 2011—2021 гг. — $+9.4\text{ }^\circ\text{C}$ (табл. 1). С учетом малого количества осадков в мае в Новосибирской области началась засуха, что особенно было выражено на юге и юго-западе области, где преобладают степные ландшафты и сельскохозяйственные угодья (Почвы... 1966). В отдельных районах температура почвы достигала $+65\text{ }^\circ\text{C}$ (В девяти районах ... 2023; Архив погоды... 2024; Погода в Новосибирске, 2024). И хотя, начиная с третьей декады июня, количество осадков значительно увеличилось, а средние значения максимальной температуры превышали многолетние данные на $+1.6\text{—}2.9\text{ }^\circ\text{C}$, последствия даже непродолжительной засухи оказались весьма существенными, в частности были утрачены большие площади посевов сельскохозяйственных культур. Результаты учетов дождевых червей, проведенных за этот летний сезон, существенно отличались от предыдущих, что позволяет нам считать его неблагоприятным.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В исследованных валежниках нами были обнаружены 9 видов и подвидов дождевых червей семейства Lumbricidae, относящихся к 5 экологическим группам (азиатский подвид *Eisenia nordenskioldi nordenskioldi* (Eisen, 1873) полиморфный (Перель, 1994; Ермолов, 2020)):

1) подстилочные — *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826), *Dendrodrilus rubidus* (Eisen, 1874), *Eisenia sibirica* Perel et Graphodatsky, 1984;

- 2) почвенно-подстилочные — *Eisenia fetida* (Savigny, 1826), *Eisenia nordenskioldi nordenskioldi* (Eisen, 1873), *Lumbricus rubellus* Hoffmeister, 1843;
- 3) собственно-почвенные верхнеярусные — *Octolasion lacteum* (Örley, 1885);
- 4) собственно-почвенные среднеярусные — *Aporrectodea caliginosa* (Savigny, 1826), *Eisenia nordenskioldi pallida* Malevič, 1956;
- 5) норные — *Eisenia nordenskioldi nordenskioldi* (Eisen, 1873).

Результаты недавних исследований показали, что на разных участках в разнотравном сосняке (Зальцовский бор) суммарная плотность населения и биомасса дождевых червей в почве составляют $142\text{—}292$ особи/ m^2 , $17.76\text{—}28.70$ г/ m^2 ($473\text{—}974$ особи/ m^3 , $59.19\text{—}95.65$ г/ m^3), в валежнике сосны обыкновенной — $487\text{—}928$ особи/ m^3 , $35.87\text{—}70.84$ г/ m^3 соответственно. В березово-осиновом папоротниковом лесу (Быково) плотность населения и биомасса дождевых червей в почве составляют $217\text{—}450$ особи/ m^2 , $54.44\text{—}84.46$ г/ m^2 ($723\text{—}1600$ особи/ m^3 , $181.48\text{—}281.52$ г/ m^3), в валежнике березы повислой — $645\text{—}679$ особи/ m^3 , $102.70\text{—}119.78$ г/ m^3 соответственно (Ермолов 2020, 2023, 2024). Исходя из этого, можно считать, что количественные характеристики населения дождевых червей в почве и валежнике сосняка примерно одинаковы, а в березово-осиновом лесу показатели для почвы выше. Но в то же время сообщества дождевых червей в сосновом валежнике отличались от таковых в березовом довольно невысоким функциональным разнообразием, что также было подтверждено в данной работе.

В валежнике сосняка разнотравного (сосна обыкновенная) практически все население составляли исключительно подстилочные черви, преимущественно *D. octaedra* (табл. 2), в то время как в валежнике березово-осинового папоротникового леса (береза повислая) нами был обнаружен полночленный комплекс дождевых червей с преобладанием почвенно-подстилочных (табл. 3), преимущественно *L. rubellus*, и довольно заметной долей собственно-почвенных (*O. lacteum*, *A. caliginosa*), подстилочные черви по большей части представлены *D. rubidus*. Эти особенности были отмечены нами и в недавних исследованиях (Ермолов 2020, 2023).

Валежник сосны (сосна обыкновенная) считается менее благоприятным местообитанием для дождевых червей, так как он более сухой, чем березовый, и содержит смолу, которая служит средством защиты от фитофагов и препятствует заселению многих редуцентов (Луговая и др., 2013; Стороженко, 2018). Поэтому подстилочные черви, населяющие сосновый

валежник, по большей части сосредоточены под моховыми наростами и корой, а непосредственно в самой разлагающейся древесине внутри фрагмента ствола встречаются редко. Собственно-почвенные среднеярусные и норные черви в сосновом валежнике были найдены только под корой, встречались единично (табл. 2).

В березовом валежнике у дождевых червей нет четкой приуроченности только к определенному «слою»: представители различных видов и экологических групп, как взрослые, так и ювенильные особи, населяют моховые наросты, встречаются под корой и в толще разлагающейся древесины. По всему объему валежника изобилуют почвенно-подстилочные черви разных возрастов, а в части упавшего ствола, соприкасающейся с почвой, наиболее сосредоточены собственно-почвенные черви, которые отсюда распространяются по всему валежнику. Норные черви в березовом валежнике были найдены только в толще древесины, встречались единично (табл. 3).

Таблица 2. Население дождевых червей в валежнике сосны обыкновенной в течение летних сезонов 2022—2023 гг. ($X \pm SE$)

