

УДК 631.46:630*182:595.1

ЛЕСНЫЕ БИОГЕОЦЕНОЗЫ В АРЕАЛЕ БУРЫХ ЛЕСНЫХ ПОЧВ ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

© 2023 г. Т. С. Улигова*, Н. Л. Цепкова*, И. Б. Рапопорт*, О. Н. Горобцова*,
Ф. В. Гедгафова*, Р. Х. Темботов*, @

*Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, Нальчик, 360051 Кабардино-Балкарская республика, Россия

@E-mail: tembotov.rustam@mail.ru

Поступила в редакцию 28.05.2021 г.

После доработки 01.12.2021 г.

Принята к публикации 02.12.2021 г.

Изучена растительность и бурая лесная почва разных типов лесов южного и северного макросклонов Главного Кавказского хребта, уделено особое внимание почвенной фауне (дождевые черви), микробной и ферментативной активности. Проведен сравнительный анализ основных компонентов лесных биогеоценозов (растительные сообщества, дождевые черви, микробная и ферментативная активность почвы) южного и северного макросклонов Главного Кавказского хребта, расположенных в Кавказском государственном природном биосферном заповеднике и памятниках природы “Гуамское ущелье” и “Массив самшита колхидского”. Дана оценка растительного разнообразия различных типов колхидских лесов южного и северного макросклонов. Установлено сходство структуры растительных сообществ, населения дождевых червей, их видового богатства, а также важнейших показателей биологической активности почвы южного и северного макросклонов. Показана тесная корреляционная связь показателей биологической активности бурой лесной почвы с разнообразием растительности и численностью дождевых червей.

Ключевые слова: биологическая активность, биоразнообразие, бурая лесная почва, дождевые черви, колхидские леса

DOI: 10.31857/S1026347023010134, EDN: INDNZM

В условиях современного глобального изменения климата и усиления влияния антропогенных факторов необходимы актуальные сведения о компонентах лесных биогеоценозов для осуществления мониторинга их состояния. В составе Кавказского государственного природного биосферного заповедника (КГПБЗ) сохранились лесные сообщества, уникальные по своему биологическому разнообразию и выполняемым экологическим функциям, что определяет возможность их использования в качестве эталонных биогеоценозов. Наблюдения за такими сообществами проводятся в рамках фундаментальной проблемы, связанной с оценкой состояния и динамики лесов, их биоразнообразия и получения новой информации о взаимосвязи их компонентов. Рассмотрению различных аспектов данной проблемы посвящены многочисленные публикации (Breemen, Fienzi, 1998; Bauhus J. *et al.*, 1998; Striganova *et al.*, 2001; Lavelle *et al.*, 2006; Добровольский, Чернов, 2011; Bernier, Gillet, 2012; Разнообразие и динамика..., 2012, 2013; Лукина и др., 2015, 2019). Опыт ранее проведенных нами исследований (Uligova *et al.*, 2017;

Улигова и др., 2019) выявил ведущую роль разнообразия растительности и почвенной мезофауны в формировании биологической активности почвы и обеспечении устойчивого функционирования биогеоценозов. Исследования заповедных колхидских лесов северного и южного макросклонов Западного Кавказа в ареале бурых лесных почв позволяют охарактеризовать их важнейшие компоненты (растительность, почвенная микро- и мезофауна, почва) и установить между ними возможные взаимосвязи.

Цель работы – оценить пространственную изменчивость биогеоценозов различных типов колхидских лесов Западного Кавказа – выявить структуру и эколого-биологическое состояние основных компонентов (растительные сообщества, дождевые черви, почвы и их микробная и ферментативная активность).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Район исследования охватывает южный и северный макросклоны Главного Кавказского хребта (ГКХ) Западного Кавказа. Южный макросклон

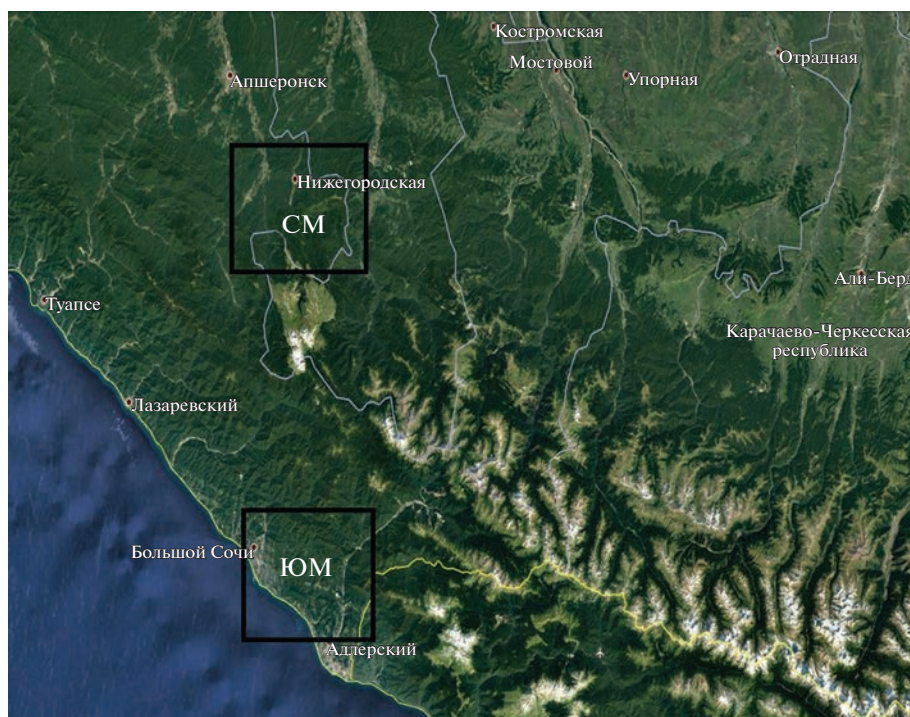


Рис. 1. Расположение исследуемых лесных биогеоценозов Западного Кавказа на южном (ЮМ) и северном (СМ) макросклонах Главного Кавказского Хребта.

представлен территорией Хостинской тисо-самшитовой рощи КГПБЗ (Сочинский район), северный — памятниками природы “Туамское ущелье” и “Массив самшита колхидского” в бассейне р. Цице (Майкопский район Республики Адыгея) (рис. 1). По территории этих памятников природы и бассейна р. Цице проходит северная граница ареалов представителей третичной флоры. В составе этих лесов присутствуют реликты, в том числе и третичного времени *Fagus orientalis* Lipsky, *Taxus baccata* L., *Buxus colchica* Pojark., *Abies nordmanniana* (Steven) Spach, *Tilia begoniifolia* L., *Prunus laurocerasus* L., *Philadelphus caucasicus* Koehne, *Ruscus colchicus* Yeo, *Phyllitis scolopendrium* (L.). Рассматриваемые биогеоценозы южного и северного макросклонов относятся к различным типам колхидских лесов, сформировавшихся в ареале бурых лесных почв.