Экологическая группа	Вид	Плотность населения, особей/м ³					
		Благоприятный период, 2022			Засушливый период, 2023		
		Июнь	Июль	Август—сентябрь	Июнь	Июль	Август—сентябрь
Подстилочные	<i>Dendrobaena octaedra</i>	2477 ± 64	1730 ± 31	1498 ± 79	7 (ед.)	244 ± 55	322 ± 22
	<i>Dendrodilus rubidus</i>	173 ± 6	221 ± 22	104 ± 9	28 ± 3	37 ± 7	195 ± 35
	<i>Eisenia sibirica</i>	35 (ед.)	104 ± 29	—	21 ± 3	28 ± 5	8 (ед.)
Собственно-почвенные среднеярусные	<i>Eisenia n. pallida</i>	—	12 (ед.)	—	—	19 (ед.)	8 (ед.)
Норные	<i>Eisenia n. nordenskioldi</i>	—	—	—	—	9 (ед.)	17 (ед.)
Итого:		2685 ± 54^a	2067 ± 67^b	1602 ± 82	56 ± 6^a	337 ± 47^b	551 ± 16
Экологическая группа	Вид	Биомасса, г/м ³					
		Благоприятный период, 2022			Засушливый период, 2023		
		Июнь	Июль	Август—сентябрь	Июнь	Июль	Август—сентябрь
Подстилочные	<i>Dendrobaena octaedra</i>	116.53 ± 2.50	93.79 ± 1.61	60.72 ± 3.29	0.74 (ед.)	13.85 ± 2.89	12.11 ± 0.96
	<i>Dendrodilus rubidus</i>	5.38 ± 0.20	9.92 ± 1.23	6.10 ± 0.85	2.19 ± 0.29	4.14 ± 0.70	7.78 ± 0.96
	<i>Eisenia sibirica</i>	0.66 (ед.)	6.70 ± 2.13	—	3.56 ± 0.84	9.72 ± 1.59	0.49 (ед.)
Собственно-почвенные среднеярусные	<i>Eisenia n. pallida</i>	—	0.80 (ед.)	—	—	2.53 (ед.)	2.24 (ед.)
Норные	<i>Eisenia n. nordenskioldi</i>	—	—	—	—	4.17 (ед.)	15.66 (ед.)
Итого:		122.56 ± 2.33^c	111.21 ± 3.87^d	66.82 ± 3.6	6.48 ± 1.09^c	34.40 ± 2.00^d	38.28 ± 4.83

Условные обозначения: (ед.) — находка без повторностей, ^{a-d} — статистические значимые различия межгодовых периодов учета, $p < 0.05$.

Таблица 3. Население дождевых червей в валежнике березы повислой в течение летних сезонов 2022—2023 гг. ($X \pm SE$)

Плотность населения, особей/м ³							
Экологическая группа	Вид	Благоприятный период, 2022			Засушливый период, 2023		
		Июнь	Июль	Август—сентябрь	Июнь	Июль	Август—сентябрь
Подстилочные	<i>Dendrobaena octaedra</i>	186 ± 30	489 ± 44	61 ± 8	—	30 ± 4	100 ± 13
	<i>Dendrodrilus rubidus</i>	156 ± 26	1025 ± 29	278 ± 29	33 (ед.)	54 ± 5	131 ± 18
	<i>Eisenia sibirica</i>	104 ± 18	54 ± 7	17 ± 3	25 (ед.)	6 (ед.)	—
Почвенно-подстилочные	<i>Lumbricus rubellus</i>	789 ± 89	629 ± 75	528 ± 22	66 ± 10	375 ± 46	361 ± 32
	<i>Eisenia n. nordenskioldi</i>	—	85 ± 12	245 ± 42	—	30 ± 5	30 ± 5
	<i>Eisenia fetida</i>	74 ± 14	163 ± 38	39 ± 5	8 (ед.)	18 (ед.)	—
Собственно-почвенные верхнеарусные	<i>Octolasion lacteum</i>	74 ± 9	202 ± 20	83 ± 4	263 ± 15	73 ± 8	141 ± 14
Собственно-почвенные среднеарусные	<i>Aporrectodea caliginosa</i>	60 ± 7	202 ± 21	39 ± 5	90 ± 14	18 (ед.)	141 ± 23
Норные	<i>Eisenia n. nordenskioldi</i>	7 (ед.)	31 (ед.)	6 (ед.)	33 (ед.)	24 ± 4	15 (ед.)
Итого:		1451 ± 141	2881 ± 168^a	1295 ± 71	518 ± 28	630 ± 56^a	919 ± 48
Биомасса, г/м ³							
Экологическая группа	Вид	Благоприятный период, 2022			Засушливый период, 2023		
		Июнь	Июль	Август—сентябрь	Июнь	Июль	Август—сентябрь
Подстилочные	<i>Dendrobaena octaedra</i>	14.49 ± 2.42	20.15 ± 2.25	2.77 ± 0.44	—	2.44 ± 0.37	5.60 ± 0.81
	<i>Dendrodrilus rubidus</i>	8.92 ± 1.52	55.30 ± 2.59	14.43 ± 1.66	1.65 (ед.)	3.55 ± 0.32	7.77 ± 1.14
	<i>Eisenia sibirica</i>	22.40 ± 3.46	2.16 ± 0.19	3.08 ± 0.46	6.49 (ед.)	1.13 (ед.)	—
Почвенно-подстилочные	<i>Lumbricus rubellus</i>	210.74 ± 18.62	86.43 ± 11.70	70.46 ± 1.91	11.88 ± 1.93	56.45 ± 7.22	56.68 ± 5.06
	<i>Eisenia n. nordenskioldi</i>	—	18.90 ± 2.94	55.58 ± 9.64	—	6.58 ± 1.08	6.00 ± 1.00
	<i>Eisenia fetida</i>	18.16 ± 3.42	37.40 ± 8.34	9.96 ± 0.98	1.66 (ед.)	5.94 (ед.)	—
Собственно-почвенные верхнеарусные	<i>Octolasion lacteum</i>	10.62 ± 1.11	10.45 ± 0.57	8.05 ± 1.17	51.81 ± 3.14	6.39 ± 0.82	12.69 ± 1.19
Собственно-почвенные среднеарусные	<i>Aporrectodea caliginosa</i>	17.43 ± 2.31	39.47 ± 6.67	5.09 ± 0.59	24.25 ± 3.54	0.70 (ед.)	41.09 ± 7.60
Норные	<i>Eisenia n. nordenskioldi</i>	11.88 (ед.)	19.85 (ед.)	7.80 (ед.)	23.12 (ед.)	20.06 ± 3.25	1.17 (ед.)
Итого:		314.63 ± 24.24^b	290.11 ± 22.90^c	177.24 ± 9.19	120.86 ± 7.65^b	103.24 ± 5.01^c	131.01 ± 10.49

Условные обозначения: см. табл. 1.