На южном макросклоне территория тисо-самшитовой рощи площадью около 300 га охватывает восточный склон горы Ахун на правом и левом берегу реки Хоста. Рельеф сформирован грядой верхнемеловых известняков, которую прорезает поперечное ущелье реки Хоста с крутыми отвесными стенами. Тисо-самшитовая роща до недавнего времени представляла собой участок третично-реликтового леса, сохранившегося с доисторических времен в зоне влажных субтропиков. Основными лесообразующими породами являлись реликты третичного периода — вечнозеленые *T. baccata* (Тахасеае) и *B. colchica* (Вухасеае). Однако элими-

нация *B. colchica* в результате инвазии самшитовой огневки — *Cydalis perspectalis* Walker (*Lepidoptera*, *Crambidae*) привела к существенным изменениям в составе растительных сообществ (Бибин, Ковалев, 2017). Субтропический климат южного макросклона отличается высокой влажностью (более 70% на возвышенных участках и до 90% в ущельях и балках), обилием осадков (среднегодовое количество составляет 1350 мм) и высокой среднегодовой температурой воздуха (14.5°C) (Лазук, 1960).

Лесная растительность в ареале бурых лесных почв на северном макросклоне представлена преимущественно букняками, пихтарниками, буково-пихтовыми лесами. Первый ярус наиболее часто образуют *F. orientalis* (реликт третичного периода), *Quercus robur* L., *Fraxinus excelsior* L.; в подлеске присутствуют кустарники *Corylus avellana* (L.) H. Karst., *Ilex colchica* L., *R. colchicus*, *B. colchica*. На северном макросклоне ГКХ в пределах исследуемых территорий климат мягкий, умеренно-континентальный, влажный. Среднегодовая температура воздуха составляет 10.1°C, среднегодовое количество осадков 1020 мм, относительная влажность 68–80%. Для зимы характерно отсутствие устойчивого снежного покрова, безморозный период составляет в среднем 185–195 суток (<https://ru.climate-data.org/>).

Объектами исследования служили растительный покров, почвенная мезофауна (дождевые черви) и почвы (бурые лесные) лесных биогеоце-

нозов. В табл. 1 приведены исследуемые биогеоценозы южного (5 типов) и северного (6 типов) макросклонов, состав их древесно-кустарникового яруса и напочвенного покрова. Для комплексных исследований в 2018 и 2020 гг. были заложены 11 пробных площадок ($30 \times 30 \text{ м}^2$). На южном макросклоне они расположены в пределах координат N 43.31688–43.53828; E 39.52561–39.87840; высота 32–118 м над ур. м., на северном — N 44.13426–44.22810; E 39.82575–40.03401; 447–897 м над ур. м. Для определения местоположения площадок использовали навигатор GPSMAP 60 CEX.

Бурые лесные почвы, широко распространенные в лесах Западного Кавказа, относятся к фациальному подтипу бурых лесных слабо ненасыщенных очень теплых средне- и многогумусных среднесуглинистых почв (Егоров и др., 1977). Различия климатических условий и почвообразующих пород на противоположных склонах ГКХ определяют особенности этого подтипа почв. На южном макросклоне сформировались бурые лесные (род остаточного-карбонатные) почвы на щебнистом элювии карбонатных сланцев и тяжелосуглинистом элювии осадочных пород, на северном — типичные бурые лесные почвы на щебнистом элювии осадочных и карстовых пород.

Растительность. При геоботанических описаниях визуально определяли сомкнутость крон древостоя, составляли его формулы, количество стволов на площадке принимали за 10 (Неронов, 2002). Если в сообществе имелся подлесок, отмечали его общее проективное покрытие (ОПП) и видовой состав. При описании живого напочвенного покрова (травяно-кустарниковый ярус) отмечали ОПП травостоя, составляли список видов, указывали долю проективного покрытия каждого вида. В состав этого яруса включали также травянистые и деревянистые лианы (сассапариль, плющи, жимолость и др.). Название растительного сообщества определялось доминирующим видом древостоя.

Биоразнообразие растений определяли их альфа-разнообразием, представленным средним числом видов на площадке (Мэггаран, 1992). Для характеристики биогеоценозов рассчитывали синэкологические индексы: $\bar{H}_{\text{фит}}$ — фитоценологического биоразнообразия Шеннона (Shannon, 1948), e — выравненности Пиелу (Pielou, 1975), $h_{\text{флор}}$ — флористического разнообразия Хартли (Hartley, 1928), C — доминирования Симпсона (Simpson, 1949). Индексы рассчитывали по формулам:

$$\bar{H}_{\text{фит}} = -\sum p_i \ln p_i, \text{ где}$$

p_i — доля особей i -го вида, рассчитывают как отношение n_i/N ; n_i — проективное покрытие i -го вида, N — проективное покрытие всех видов на площадке;

$$e = \frac{\bar{H}_{\text{фит}}}{\ln S},$$

где S — число видов растений;

$$h_{\text{флор}} = \log_2 S,$$

$$C = \sum \left[\frac{n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)} \right].$$

Для сравнительной оценки биогеоценозов рассчитывали интегральный индекс их разнообразия ($I_{\text{интегр}}$, %) путем суммирования относительных значений упомянутых индексов (Андреев, 2002):

$$I_{\text{интегр}} = \frac{\bar{H}_{\text{фит}}}{\bar{H}_{\text{фит. макс}}} \times 100 + \frac{\bar{H}_{\text{фит}}}{\ln S} \times 100 + \frac{\log_2 S}{\log_2 S_{\text{ макс}}} \times 100 - (1 - C) \times 100(\%).$$

Дождевых червей собирали из почвенных монолитов ($25 \times 25 \text{ см}^2$) по методике Гилярова (1975). Видовую принадлежность дождевых червей определяли согласно Всеволодовой–Перель (1997). Встречаемость отдельных видов червей рассчитывали от общего числа исследуемых проб. Для характеристики дождевых червей использовали также синэкологические индексы ($\bar{H}$ — Шеннона, C — Симпсона, e — Пиелу, h — Хартли). Рассчитывали интегральный индекс разнообразия дождевых червей по формуле А.В. Андреева (2002) аналогично таковому разнообразия растительности.

Почва. Образцы почвы каждого биоценоза отбирали из верхнего органоминерального слоя (0–20 см) (метод конверта, площадка 100 м^2), из которых готовили смешанный образец (всего 11) (Казеев, Колесников, 2012). Растительную подстилку в анализ не включали.

В образцах почвы определяли содержание органического углерода ($C_{\text{орг}}$, %) по методу Тюрина в модификации Никитина и рН (почва : вода = 1 : 2.5) — потенциометрически (Аринюшкина, 1970). Определение плотности почвы в естественном сложении (г/см^3) осуществляли методом Н.А. Качинского (Вадюнина, Корчагина, 1961). Для отбора почвы в ненарушенном состоянии использовали бур — цилиндр Качинского (объем 39.4 см^3). Отобранный образец высушивали при температуре 105°C до постоянной массы. По отношению массы сухой почвы к объему бура рассчитывали плотность почвы в естественном сложении.