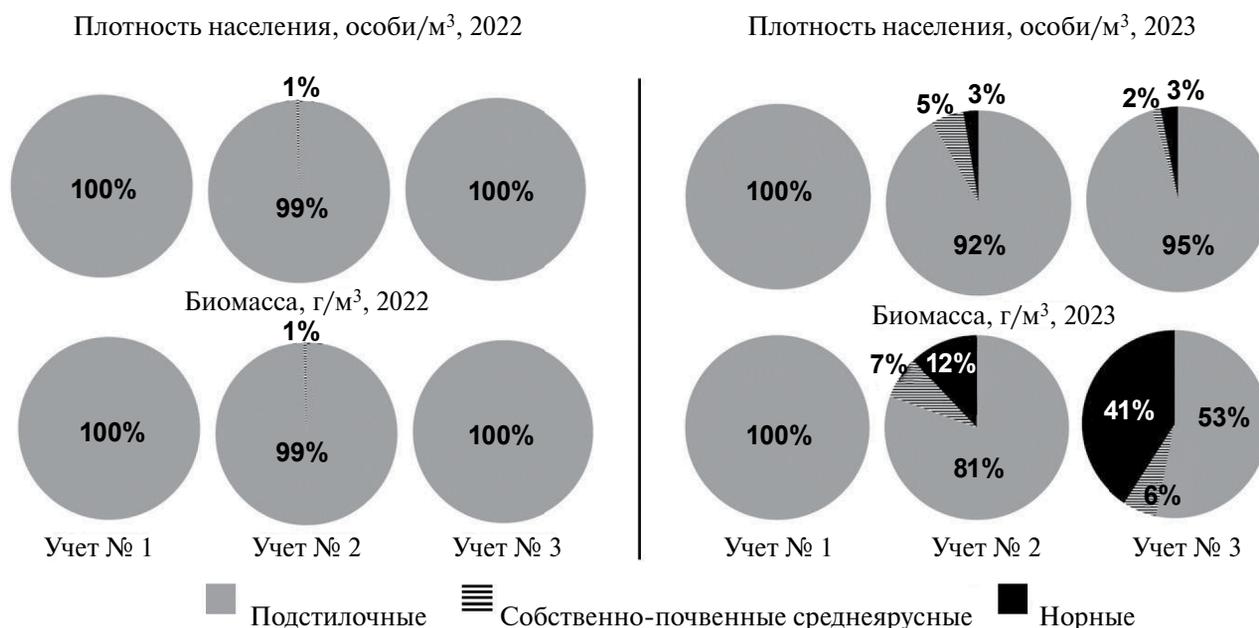


Рис. 1. Различия структуры комплексов дождевых червей в валежнике сосны обыкновенной в период благоприятного (2022, слева) и засушливого (2023, справа) летних сезонов.

В целом следует отметить, что основу населения валежника в обоих типах леса составляют виды-космополиты, тогда как численность представителей азиатской люмбрикофауны (*E. n. nordenskioldi*, *E. n. pallida*, *E. sibirica*) довольно низка (табл. 2, 3).

В течение благоприятного летнего сезона (2022), для которого характерно периодическое увлажнение валежника осадками (Архив погоды... 2024), что способствовало его защите от чрезмерного перегревания и высыхания, структура комплексов дождевых червей сохраняла некую стабильность.

В сосняке разнотравном на протяжении летнего сезона все население валежника сосны обыкновенной составляли подстилочные черви (табл. 2, рис. 1) (за исключением единично обнаруженных собственно-почвенных среднеярусных *E. n. pallida*). При этом численные показатели общей плотности населения и биомассы дождевых червей к концу сезона становились ниже, так как взрослые особи могут покидать валежник для дальнейшего расселения, а масса ювенильных особей существенно ниже таковой у взрослых.

В березово-осиновом папоротниковом лесу в валежнике березы повислой мы не наблюдали существенных различий в показателях биомассы дождевых червей на протяжении сезона, значительно отличались лишь только показатели плотности населения второго учета (июль) за счет увеличения доли подстилочных червей (табл. 3). В мелколиственных лесах подстилка маломощная, в связи с чем подстилочные черви большую часть лета в основном населяют валежник (Гераськина, Шевченко, 2018; Гераськина и др., 2020; Ермолов, 2020), однако наибольший вклад

в биомассу комплекса на протяжении всего сезона вносили почвенно-подстилочные черви (рис. 2), главным образом *L. rubellus*.

Следует отметить, что в течение летнего сезона в валежниках каждого исследованного типа леса доля ювенильных особей дождевых червей преобладающих видов и экологических групп (*D. octaedra* в сосняке, *D. rubidus*, *L. rubellus*, *O. lacteum* в березово-осиновом лесу) либо находилась в равном соотношении с долей взрослых (кроме *D. rubidus*), либо превышала таковую (рис. 3), что свидетельствует о благоприятном состоянии популяции, так как в ней с высокой вероятностью происходит смена поколений (Кооч, Haghverdi, 2014; Гераськина, Шевченко, 2018).

В период засушливого летнего сезона (2023) мы наблюдали весьма заметные различия в значениях плотности населения, биомассы и структуре комплексов дождевых червей в разные периоды учета.

При первом учете (июнь) в сосняке разнотравном было отмечено, что валежник сосны обыкновенной сильно пострадал от засухи, так как на многих стволах полностью высохли моховые наросты и кора, где ранее были сосредоточены наибольшие скопления подстилочных червей; комплекс по-прежнему составляли подстилочные черви, однако их численность (и как следствие биомасса) была крайне низка (табл. 2), а доминирующий вид *D. octaedra* встречался единично, подстилочные черви были представлены *D. rubidus* и *E. sibirica*. В почвенных прикопках, сделанных в окрестностях упавших стволов, дождевые черви, в основном подстилочные, также были крайне редки, встречались единично. В последующие учеты (июль, август—сентябрь), когда аномально



Рис. 2. Различия структуры комплексов дождевых червей в валежнике березы повислой в период благоприятного (2022, слева) и засушливого (2023, справа) летних сезонов.

высокая температура (Архив погоды... 2024) стала понижаться и увеличилось месячное количество осадков (табл. 1), плотность населения и биомасса подстилочных червей стали заметно выше. *D. octaedra* вновь стал доминирующим видом (возможно, черви стали заселять увлажненный валежник из подстилки и почвы (Гераськина, Шевченко, 2018; Ермолов, 2023), о чем свидетельствует увеличение их количества и частоты встречаемости в прикопках), а также примечательны обнаруженные в валежнике (данные без повторностей) собственно-почвенные среднеярусные и норные дождевые черви (табл. 2, рис. 1), последние из которых внесли существенный вклад в биомассу комплекса. Следует полагать, что в данном случае представители этих групп, найденные под мхами и корой на границе валежа и почвы, использовали увлажненный осадками валежник как временное местообитание (Коош, 2012; Гераськина и др., 2020).

В березово-осиновом папоротниковом лесу в начале засушливого сезона (июнь) значительно изменилась структура комплекса дождевых червей валежника березы повислой (табл. 3, рис. 2). Некоторые виды, в основном из группы подстилочных, встречались в валежнике единично, но главное отличие от предыдущих наблюдений (Ермолов, 2020, 2023) заключалось в увеличении доли собственно-почвенных червей, особенно верхнеярусных. Эта группа представлена видом *O. lacteum*, который считается довольно влаголюбивым (Перель, 1975), а поскольку валежник березы повислой более влажный, по сравнению с сосновым (Луговая и др., 2013), и сохранил достаточную увлажненность в засушливый сезон,

то представители этого вида населяли его как временный рефугиум для переживания неблагоприятных условий, что подтверждается уменьшением частоты встречаемости вида в прикопках по мере удаления от ствола. Также в период первого (июнь) и третьего учетов (август—сентябрь) мы наблюдали сравнительно высокую численность и биомассу собственно-почвенного среднеярусного *A. caliginosa*: и, хотя виду свойственна летняя диапауза (Перель, 1975), он также склонен населять влажный валежник (Гераськина и др., 2020; Ермолов, 2020). К концу летнего сезона 2023 г. комплекс дождевых червей валежника березы повислой возвращались к своей ранее отмеченной структуре с доминированием почвенно-подстилочных червей *L. rubellus* (табл. 3, рис. 2), так как собственно-почвенные черви, возможно, стали покидать валежник при достаточном увлажнении почвы осадками, однако их вклад в плотность населения и биомассу комплекса по-прежнему высок по сравнению с учетами как 2022 г., так и прошлых лет (Ермолов, 2020, 2023). Несмотря на изменение структуры комплекса, существенных различий между показателями общей плотности населения и биомассы дождевых червей в течение сезона отмечено не было.

Что касается возрастной структуры, то в валежнике сосны обыкновенной только к концу засушливого сезона (август—сентябрь) при увеличении количества осадков (табл. 1) доля ювенильных особей доминирующего вида *D. octaedra* стала превышать долю взрослых (причем весьма значительно). В то же время в валежнике березы повислой соотношение особей *L. rubellus* разных возрастов на протяжении

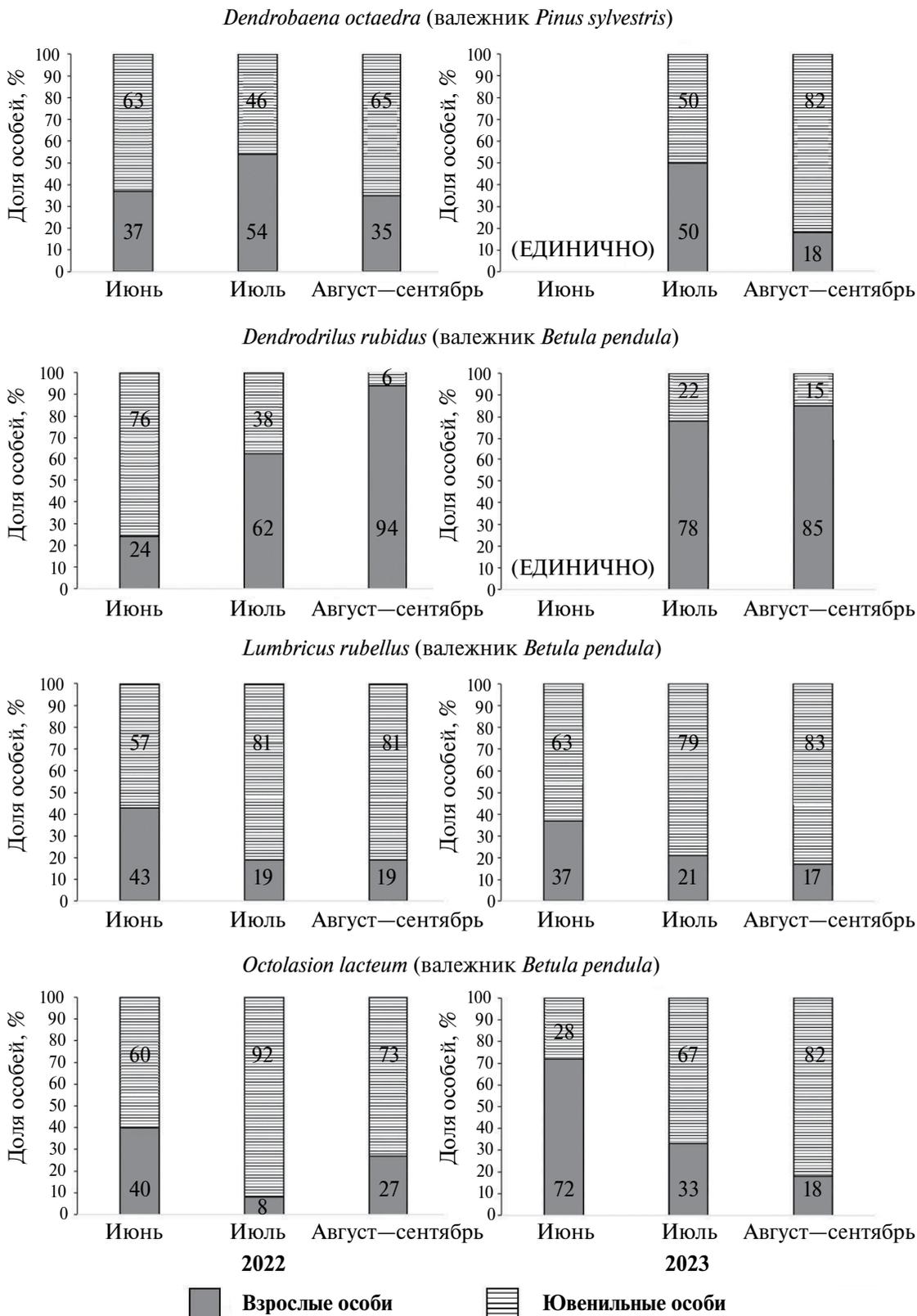


Рис. 3. Возрастная структура преобладающих видов дождевых червей в исследованном валежнике в период благоприятного (2022, слева) и засушливого (2023, справа) летних сезонов.

засушливого сезона оставалось примерно таким же, как и в благоприятный; доля взрослых особей *O. lacteum* сильно превышала долю ювенильных только в первом учете (июнь); *D. rubidus* во время первого учета (июнь) встречался единично, позже в валежнике в основном присутствовали взрослые особи, что также наблюдалось и в благоприятный период (рис. 3). Таким образом, мы можем полагать, что в сосновом валежнике происходит восстановление развивающейся популяции дождевых червей после засушливого периода, а в березовом — возрастная структура популяции дождевых червей осталась практически неизменной.