Скорость субстрат-индуцированного дыхания (СИД) почвы с внесением глюкозы (10 мг/г почвы) определяли после кратковременной инкубации (4 ч, 22°C), скорость базального дыхания (БД) — без внесения глюкозы, спустя 24 ч (Ананьева, 2003). СИД и БД почвы определяли титриметри-

Таблица 1. Состав древостоя, подлеска и напочвенного покрова исследуемых биогеоценозов Западного Кавказа (П – площадка; ОПП – общее проективное покрытие)

П, №	Биогеоценоз	Формула древостоя, сомкнутость крон	Подлесок (ОПП, %)	Напочвенный покров (ОПП, %; N – число видов)
Южный макросклон				
1	Липово-буковый с тисом ягодным и грабом обыкновенным	7Бк3Лп + Т + Г; 0.9	<i>Ilex colchica</i> , 1; <i>Sambucus nigra</i> , 1; <i>Prunus laurocerasus</i> , 1; <i>Ficus carica</i> , ед.; <i>Ailanthus altissima</i> , ед.	Колхидскоиглицевый (30; N9) (<i>Ruscus colchicus</i> , 25; <i>Rubus anatolicus</i> , 3; <i>Smilax excelsa</i> , 1; <i>Hedera colchica</i> , 1; <i>Geranium robertianum</i> , ед. и др.).
2	Липово-ясенево-ежевичный	8Яс2Лп; 0.5	<i>Cornus australis</i> , 1; <i>Sambucus nigra</i> , 1.	Ежевичный с разнотравьем (95; N7) (<i>R. anatolicus</i> , 70; <i>Ruscus colchicus</i> , 15; <i>Geranium robertianum</i> 7; <i>Calystegia sylvatica</i> , 2; <i>Geum urbanum</i> , ед. и др.).
3.	Буково-вейниковый с тисом ягодным и грабом обыкновенным	10Бк + Т + Г; 0.9	<i>Ilex colchica</i> , 1.	Иглицево-вейниковый (45; N9) (<i>Calamagrostis arundinacea</i> , 35; <i>Ruscus colchicus</i> , 5; <i>Epimedium colchicum</i> , 5 и др.).
4.	Кленово-буковый редкопокровный	9Бк1Кл; 1.0	<i>Prunus laurocerasus</i> , 35.	Колхидскоиглицевый (3; N4) (<i>Ruscus colchicus</i> , 3; <i>Ilex colchica</i> , ед., <i>Hedera colchica</i> , ед., <i>Phyllitis scolopendrium</i> , ед.).
5.	Тисово-буково-колхидскоиглицевый	6Бк4Т; 0.9	<i>Prunus laurocerasus</i> , 35.	Колхидскоиглицевый (50; N3) (<i>Ruscus colchicus</i> , 50; <i>Phyllitis scolopendrium</i> , ед., <i>Dryopteris filix-mas</i> , ед.).
Северный макросклон				
6.	Грабово-разнотравный с грушей обыкновенной, ясенем обыкновенным	10Г + Гр + Пх + Яс; 0.8	<i>Crataegus</i> sp., 3; <i>Cornus mas</i> , 2; <i>Corylus avellana</i> , 2; <i>Ligustrum vulgare</i> , ед.	Разнотравный (50; N25) (<i>Lilium monadelphum</i> , 15; <i>Helleborus caucasicus</i> , 7; <i>Sanicula europaea</i> , 5; <i>Cyclamen coum</i> , 3 и др.).
7.	Ясенево-пихтово-буковый с кленом полевым, грабом обыкновенным, ясенем обыкновенным	6Бк2Яс2Пх + Кл + Г; 0.8	Отсутствует	Разнотравный (10; N 7) (<i>Paris incompleta</i> , 4; <i>Helleborus caucasicus</i> , 7; <i>Cyclamen coum</i> , 3; <i>Arum maculatum</i> , 3; <i>Paeonia caucasica</i> , ед., <i>Galium odoratum</i> – ед. и др.).
8.	Грушево-буковый с грабом обыкновенным и ясенем обыкновенным	7Бк3Гр + Г + Яс; 0.9	<i>Corylus avellana</i> , 7; <i>Ligustrum vulgare</i> , ед.; <i>Sambucus nigra</i> , ед.; <i>Rosa majalis</i> , ед.	Разнотравный (30; N 17) (<i>Sanicula europaea</i> , 15; <i>Fragaria vesca</i> , 7; <i>Cyclamen coum</i> , 1; <i>Viola reichenbachiana</i> , 3 и др.).
9.	Грабово-буковый с кленом полевым и пихтой Нордманна	8Бк2Г + Кл + Пх 0.9	<i>Crataegus</i> sp., ед.; <i>Ilex colchica</i> , ед.	Колхидскоплющевый (80; N 17) (<i>Hedera colchica</i> , 70; <i>Rubus anatolicus</i> , 5; <i>Symphytum grandiflorum</i> , 5; <i>Carex remota</i> , ед. <i>Viola alba</i> , ед. и др.).
10.	Грабово-буковый	8Бк2Г; 0.8	<i>Cornus australis</i> , 1; <i>Sambucus nigra</i> , 1.	Разнотравный (35; N 12) (<i>Fragaria viridis</i> , 5; <i>Galium odoratum</i> , 5; <i>Glechoma hederacea</i> , 5; <i>Hedera colchica</i> , 5; <i>Tamus communis</i> , 1 и др.).
11.	Буково-пихтово-колхидскоплющевый	6Пх4Бк; 0.8	<i>Ilex colchica</i> , 1.	Колхидскоплющевый с разнотравьем (70; N 5) (<i>Hedera colchica</i> , 45; <i>Rubus anatolicus</i> , 20; <i>Polygonatum verticillatum</i> , 3 и др.).

Примечания: Бк – бук восточный; Лп – липа бегониелистная; Т – тис ягодный; Г – граб обыкновенный; Яс – ясень обыкновенный; Кл – клен полевой; Гр – груша обыкновенная; Пх – пихта Нордманна; ед. – единично.

ческим методом в предварительно инкубированных образцах (7 сут, 22°C, 60% полной влагоемкости). Содержание углерода микробной биомассы ($C_{\text{мик}}$) рассчитывали по формуле: $C_{\text{мик}}$ (мкг С/г почвы) = СИД (мкл CO_2 /г почвы/ч) $\times 40.04 + 0.37$ (Anderson, Domsch, 1978). Запас $C_{\text{мик}}$ (г/м² почвы) в слое 20 см и площади 1 м² = 10000 см² определяли по формуле: $C_{\text{мик}}$ (мкг С/г почвы) $\times d$ (г/см³) $\times V$, где V — объем почвы в слое 20 см и площади 1 м² (Ананьева, 2003). Рассчитывали долю $C_{\text{мик}}$ в $C_{\text{орг}}$ (%).

Определяли ферментативную активность почвы, иллюстрирующую гидролитические (фосфатаза) и окислительно-восстановительные (каталаза) процессы. Эти ферменты определяли колориметрическим и газометрическим методами соответственно (Казеев, Колесников, 2012). Активность ферментов оценивали согласно шкале Гапонюк, Малахова (1985).

Для сравнения общего уровня биологической активности почв различных биогеоценозов рассчитывали интегральный показатель их эколого-биологического состояния (ИПЭБСП, %), который представляет собой сумму относительных величин пяти показателей (содержание $C_{\text{орг}}$, запас $C_{\text{мик}}$, скорость БД, активность каталазы и фосфатазы). Принцип расчета и суммирования относительных величин каждого показателя предложен итальянским ученым Д. Ацци (1959) и эффективно используется при оценке биологической активности почв (Казеев и др., 2004). Наибольшее значение каждого показателя принимают за 100%. Сумма относительных значений указанных показателей почвы является средним оценочным баллом: $B_{\text{ср}} = (B_1 + B_2 + \dots + B_5)/N$, где $N = 5$ — число показателей. Наибольший средний оценочный балл ($B_{\text{ср. макс}}$) принимают за 100%. Для почвы каждого биогеоценоза рассчитывали ИПЭБСП по формуле: $\text{ИПЭБСП} = B_{\text{ср}}/B_{\text{ср. макс}} \times 100\%$.

Физико-химические и ферментативные показатели почвы определяли в трех повторностях, микробиологические — в пяти. Статистическая обработка полученных данных выполнена в программе “Statistica-10”. Рассчитывали средние величины, ошибку среднего, коэффициент пространственной вариации, коэффициент корреляции показателей биологической активности почвы с разнообразием растительности и численностью дождевых червей.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Растительность. Широколиственные и темнохвойные леса в ареале бурых лесных почв относят к колхидскому типу с общим числом видов в древостое, равном 10, в подлеске — 13, живом напочвенном покрове — 56 видов (табл. 1). В этих лесах наиболее часто доминирует *F. orientalis*. На пло-

щадках южного макросклона зафиксирован 31 вид растений, из них в древостое — 9, подлеске — 6, напочвенном покрове — 16 видов. Наряду с *F. orientalis* и *T. baccata*, встречаются *Carpinus betulus* L., *Acer campestre* L., *F. excelsior*. В липово-буковом биогеоценозе (площадка № 1) отмечены погибшие особи самшита колхидского (7% общего количества древостоя), а в липово-ясеновом биогеоценозе (площадка № 2) — уже 30–35%. В тисово-буковом лесу (площадка № 5) отмечено наименьшее количество видов растений (всего 6).

В лесах северного макросклона общее число видов достигает 57, в составе древостоя — 7, подлеске — 5, напочвенном покрове — 45. В древесно-кустарниковом ярусе в основном господствует *F. orientalis* при участии *C. betulus*, *A. campestre*, *A. nordmanniana*, *T. begoniifolia*, *F. excelsior*. Подлесок часто отсутствует (табл. 1). *A. nordmanniana* отмечена в трех лесных биогеоценозах. В букво-пихтовом лесу (площадка № 11) доминирует пихта, в подлеске — *I. colchica*, в травяно-кустарниковом ярусе — *Hedera colchica* и *Rubus anatolicus*. Наибольшим видовым разнообразием (33 вида) отличается грабово-разнотравный биогеоценоз (площадка № 6) с примесью *Pyrus communis* (L.), *A. nordmanniana*, *F. excelsior*, в подлеске — *Crataegus*, *C. avellana*, *Cornus mas* L. В разнотравном сообществе (25 видов) данного биогеоценоза, наряду с доминирующими видами, заметное участие принимают эндемичные реликты третичного периода, включенные в Красную книгу РФ (2008): *Dentaria quinquefolia* (M. Bieb.) Schmalh., *Cyclamen coum* Mill.

Лесные биогеоценозы на изученных склонах ГКХ имеют близкие величины альфа-разнообразия древостоя (3.4 и 3.7) и подлеска (3.0 и 3.4), но существенно различаются по напочвенному покрову: на северном макросклоне его альфа-разнообразие составляет 13.3, на южном — всего 5.8.

Индексы фитоценотического биоразнообразия Шеннона северного макросклона (2.54 ± 0.24) незначительно выше таковых южного (2.02 ± 0.24) (рис. 2). Сходную тенденцию демонстрируют индексы флористического разнообразия Хартли (4.15 ± 0.35 ; 3.39 ± 0.36 соответственно). Значения индексов доминирования Симпсона выше на южном макросклоне, по сравнению с северным (-0.13 ± 0.03 ; -0.08 ± 0.02). Средние значения индекса выравненности Пиелу близки и составляют 0.86 ± 0.015 и 0.88 ± 0.019 , что с учетом их низкой пространственной вариабельности (3.5 и 4.7%) может свидетельствовать об однородных условиях формирования лесных биоценозов южного и северного склонов ГКХ. Коэффициент пространственной вариации индекса Шеннона и Хартли составляет 18–23%, а Симпсона — больше (44–54%).

Наибольший интегральный индекс растительного разнообразия ($I_{\text{интегр}}$) оказался в грабово-раз-



Рис. 2. Синэкологические и интегральные индексы разнообразия лесной растительности в ареале бурых лесных почв Западного Кавказа; названия биогеоценозов на южном (№ 1–5) и северном макросклонах (№ 6–11) – как в табл. 1.

нотравном биогеоценозе (площадка № 6), где отмечена наибольшая видовая насыщенность, индекс выравненности, фитоценоотическое и флористическое разнообразие, но наименьший индекс доминирования (рис. 2). Значение $I_{\text{интегр}}$ этого биогеоценоза принято за 100%. Интегральный индекс растительного разнообразия северного макросклона составляет в среднем $88.3 \pm 3.3\%$, а южного – $80.4 \pm 3.3\%$, (CV = 8.4% и 8.2%), что свидетельствует о схожести их флористического состава. Близость флоры исследованных районов северного и южного макросклонов Западного Кавказа отмечали и другие авторы (Тимухин, Туниев, 2016).

Дождевые черви. В почвах исследованных площадок выявлено 9 видов дождевых червей, относящихся к семейству Lumbricidae: *Aporrectodea caliginosa trapezoides* (Dugés, 1828), *Aporrectodea jassyensis* (Michaelsen, 1891), *Dendrobaena attemsi* (Michaelsen, 1902), *Dendrobaena mariupolienis mariupolienis* Wyssotzky, 1898, *Dendrobaena tellermanica* Perel, 1966, *Dendrobaena schmidtii* (Michaelsen, 1907), *Dendrobaena veneta* (Rosa, 1886), *Eisenia fetida* (Savignyi, 1826), *Helodrilus patriarchalis* (Rosa, 1893) (табл. 2).

Дождевые черви *A. jassyensis*, *D. attemsi*, *D. veneta*, *H. patriarchalis* встречаются в России только на Кавказе, 3 последние из них – преимущественно в западной его части. В составе этой фауны не менее 7 видов (78%) являются автохтонными. Это крымско-кавказские субэндемики, восточноевропейско-азиатский вид кавказского происхождения и представители наиболее древней средиземноморской фауны Кавказа. Космополитные виды составляют менее 22% фауны, что значительно меньше, чем в других районах Северного Кавказа (Гераскина, Шевченко, 2018; Rapoport, Tserkova, 2019).

Наличие длительно разлагаемой подстилки в изученных лесах и теплый, влажный климат формируют разнообразие морфо-экологических групп дождевых червей. По видовому богатству преобладают собственно почвенные люмбрициды (4 вида). *D. schmidtii* – полимофный вид. Отмечены также подстилочные, почвенно-подстилочные виды и норники, большинство из которых являются первичными гумусообразователями. Полночленность экологического ряда дождевых червей хорошо согласуется с высокой гумусированностью бурых лесных почв.