В некоторых исследованиях принято считать валежник своеобразным рефугиумом, защищающим животных от неблагоприятных абиотических, биотических и антропогенных факторов (Бергман, Воробейчик, 2017; Воробейчик и др., 2020). Наша работа показывает, что справедливость подобных утверждений во многом зависит от определенного типа леса, видов деревьев и особенностей животного населения (в данном случае дождевых червей). Валежник сосны обыкновенной исследовали в сосняке разнотравном, расположенном на дерново-подзолистых и дерново-слабоподзолистых песчаных почвах, которые являются сухими и кислыми, но имеют довольно мощную подстилку (до 7–9 см) из хвои и листвы подлеска, способную удерживать влагу (Ермолов, 2020). Как уже было сказано, подстилочные черви в этом сравнительно сухом и смолистом валежнике обитают под моховыми наростами и корой, фактически дополняя население подстилки и верхних слоев почвы, поскольку в почвах этого типа леса они также являются преобладающей группой (41 % от общего населения) (Ермолов, 2023, 2024), и при чрезмерном высыхании вынуждены его покидать, перебираясь в глубокие слои подстилки — одно из благоприятных местообитаний для подстилочных червей (Всеволодова-Перель, Карпачевский, 1987). В березово-осиновом папоротниковом лесу почвы серые лесные, более влажные, слабокислые с мало мощной подстилкой (2–3 см), но валежник березы повислой более влажный, не содержит смол и едких веществ, раздражающих покровы дождевых червей; также березовый валежник 2–3 стадии разложения, по сравнению с сосновым, более мягок (определено органолептически) для проникновения в него беспозвоночных. Даже если кора и моховые наросты будут частично высыхать (что мы наблюдали на некоторых фрагментах валежника в июне), дождевые черви смогут обитать в нем, населяя влажную мягкую гниющую древесину. Таким образом, следует полагать, что валежник березы повислой — более устойчивое к засухе местообитание для дождевых червей, так как в нем при неблагоприятных условиях возможно наблюдать высокую численность даже не совсем типичных для валежника собственно-почвенных червей, о чем было сказано ранее.

Сравнив полученные результаты с литературными данными, мы можем обозначить валежник березы повислой как один из влагоудерживающих субстратов, которые дождевые черви могут заселять при переживании засухи. Например, в работе N. M. Plum и J. Filser (2005) показано, что при аномальной засухе в летний период дождевые черви по берегам рек образовывали скопления в торфе, который даже в самые засушливые периоды сохранил высокую влагоемкость, в отличие от бедных влагой глеевых почв, высохших еще весной. *A. caliginosa* считается наиболее приспособленным среди дождевых червей к выживанию в засушливых условиях благодаря способности сравнительно быстро сворачиваться «клубком» и инкапсулироваться в почве, уходя в диапаузу. *E. nordenskioldi* тоже способен выживать, образуя капсулы, тогда как *O. lacteum* сворачивается медленнее и практически не диапаузирует, а *L. rubellus* совсем не сворачивается и высыхает в своих почвенных ходах (Роднянская, 1957; Берман и др., 2002; Кудряшева, 2003; McDaniel et al., 2013). В валежнике все упомянутые виды (включая норную форму *E. nordenskioldi*) были обнаружены в активном состоянии в течение всего засушливого сезона. Таким образом, влажный валежник березы повислой справедливо назвать «универсальным рефугиумом» для дождевых червей.

В подтверждение наших рассуждений для валежника каждого вида дерева проведено попарное сравнение показателей плотности населения и биомассы комплексов дождевых червей в соответствующие учеты благоприятного и засушливого периодов. Из полученных результатов следует, что показатели для комплексов дождевых червей соснового валежника в июне и июле засушливого летнего сезона (2023) статистически значимо отличаются от таковых в благоприятный (2022) (табл. 2). Для комплексов дождевых червей березового валежника различия между этими показателями также были статистически значимы (июнь — плотность населения и биомасса, июль — биомасса). Но поскольку высокое функциональное и видовое разнообразие дождевых червей в березовом валежнике в целом оставалось без изменений, то это может свидетельствовать об обеспечении им условий для выживания полночленного комплекса дождевых червей в периоды засухи.

ВЫВОДЫ

В населении валежника сосны обыкновенной разнотравного сосняка преобладают подстилочные дождевые черви, среди которых доминирует *D. octaedra*; собственно-почвенные среднеярусные и норные черви малочисленны. В березово-осиновом папоротниковом лесу валежник березы повислой населяет полночленный комплекс дождевых червей, который составляют 8 видов, относящихся к 5 различным жизненным формам, с доминированием почвенно-подстилочных червей *L. rubellus*.

Сформировавшиеся комплексы дождевых червей валежника в каждом типе леса сохраняют свою структуру на протяжении всего благоприятного летнего сезона без значительных изменений. Отмечены лишь небольшие колебания плотности населения и биомассы комплексов, обусловленные расселением и сокращением доли взрослых особей и увеличением доли ювенильных в середине и конце сезона (июль—август/сентябрь).