В почвах южного макросклона выявлено 8 видов дождевых червей, что составляет 89% всего их количества (табл. 2). В пределах одного биогеоценоза зарегистрировано от 1-го до 5-ти видов. Наиболее часто встречаются *D. attemsi*, *A. jassyensis* и *D. schmidtii* (табл. 2). Мозаичность условий местообитаний тисо-самшитовой рощи (карстовые подстилающие породы, склоны разной экспозиции, отрицательные формы рельефа) обуславливает наличие разных по требованию к температуре и влажности видов дождевых червей. Так, влаголюбивые и теплолюбивые *D. veneta* и *H. patriarchalis* занимают депрессии и теневые склоны, а неморально-степные *A. c. trapezoides* и *D. tellermanica*, хорошо приспособленные к колебаниям гидротермического режима, встречаются в более инсолируемых биогеоценозах. По этой же причине разнообразен и состав доминантов – *D. schmidtii*, *D. veneta*, *D. attemsi*, *D. m. mariupolienis*. Однако ни один из этих видов не преобладает по численности более, чем в двух биогеоценозах.

На северном макросклоне выявлено 5 видов дождевых червей (табл. 2). На выделенных площадках встречаются от 1-го до 4-х видов, домини-

Таблица 2. Видовой состав, численность и биотопическое распределение дождевых червей в бурых лесных почвах Западного Кавказа

Биогеоценоз		<i>A. jassyensis</i>	<i>D. schmidti</i>	<i>D. m. martiprolensis</i>	<i>D. attensi</i>	<i>D. tellermanica</i>	<i>D. veneta</i>	<i>A. c. trapezoides</i>	<i>E. fetida</i>	<i>H. patiararchalis</i>
Южный макросклон	1 липово-буковый	8 ± 2	–	–	4 ± 1	–	12 ± 3	4 ± 1	–	–
	2 липово-ясенево-ежевичный	–	8 ± 2	4 ± 1	4 ± 1	4 ± 1	–	–	–	4 ± 1
	3 буково-вейниковый	5 ± 1	21 ± 4	–	11 ± 2	–	–	–	–	–
	4 кленово-буковый	–	12 ± 2	5 ± 1	12 ± 3	–	11 ± 3	–	–	–
	5 тисово-буковый	11 ± 3	5 ± 1	11 ± 3	5 ± 2	–	–	–	–	–
встречаемость, %		52	76	54	92	17	32	16	0	16
Северный макросклон	6 грабово-разнотравный	96 ± 12	–	11 ± 3	–	–	–	–	–	–
	7 ясеневое-пихтово-буковый	48 ± 15	27 ± 5	11 ± 4	–	–	–	–	6 ± 2	–
	8 грушево-буковый	32 ± 9	32 ± 7	12 ± 4	–	–	–	–	–	–
	9 грабово-буковый	120 ± 35	12 ± 3	8 ± 2	–	4 ± 1	–	–	–	–
	10 грабово-буковый	32 ± 9	–	16 ± 5	–	11 ± 2	–	–	–	–
встречаемость, %		18 ± 5	10 ± 3	6 ± 2	–	–	–	–	–	–
тип ареала		96	64	84	0	16	0	0	20	0
морфо-экологическая форма		Ср	К-Кв	К-Кв	Ср	ВЕ-Аз	Ср	К	К	Ср
		СП	ПМ	Н	П	СП	ПП	СП	ПП	СП

Примечание. Жирным шрифтом отмечена численность доминирующих видов; хорологические группы: К – космополитные, Ср – средиземноморские, К-Кв – крымско-кавказские, ВА – восточноевро-азиатские; морфо-экологические группы: СП – собственно почвенные, ПП – почвенно-подстилочные, П – подстилочные, Н – норники, ПМ – полиморфные виды.

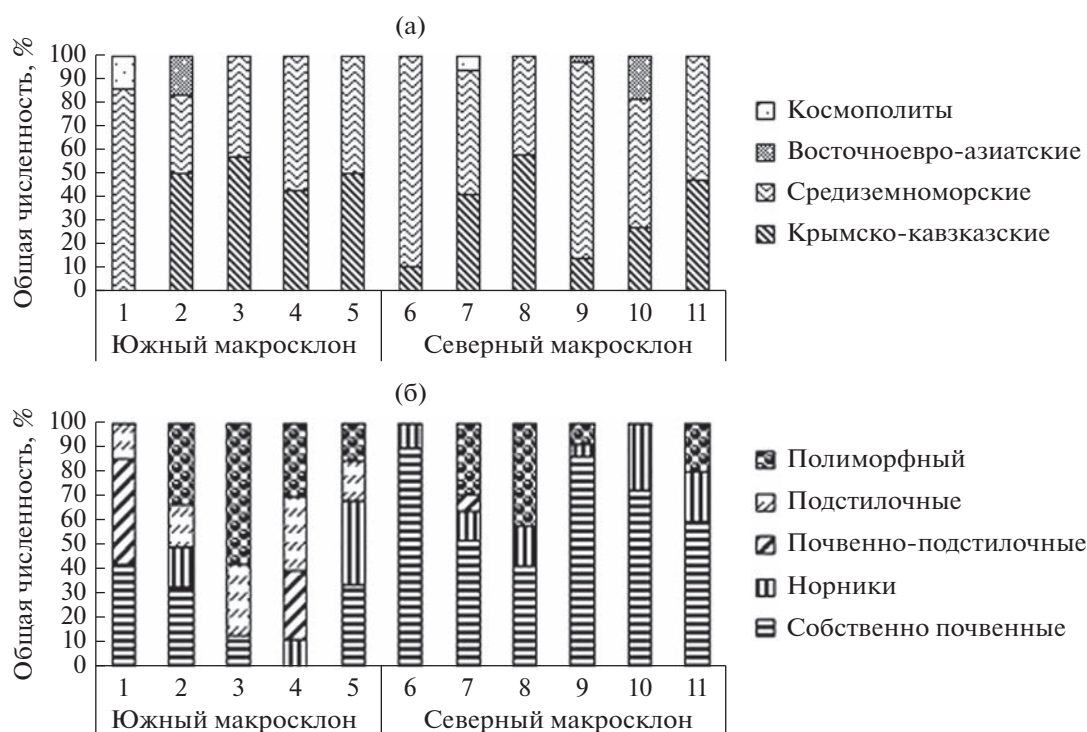


Рис. 3. Доля численности дождевых червей (%), относящихся к разным хорологическим (а) и морфо-экологическим (б) группам; названия биогееоценозов — как в табл. 1.

рует *A. jassyensis*. Необычно часто — более, чем в 80% проб, отмечен норник *D. m. mariupolienis*. Как известно, норники строят глубокие почвенные ходы, достигающие 7 м (Высоцкий, 1962), и регистрируются в верхнем почвенном слое при наиболее благоприятном сочетании температуры и влажности. Кроме того, на северном макросклоне зарегистрирован *E. fetida*, который экологически близок к *D. veneta* — виду, характерному для населения дождевых червей южного макросклона. На Северном Кавказе виды *D. veneta* и *E. fetida* встречаются вблизи водных источников или под корой валежника (Рапопорт, Тсеркова, 2019). Однако *E. fetida* — один из наименее холодостойких видов люмбрицид, встречающихся в России (Мещерякова, Берман, 2014), известен обширным высотным и широтным диапазоном распространения на Северном Кавказе (Рапопорт, 2013). Вид *D. veneta* встречается в основном в низкогорно-среднегорных ландшафтах Западного Кавказа, хотя холодостойкость его коконов близка таковой *D. veneta* (Greiner et al., 2011).

В хорологической структуре населения дождевых червей северного и южного макросклонов наиболее часто преобладают средиземноморские виды и крымско-кавказские субэндемики (рис. 3а).

Средиземноморские виды дождевых червей обитают в районах с умеренно влажным и теплым климатом, их присутствие характеризует условия

почвообразования бурых лесных почв. Наличие средиземноморских элементов во флоре и фауне Западного Кавказа отмечалось и ранее (Зернов, 2006; Юсупов, 2014 и др.) (рис. 3а).

В морфо-экологической структуре населения дождевых червей на северном макросклоне преобладают собственно почвенные виды, которые встречаются чаще, чем на южном (рис. 3б). Выше встречаемость норников. Эти группы хорошо приспособлены к выживанию в засушливый период в предгорно-среднегорных ландшафтах, где основная часть влаги расходуется на сток и испарение. На южном макросклоне больше распространены виды, питающиеся на поверхности почвы, в том числе — подстилочные люмбрициды. Считается, что подстилочные виды и норники — группы взаимозамещаемые (Перель, 1979), что хорошо заметно на наших выборках (рис. 3б).

Индексы биоразнообразия дождевых червей, их выравненности и фаунистического разнообразия достаточно высоки. Все рассчитанные нами индексы, за исключением такового доминирования, оказались выше на южном макросклоне и ниже — на северном (рис. 4).

На южном макросклоне синэкологические индексы, описывающие структуру населения дождевых червей (Пиелу и *I* интегр.), низковариабельны ($CV = 4.9$ и 7.9% соответственно.), что характеризует ее слабую изменчивость (Лакин,

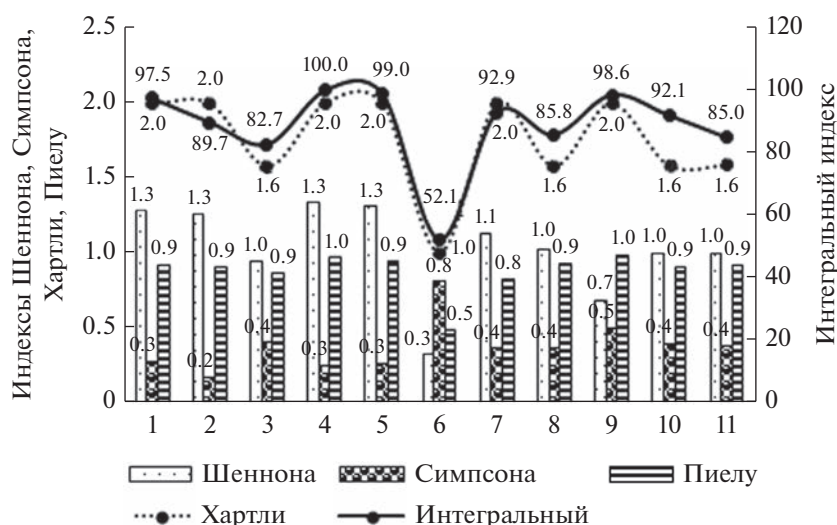


Рис. 4. Синэкологические индексы населения дождевых червей в бурых лесных почвах Западного Кавказа: разнообразия Шеннона, доминирования Симпсона, выравнимости Пиелу, индекс фаунистического разнообразия Хартли, интегральный индекс разнообразия; названия биогеоценозов – как в табл. 1.

1980), а индекс Симпсона ($CV = 23.6\%$) – средне-вариабелен. На северном макросклоне пространственная вариабельность индексов $I_{\text{интегр}}$ и $\bar{H}$ средняя и сильная ($CV = 19.7\%$ и 35.5%). На северном макросклоне значение CV индекса Шеннона выше в 3.3 раза по сравнению с южным, Симпсона – в 1.4, Пиелу – в 4.3, Хартли – в 2.4, $I_{\text{интегр}}$ – в 2.5, что, на наш взгляд, может свидетельствовать о высокой гетерогенности условий местообитаний дождевых червей. В грабово-разнотравном биогеоценозе (площадка № 6) индекс доминирования (Симпсона) был наибольшим, а биоразнообразия (Шеннона и Хартли), выравнимости (Пиелу) и $I_{\text{интегр}}$ – наименьшими (рис. 4). Население дождевых червей этого лесного биогеоценоза обитает в менее благоприятных условиях: карстовые породы выходят на поверхность по всему склону, что определяет небольшую мощность гумусового горизонта, и, как следствие, недостаток влаги, что косвенно подтверждается преобладанием граба в древесном пологе. Почвы, в которых произрастает граб, отличаются резким амплитудным гидротермическим режимом по сравнению с буковыми биогеоценозами (Нечаев, 1960).

Бурые лесные почвы широко представлены в лесах Западного Кавказа. Мощные средообразователи – *F. orientalis* и *A. nordmanniana* (наряду с напочвенным покровом, почвенной микро- и мезофауной) играют ведущую роль в регулировании обменных процессов в системе почва-растение (Зонн, 1950).

Верхний слой (0–20 см) бурой лесной остаточной-карбонатной почвы на южном макросклоне характеризуется слабокислой (в среднем pH 6.22), а бурой лесной почвы на северном – нейтральной

реакцией (pH 6.87) (табл. 3). Показано, что высокие значения pH характерны для почв, сформированных в условиях меньшего поступления влаги (Karmegam, Daniel, 2007). Исследуемые бурые лесные почвы характеризуются рыхлым сложением (плотность верхнего 20 см слоя $0.8–1.1$ г/см³) и высоким содержанием $C_{\text{орг}}$ на южном (в среднем 6.03%) и северном макросклонах (6.61%). Другие физико-химические показатели почвы разных биоценозов южного и северного макросклонов оказались в целом сходными.

Активность каталазы в большинстве исследуемых горных почв оказалась высокой (Гапонюк, Малахов, 1985), а фосфатазной – средней (табл. 3). Активность каталазы положительно коррелировала с pH почвы ($r = 0.5$), а фосфатазы – отрицательно ($r = -0.6$). Корреляция активности ферментов с $C_{\text{орг}}$ оказалась слабой ($r = 0.3–0.4$).

Содержание $C_{\text{мик}}$ в почве разных биоценозов южного макросклона составило в верхнем 20-ти см слое в среднем 2009 мкг С/г, а северного – больше, 2740 мкг С/г (табл. 3). Следует отметить и большой запас $C_{\text{мик}}$ в почвах северного макросклона (в 1.4 раза) по сравнению с южным. Отмечено, что содержание $C_{\text{мик}}$ в почвах (слой 0–10 см) равнинных широколиственных лесов составляет в среднем 548 мкг С/г (Гавриленко и др., 2011), а в бурых лесных почвах Центрального Кавказа – 1200 мкг С/г (Горобцова и др., 2021).