В засушливый летний сезон комплекс дождевых червей валежника сосны обыкновенной в общих чертах сохранил свою структуру. Однако в начале сезона наблюдались изменения в видовом составе преобладающих подстилочных червей и резкое снижение общей плотности населения и биомассы комплекса; к концу сезона отмечено заметное нерегулярное присутствие собственно-почвенных среднеярусных и норных червей и, как следствие, увеличение показателей общей плотности населения и биомассы люмбрицид. Комплекс дождевых червей в валежнике березы повислой значительно изменил свою структуру в начале засушливого летнего сезона (июнь), которая в дальнейшем постепенно восстановилась к исходному состоянию, при этом не утратив видового и функционального разнообразия, наблюдаемого в благоприятный сезон. Числовые значения плотности населения и биомассы комплекса на протяжении засушливого сезона были примерно одинаковы, но ниже, чем в благоприятный сезон. Согласно результатам сравнения качественных и количественных межгодовых характеристик комплексов дождевых червей, березовый валежник является более устойчивым к засухе местообитанием в отличие от соснового.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анциферова О. А., Юсупова Д. И., Сафонова Д. Н.* Влияние экологических условий на состав мезофауны и численность дождевых червей в почвах агрофитоценозов Калининградской области // *Известия КГТУ*. 2022. № 65. С. 24—34.
- Архив погоды в Новосибирске [Электронный ресурс]. 2024. URL: <https://arhivpogodi.ru/arhiv/novosibirsk> (дата обращения: 03.05.2024).
- Бергман И. Е., Воробейчик Е. Л.* Влияние выбросов металлургического завода на формирование запаса и разложение крупных древесных остатков в елово-пихтовых лесах // *Лесоведение*. 2017. № 1. С. 24—38.
- Берман Д. И., Лейрих А. Н., Алфимов А. В.* Об устойчивости дождевого червя *Eisenia nordenskioldi* (Oligochaeta, Lumbricidae) к экстремально низкой влажности почвы на северо-востоке Азии // *Зоологический журнал*. 2002. Т. 81. № 11. С. 1308—1318.
- В девяти районах Новосибирской области из-за засухи ввели режим ЧС [Электронный ресурс] // Сиб. фм. 2023. URL: <https://sib.fm/>
- news/2023/06/27/v-devyati-rajonah-novosibirskoj-oblasti-iz-za-zasuhi-vveli-rezhim-chs (дата обращения: 18.01.2024).
- Витион П. Г.* Резистентность педобионтов к засухе в экосистемах // *Биологическое разнообразие — основа устойчивого развития: Мат-лы Междунар. науч.-практ. конф. Грозный: ЧГПУ, 2019. С. 30—42.*
- Воробейчик Е. Л., Ермаков А. И., Нестеркова Д. В., Гребенников М. Е.* Крупные древесные остатки как микростации обитания почвенной мезофауны на загрязненных территориях // *Известия РАН. Серия биологическая*. 2020. № 1. С. 85—95.
- Всеволодова-Перель Т. С.* Дождевые черви фауны России: Кадастр и определитель. М.: Наука, 1997. 102 с.
- Всеволодова-Перель Т. С., Карпачевский О. Л.* О роли сапрофагов в формировании лесной подстилки // *Лесоведение*. 1987. № 1. С. 28—32.
- Гераськина А. П.* Проблемы количественной оценки и учета фаунистического разнообразия дождевых червей в лесных сообществах // *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016. Т. 1. № 2. Р. 1—9.
- Гераськина А. П., Шевченко Н. Е.* Биотопическая приуроченность дождевых червей в малонарушенных лесах Тебердинского биосферного заповедника // *Лесоведение*. 2018. № 6. С. 464—478.
- Гераськина А. П., Куприн А. В., Ермолов С. А., Ухова Н. Л.* Распределение почвенных макросапрофагов в элементах лесной мозаики // *Научные основы устойчивого управления лесами: Мат-лы IV Всерос. науч. конф. с международным участием. М.: ЦЭПЛ РАН, 2020. С. 18—21.*
- Гончаров А. А.* Структура трофических ниш в сообществах почвенных беспозвоночных (мезофауна) лесных экосистем: дис...канд. биол. наук: 03.02.08. М.: ИПЭЭ РАН, 2014. 23 с.
- Ермолов С. А.* Влияние лесной мозаичности на функциональное разнообразие дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) (на примере лесостепного Приобья Новосибирской области) // *Сибирский экологический журнал*. 2024 (в печати).
- Ермолов С. А.* Оценка пространственного распределения дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) в основных типах леса лесостепного Приобья Новосибирской области // *Экология: факты, гипотезы, модели: Мат-лы Всерос. конф. молодых ученых, 17—21 апреля 2023 г. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 2023. С. 87—93.*
- Ермолов С. А.* Сообщества дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) хвойных и мелколиственных лесов лесостепного Приобья // *Вопросы лесной науки*. 2020. Т. 3. № 2. С. 1—24.
- Классификация и диагностика почв Западной Сибири. Новосибирск: Ин-т Запсибгипрозем, 1979. 47 с.
- Кошманова Т. А., Лозовская М. В.* Педозоологические исследования на аридных территориях // *Естественные науки*. 2008. № 3. С. 30—32.

- Кудряшева И. В. Изменение массы тела дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) в связи с особенностями их водной регуляции в почвах южной лесостепи // Зоологический журнал. 2003. Т. 82. № 5. С. 558—566.
- Луговая Д. Л., Смирнова О. В., Запрудина М. В., Алейников А. А., Смирнов В. Э. Микромозаичная организация и фитомасса напочвенного покрова в основных типах темновойных лесов Печоро-Ильчского заповедника // Экология. 2013. № 1. С. 3—10.
- Мугако А. Л. Природа Новосибирской области. Новосибирск: Новосибирский государственный краеведческий музей, 2008. 40 с.
- Перель Т. С. Дождевые черви (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) в лесах Западного Саяна (с описанием нового вида) // Зоологический журнал. 1994. Т. 73. № 2. С. 18—22.
- Перель Т. С. Жизненные формы дождевых червей (*Lumbricidae*) // Журнал общей биологии. 1975. Т. 36. № 2. С. 189—202.
- Погода в Новосибирске [Электронный ресурс]. 2024. URL: <http://www.pogodaiklimat.ru/monitor.php?id=29638> (дата обращения: 03.05.2024).
- Почвы Новосибирской области / Под ред. П. В. Ковалева. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1966. 421 с.
- Роднянская И. С. К вопросу о способности дождевых червей переносить высыхание // Ученые записки МГПУ им. Потемкина. 1957. Т. 65. № 6. С. 131—149.
- Стороженко В. Г. Объемы, структура и динамика разложения древесного опада в коренных ельниках таежной зоны европейской части России // Труды КарНЦ РАН. 2018. С. 1—10. DOI: 10.17076/eco635
- Ashwood F., Vanguelova E. I., Benham S., Butt K. R. Developing a systematic sampling method for earthworms in and around deadwood // *Forest Ecosystems*. 2019. V. 6. № 33. P. 1—12.
- Holmstrup M., Slotsbo S., Henriksen P. G., Bayley M. Earthworms accumulate alanine in response to drought // *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. 2016. V. 199. P. 8—13.
- Kooch Y. Response of earthworms ecological groups to decay degree of dead trees (case study: Sardabrood forest of Chalous, Iran) // *The Journal of Experimental Biology*. 2012 V. 2. P. 532—538.
- Kooch Y., Haghverdi K. Earthworms — good indicators for forest disturbance // *Journal of BioScience and Biotechnology*. 2014. V. 3. № 2. P. 155—162.
- McDaniel J. P., Barbarick K. A., Stromberger M. E., Cranshaw W. Survivability of *Aporrectodea caliginosa* in response to drought stress in a Colorado soil // *Soil Science Society of America Journal*. 2013. V. 77. № 5. P. 1667—1672.
- Plum N. M., Filser J. Floods and drought: Response of earthworms and potworms (*Oligochaeta*: *Lumbricidae*, *Enchytraeidae*) to hydrological extremes in wet grassland // *Pedobiologia*. 2005. V. 49. № 5. P. 443—453.
- Singh J., Schädler M., Demetrio W., Brown G. G., Eisenhauer N. Climate change effects on earthworms — a review // *Soil Organisms*. 2019. V. 91. № 3. P. 113—137.

The Structure of Earthworm Complexes in Forest Deadwood During Moderate and Dry Summer Seasons in Forest Steppes of the Ob Region

S. A. Ermolov^{1,*}

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

* E-mail: ermserg96@gmail.com

The investigation evaluates the species and functional diversity of earthworm complexes inhabiting the deadwood of the main tree species in two forest types during the time of conducive and dry summer seasons. The objects of the studying are the mixed-grass pine forest and birch-aspen fern forest in the forest-steppe Ob region of the Novosibirsk area, the deadwood on test areas was represented by tree trunks of 2—3 stage of decomposition, *Pinus sylvestris* and *Betula pendula* respectively. Quantitative counts of earthworms were carried out using manual analysis of deadwood in the field, according to accepted methods. During the research, we found 9 species and subspecies of earthworms belonging to 5 life forms, most of which are cosmopolitan. The main part of the population in *Pinus sylvestris* deadwood is made up by epigeic earthworms; a full-fledged earthworms complex has been found in the *Betula pendula* deadwood. During the conducive summer season, earthworm complexes in each type of forest maintain their structure with slight fluctuations of population density and biomass. During the dry summer season, the *Pinus sylvestris* earthworm complex retains its structure but changes in the composition of the predominant epigeic species and sharp fluctuations in population density and biomass are being observed. The *Betula pendula* deadwood earthworm complex significantly changes its structure at the beginning of the dry summer season, gradually recovering over the course of the following period but there are no statistically significant differences in population density and biomass of the complex. The age structure of individual species in

earthworm complex in both types of forest during a conducive season is characterised by an equivalent ratio of juvenile and adult individuals or a greater proportion of juvenile ones; at the beginning of the dry season the proportion of adults in the complexes is high, the proportion of juvenile individuals increases only towards the end of the season. After comparing the interannual data of earthworm complexes population density and biomass, it was found that the *Betula pendula* deadwood is a more drought-resistant habitat for earthworms, than the *Pinus sylvestris* deadwood.

Keywords: deadwood, earthworms, life forms, forest-steppe Ob region, *Pinus sylvestris*, *Betula pendula*, summer season, earthworm complex.

Acknowledgements: The study has been conducted within the framework of the project “Forest climate-regulating functions and biodiversity” (R&D reg. no. 122111500023-6).

REFERENCES

- Antsiferova O. A., Yusupova D. I., Safonova D. N., Vliyanie ekologicheskikh uslovii na sostav mezofauny i chislennost' dozhdevykh chervei v pochvakh agrofytotsenozov Kaliningradskoi oblasti (Influence of environmental conditions on the composition of mesofauna and the number of earthworms in the soils of agrophytocenoses of the Kaliningrad region), *Izvestiya KGTU*, 2022, No. 65, pp. 24–34.
- Arkhiv pogody v Novosibirsk* (Weather archive in Novosibirsk), 2024, available at: <https://arhivpogodi.ru/arhiv/novosibirsk> (May 03, 2024).
- Ashwood F., Vangelova E. I., Benham S., Butt K. R., Developing a systematic sampling method for earthworms in and around deadwood, *Forest Ecosystems*, 2019, Vol. 6, No. 33, pp. 1–12.
- Bergman I. E., Vorobeichik E. L., The effect of a copper smelter emissions on the stock and decomposition of coarse woody debris in spruce and fir woodlands, *Contemporary Problems of Ecology*, 2017, Vol. 10, No. 7, pp. 790–803.
- Berman D. I., Leirikh A. N., Alfimov A. V., Ob ustoychivosti dozhdevogo chervya *Eisenia nordenskioldi* (Oligochaeta, Lumbricidae) k ekstremal'no nizkoi vlazhnosti pochvy na severo-vostoke Azii (On tolerance of earthworm *Eisenia nordenskioldi* (Oligochaeta, Lumbricidae) for extremely low soil moisture in the northeast of Asia), *Zoologicheskii zhurnal*, 2002, Vol. 81, No. 11, pp. 1308–1318.
- Ermolov S. A., Otsenka prostranstvennogo raspredelenie dozhdevykh chervei (Oligochaeta, Lumbricidae) v osnovnykh tipakh lesa lesostepnogo Priob'ya Novosibirskoi oblasti (Assessment of the spatial distribution of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in the main forest types of the forest-steppe Ob region of the Novosibirsk region), *Ekologiya: fakty, gipotezy, modeli* (Ecology: facts, hypotheses, models), Ekaterinburg, Proc. of All-Russian conf. of Young Scientists, Ekaterinburg, April 7–21, 2023: IERiZh UrO RAN, pp. 87–93.
- Ermolov S. A., Soobshchestva dozhdevykh chervei (Oligochaeta, Lumbricidae) khvoinykh i melkolistvennykh lesov lesostepnogo Priob'ya (Earthworm communities (Oligochaeta, Lumbricidae) of pine forests and small foliage forests in the forest-steppe Ob region), *Voprosy lesnoi nauki*, 2020, Vol. 3, No. 2, pp. 1–24.
- Ermolov S. A., Vliyanie lesnoi mozaichnosti na funktsional'noe raznoobrazie dozhdevykh chervei (Oligochaeta, Lumbricidae) (na primere lesostepnogo Priob'ya Novosibirskoi oblasti) [The influence of forest mosaic on the functional diversity of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) (case study of the forest-steppe Ob region of the Novosibirsk region)], *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*, 2024, In print.
- Geras'kina A. P., Kuprin A. V., Ermolov S. A., Ukhovala N. L., Raspredelenie pochvennykh makrosapofagov v elementakh lesnoi mozaiki (Distribution of soil macro saprophages in forest mosaic), *Nauchnye osnovy ustoychivogo upravleniya lesami* (Scientific foundations of sustainable forest management), Moscow, Proc. of 4th All-Russian scientific conf. with international participation, Moscow: TsEPL RAN, pp. 18–21.
- Geras'kina A. P., Problemy kolichestvennoi otsenki i ucheta faunisticheskogo raznoobraziya dozhdevykh chervei v lesnykh soobshchestvakh (Problems of quantification and accounting faunal diversity of earthworms in forest communities), *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2016, Vol. 1, No. 2, pp. 1–9.
- Geras'kina A. P., Shevchenko N. E., Biotopicheskaya priurochennost' dozhdevykh chervei v malonarushennykh lesakh Teberdinskogo biosfernogo zapovednika (Biotopic Association of Earthworms in Intact Forests of Teberda Nature Reserve), *Lesovedenie*, 2018, No. 6, pp. 464–478.
- Goncharov A. A., *Struktura troficheskikh nish v soobshchestvakh pochvennykh bespozvonochnykh (mezofauna) lesnykh ekosistem. Diss. kand. biol. nauk* (Structure of trophic niches in communities of soil invertebrates (mesofauna) of forest ecosystems. Cand. biol. sci. thesis), Moscow: IPEE RAN, 2014, 23 p.
- Holmstrup M., Slotsbo S., Henriksen P. G., Bayley M., Earthworms accumulate alanine in response to drought, *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 2016, Vol. 199, pp. 8–13.
- Klassifikatsiya i diagnostika pochv Zapadnoi Sibiri* (Classification and diagnostics of soils in Western Siberia), Novosibirsk: In-t Zapsibgiprozem, 1979, 47 p.