Показатель $C_{\text{мик}}/C_{\text{орг}}$ изученных лесных почв составил в среднем 3.75% на южном макросклоне и 4.6% – на северном (табл. 3). Следует отметить, что наибольшее значение этого показателя (7.0%) зафиксировано в грабово-разнотравном биогеоценозе (площадка № 6). В данном фитоценозе

Таблица 3. Физико-химические и биологические показатели бурых лесных почв (верхний 20 см слой) Западного Кавказа (среднее, $M \pm$ ошибка среднего, m), коэффициент пространственного варьирования (CV) между исследуемыми биогеоценозами южного ($n = 5$) и северного ($n = 6$) макросклона

Показатели	Южный макросклон		Северный макросклон	
	$M \pm m$	CV, %	$M \pm m$	CV, %
pH (H ₂ O)	6.22 ± 0.25	8.8	6.87 ± 0.36	12.7
Плотность, г/см ³	0.97 ± 0.05	11.2	0.93 ± 0.04	11.6
C _{орг} , %	6.03 ± 0.98	32.3	6.61 ± 0.87	29.5
Запас C _{орг} , т/га	116 ± 18.5	32.0	121 ± 14.4	26.2
Фосфатаза, мг P ₂ O ₅ /100 г/ч	34.3 ± 7.3	42.4	37.7 ± 5.6	36.1
Каталаза, мл O ₂ /г/мин	10.9 ± 0.9	18.9	9.43 ± 1.72	44.6
БД, мкг С-СО ₂ г/ч	25.6 ± 2.1	18.4	26.6 ± 2.5	23.5
СИД, мкг С-СО ₂ /г/ч	90.8 ± 9.5	23.3	123.8 ± 16.9	33.3
C _{мик} , мкг С/г почвы	2009 ± 209	23.3	2740 ± 373	33.3
Запас C _{мик} , г/м ²	383 ± 27.8	16.2	507 ± 70	33.9
C _{мик} /C _{орг} , %	3.75 ± 0.5	32.8	4.6 ± 0.7	37.7
ИПЭБСП, %	76 ± 3.7	9.8	76 ± 7.6	22.5

Примечание. ИПЭБСП, интегральный показатель эколого-биологического состояния почвы.

были отмечены наибольшее флористическое ($h_{\text{флор}} = 5.0$) и фитоценотическое биоразнообразие ($\bar{H}_{\text{фит}} = 3.3$), отражающие соответственно высокую видовую насыщенность и представленность (долевое участие) видов. Сообщество характеризуется также наибольшей выравненностью ($e = 0.94$) при наименьшем индексе доминирования Симпсона ($C = 0.025$) (рис. 2). Наименьшее значение $C_{\text{мик}}/C_{\text{орг}}$ (1.9%) обнаружено в тисово-буковом биогеоценозе (южный макросклон, площадка № 5) с минимальным фитоценотическим и флористическим разнообразием (рис. 2).

Показатель ИПЭБСП для почв южного и северного макросклонов составил в среднем 76%. Он был наибольшим (100%, рис. 5) в ясеневопихтово-буковом биогеоценозе на северном макросклоне (площадка № 7), в котором обнаружено высокое содержание C_{орг} (8.29%) и C_{мик} (3717 мкг С/г), скорость БД (36.5 мкг С-СО₂/г/ч) и СИД (168 мкг С-СО₂/г/ч), активность фосфатазы (59.7 мг P₂O₅/100г/ч) и каталазы (12.9 мл O₂/г/мин). Следует отметить, что такие растительные эдификаторы, как бук (*F. orientalis*) и пихта (*A. nordmanniana*) определяют высокое накопление органической массы и обогащенность элементами Ca⁺², Mg⁺² и Fe⁺². Опад этих растений подвергается медленной минерализации из-за высокого содержания полифенолов, в частности, танина (Adamczyk *et al.*, 2017) и обменного алюминия Al³⁺, которые токсичны для почвенной микробиоты (Langenbruch *et al.*, 2012). Кроме того, микробное разложение лигнина в опаде *A. nordmanniana* ингибируется и эфирными маслами (Rutigliano

et al., 1998). В отличие от *F. orientalis* и *A. nordmanniana*, опад *F. excelsior* не содержит токсичных соединений, что объясняет более активную деятельность почвенных микроорганизмов в ясеневопихтово-буковом биогеоценозе (Oostra *et al.*, 2006; Vesterdal *et al.*, 2008).

Высокий показатель ИПЭБСП (88%) отмечен также в почве грабово-разнотравного биогеоценоза (площадка № 6), в древесном ярусе которого присутствуют *C. betulus*, *P. communis*, *A. nordmanniana*, *F. excelsior* (рис. 5). В этом биогеоценозе выявлены наиболее высокие показатели флористического разнообразия (100%) при наименьшем фаунистическом (52%) и наибольшем индексе доминирования дождевых червей (0.8). В лесном биогеоценозе площадки № 6 (северный макросклон) обнаружено только 2 вида дождевых червей (доминант *A. jassyensis*, собственно почвенный вид и крупный норник *D. m. mariupolienis*). Показано, что видовая насыщенность растительного покрова буковых лесов тесно коррелирует с биологической активностью почвы, содержанием азота в подстилке и верхнем почвенном слое (Jacob *et al.*, 2010).

Наименьший ИПЭБСП (52%) отмечен в почве грабово-букового биогеоценоза (площадка № 9, рис. 5), для которого характерны наименьшие величины C_{орг} (3.65%), скорости БД (17.9 мкг С-СО₂/г/ч) и активности каталазы (3.9 мл O₂/г/мин). Напочвенный покров данного биогеоценоза состоит в основном из *H. colchica* (70%) и имеет минимальный индекс выравненности и наибольший — доминирования. Опад *C. betulus* минерализуется быстрее, по сравнению с *F. orientalis* (Kooijman,

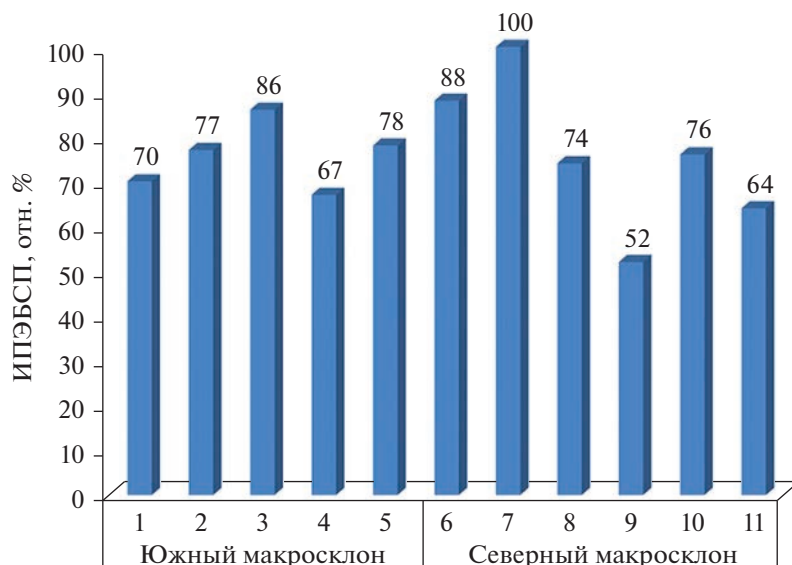


Рис. 5. Интегральные показатели эколого-биологического состояния (ИПЭБСП, отн. %) бурых лесных почв в биогеоценозах Западного Кавказа; названия биогеоценозов на южном (№ 1–5) и северном (№ 6–11) макросклонах — как в табл. 1.