- Kooch Y., Haghverdi K., Earthworms — good indicators for forest disturbance, *Journal of BioScience and Biotechnology*, 2014, Vol. 3, No. 2, pp. 155—162.
- Kooch Y., Response of earthworms ecological groups to decay degree of dead trees (case study: Sardabrood forest of Chalous, Iran), *The Journal of Experimental Biology*, 2012, Vol. 2, pp. 532—538.
- Koshmanova T. A., Lozovskaya M. V., Pedozoologicheskie issledovaniya na aridnykh territoriyakh (Pedozoological studies in arid areas), *Estestvennye nauki*, 2008, No. 3, pp. 30—32.
- Kudryasheva I. V., Izmenenie massy tela dozhdevykh chervei (Oligochaeta, Lumbricidae) v svyazi s osobennostyami ikh vodnoi regulyatsii v pochvakh yuzhnoi lesostepi (Changes in earthworm (Oligochaeta, Lumbricidae) body mass related to their specific water regulation in soils of southern forest-steppe), *Zoologicheskii zhurnal*, 2003, Vol. 82, No. 5, pp. 558—566.
- Lugovaya D. L., Smirnova O. V., Zaprudina M. V., Aleinikov A. A., Smirnov V. E., Mikromozaichnaya organizatsiya i fitomassa napochvennogo pokrova v osnovnykh tipakh temnokhvoinykh lesov Pechoro-Ilychskogo zapovednika (Micromosaic structure and phytomass of ground vegetation in main types of dark conifer forests in the Pechora-Ilych state nature reserve), *Ekologiya*, 2013, No. 1, pp. 3—10.
- McDaniel J. P., Barbarick K. A., Stromberger M. E., Cranshaw W., Survivability of *Aporrectodea caliginosa* in response to drought stress in a Colorado soil, *Soil Science Society of America Journal*, 2013, Vol. 77, No. 5, pp. 1667—1672.
- Mugako A. L., *Priroda Novosibirskoi oblasti* (Nature of the Novosibirsk region), Novosibirsk: Novosibirskii gosudarstvennyi kraevedcheskii muzei, 2008, 40 p.
- Perel' T. S., Dozhdevye chervi (Oligochaeta, Lumbricidae) v lesakh Zapadnogo Sayana (s opisaniem novogo vida) (Earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in the forests of Western Sayan (with a description of a new species)), *Zoologicheskii zhurnal*, 1994, Vol. 73, No. 2, pp. 18—22.
- Perel' T. S., Zhiznennye formy dozhdevykh chervei (Lumbricidae) (Life forms of earthworms of the family Lumbricidae), *Zhurnal obshchei biologii*, 1975, Vol. 36, No. 2, pp. 189—202.
- Plum N. M., Filser J., Floods and drought: Response of earthworms and potworms (Oligochaeta: Lumbricidae, Enchytraeidae) to hydrological extremes in wet grassland, *Pedobiologia*, 2005, Vol. 49, No. 5, pp. 443—453.
- Pochvy Novosibirskoi oblasti* (Soils of the Novosibirsk region), Novosibirsk: Nauka. Sib. otd-nie, 1966, 421 p.
- Pogoda v Novosibirske (Weather in Novosibirsk), 2024, available at: <http://www.pogodaiklimat.ru/monitor.php?id=29638> (May 03, 2024).
- Rodnyanskaya I. S., K voprosu o sposobnosti dozhdevykh chervei perenosit' vysykhaniye (On the question of the ability of earthworms to withstand drying out), *Uchenye zapiski MGPU im. Potemkina*, 1957, Vol. 65, No. 6, pp. 131—149.
- Singh J., Schädler M., Demetrio W., Brown G. G., Eisenhauer N., Climate change effects on earthworms — a review, *Soil Organisms*, 2019, Vol. 91, No. 3, pp. 113—137.
- Storozhenko V. G., Ob'emy, struktura i dinamika razlozheniya drevesnogo otpada v korennykh el'nikakh taezhnoi zony evropeiskoi chasti Rossii (Volume, structure and decomposition dynamics of woody debris in primary spruce forests of the taiga zone of European Russia), *Trudy KarNTs RAN*, 2018, No. 5, pp. 1—10.
- V devyati rayonakh Novosibirskoi oblasti iz-za zasukhi vveli rezhim ChS (A state of emergency was introduced in nine districts of the Novosibirsk region due to drought), 2023, available at: <https://sib.fm/news/2023/06/27/v-devyati-rajonah-novosibirskoj-oblasti-iz-za-zasuhi-vveli-rezhim-chs> (January 18, 2024).
- Vition P. G., Rezistentnost' pedobiontov k zasukhe v ekosistemakh (Resistance of pedobionts to drought in ecosystems), *Biologicheskoe raznoobrazie — osnova ustoichivogo razvitiya* (Biological diversity — the basis of sustainable development), Grozny, Proc. of the International scientific-practical Conf., Grozny: ChGPU, pp. 30—42.
- Vorobeichik E. L., Ermakov A. I., Nesterkova D. V., Grebennikov M. E., Coarse woody debris as microhabitats of soil macrofauna in polluted areas, *Biology Bulletin*, 2020, Vol. 47, No. 1, pp. 87—96.
- Vsevolodova-Perel' T. S., Dozhdevye chervi fauny Rossii'* (Earthworms of Russian fauna), Moscow: Nauka, 1997, 102 p.
- Vsevolodova-Perel' T. S., Karpachevskii O. L., O roli saprofov v formirovanii lesnoi podstilki (On the role of saprophages in the formation of forest litter), *Lesovedenie*, 1987, No. 1, pp. 28—32.