Cammeraat, 2010), однако преобладание *F. orientalis* в древесном ярусе и бедный напочвенный покров обуславливают меньшую активность почвенной микробиоты. Мы предполагаем, что встречаемость дождевых червей собственно почвенного вида *D. tellermanica* при абсолютном доминировании в населении другого собственно почвенного вида *A. jassyensis* характеризует гидротермический режим почв как наиболее засушливый, что подтверждает участие *C. betulus* в древесном ярусе.

В исследованных биогеоценозах колхидских лесов установлена тесная связь ($r = 0.5–0.85$) синэкологических (Шеннона, Хартли, Симпсона, Пиелу) и интегральных индексов разнообразия растительных сообществ с показателями микробной активности почвы (скорость СИД, Смик, Смик/Сорг). Установлена также корреляционная взаимосвязь численности дождевых червей с показателями активности почвенного микробиоценоза ($r = 0.5–0.7$) и разнообразия растительных сообществ ($r = 0.4–0.8$). Полученные данные могут иллюстрировать тесную взаимосвязь в функционировании основных компонентов биогеоценозов колхидских лесов Западного Кавказа (растительность, дождевые черви, почва).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведены комплексные исследования разных компонентов колхидских биогеоценозов Западного Кавказа (растительность, дождевые черви, бурые лесные почвы). Особенность колхидского типа растительности связана с высоким видовым разнообразием, многоярусной вертикальной и горизонтальной структурой, наличием эндеми-

ков и реликтов, вечнозеленого подлеска и редкого травяного покрова. Флористический состав и слабая вариабельность его синэкологических индексов свидетельствуют о сходных условиях формирования лесных биогеоценозов на южном и северном макросклонах Главного Кавказского Хребта.

Видовой состав наиболее часто встречающихся видов дождевых червей на обоих макросклонах различается незначительно. Морфо-экологическая структура их населения и обилие средиземноморских видов характеризуют условия почвообразования бурых лесных почв, развитых в районе с умеренно влажным и теплым климатом и промывным типом водного режима.

Бурые лесные почвы исследованных биогеоценозов характеризуются рыхлым сложением, высоким содержанием органического углерода и высокой микробной активностью. Основные физико-химические и биологические показатели почв южного и северного макросклонов Главного Кавказского Хребта схожи. Установлена тесная корреляционная связь между физико-химическими и биологическими показателями бурых лесных почв разных биогеоценозов, синэкологическими и интегральными индексами разнообразия растительности и численностью дождевых червей. Полученные экспериментальные результаты этих фоновых территорий могут быть полезными при мониторинговых исследованиях других лесных биогеоценозов Западного Кавказа.

Финансирование. Работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов РФФИ № 18-04-00961 и 20-54-56030 Иран_т.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н.Д. Микробиологические аспекты самоочищения и устойчивости почв. М.: Наука, 2003. 223 с.
- Андреев А.В. Оценка биоразнообразия, мониторинг и экосети. Кишинев. BIOTICA, 2002. 167 с.
- Ариунушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. М.: МГУ, 1970. 487 с.
- Ащи Д. Сельскохозяйственная экология. М.: Агропромиздат, 1959. 479 с.
- Бибин А.Р., Ковалев В.В. Опыт борьбы с самшитовой огневкой *Cydalima perspectalis* (Walker, 1859) (Lepidoptera Crambidae) на Северо-Западном Кавказе // Материалы VI Всерос. конф. с международным участием "Экология: рациональное природопользование и безопасность жизнедеятельности". Майкоп, 2017. 19–22 октября. С. 15–18.
- Вадюнина А.Ф., Корчагина З.А. Методы исследования физических свойств почв и грунтов. М.: Высшая школа, 1961. 345 с.
- Всеголодова–Перель Т.С. Дождевые черви фауны России. М.: Наука, 1997. 102 с.
- Высоцкий Г.Н. Дождевой червь: избранные сочинения. Т. 2. М.: Изд-во АН СССР. 1962. С. 19–28.
- Гавриленко Е.Г., Ананьева Н.Д., Макаров О.А. Оценка качества почв разных экосистем (на примере Серпуховского и Подольского районов Московской области) // Почвоведение. 2013. № 12. С. 1505–1515.
- Гапонюк Э.И., Малахов С.В. Комплексная система показателей экологического мониторинга почв // Тр. Всесоюз. совещ. Обнинск, июнь 1983. Л.: Гидрометеиздат, 1985. С. 3–10.
- Гераськина А.П., Шевченко Н.Е. Биотопическая приуроченность дождевых червей в малонарушенных лесах Тебердинского биосферного заповедника // Лесоведение. 2018. № 6. С. 464–478.
- Гиляров М.С. Учет крупных почвенных беспозвоночных (мезофауны) // Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975. С. 12–29.
- Горобцова О.Н., Улигова Т.С., Гедгафова Ф.В., Темботов Р.Х., Хакунова Е.М. Биологическая активность почв в поясе широколиственных лесов Центрального Кавказа // Лесоведение. 2021. № 1. С. 1–15.
- Добровольский Г.В., Чернов И.Ю. (ред.). Роль почвы в формировании и сохранении биологического разнообразия. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. 273 с.
- Егоров В.В., Иванова Е.Н., Фридланд В.М. Классификация и диагностика почв СССР. М.: Колос, 1977. 224 с.
- Зернов А.С. Флора Северо-Западного Кавказа. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 664 с.
- Зонн С.В. Горно-лесные почвы Северо-Западного Кавказа. М.—Л.: АН СССР, 1950. 336 с.
- Казеев К.Ш., Колесников С.И. Биодиагностика почв: методология и методы исследований. Ростов-на-Дону: Изд-во Южного Федерального ун-та, 2012. 258 с.
- Казеев К.Ш., Колесников С.И., Вальков В.Ф. Биология почв Юга России. Ростов-на-Дону: Изд-во ЦВВР, 2004. 350 с.
- Климатические данные городов по всему миру. 2015. <https://doi.org/climate-data.org/>
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 855 с.
- Лазук П.Д. Типы леса хостинской заповедной рощи // Труды Кавказского государственного заповедника. 1960. Вып. 6. С. 66–86.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1980. 293 с.
- Лукина Н.В., Исаев А.С., Крышень А.М., Онучин А.А., Сирин А.А., Гагарин Ю.Н., Барталев С.А. Приоритетные направления развития лесной науки как основы устойчивого управления лесами // Лесоведение. 2015. № 4. С. 243–254.
- Лукина Н.В., Орлова М.А., Бахмет О.Н., Тихонова Е.В., Тебенькова Д.Н., Казакова А.И., Крышень А.М., Горнов А.В., Смирнов В.Э., Шашков М.П., Ершов В.В., Князева С.В. Влияние растительности на характеристики лесных почв Республики Карелия // Почвоведение. 2019. № 7. С. 827–842.
- Мещерякова Е.Н., Берман Д.И. Устойчивость к отрицательным температурам и географическое распространение дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae, Moniligastridae) // Зоологический журн. 2014. Т. 93(1). С. 53–64. <https://doi.org/10.7868/S0044513414010127>
- Мэггарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 182 с.
- Неронов В.В. Полевая практика по геоботанике в средней полосе Европейской России. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2002. 140 с.
- Нечаев Ю.А. Лесные богатства Кабардино-Балкарии. Нальчик: Эльбрус, 1960. 143 с.
- Перель Т.С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. М.: Наука, 1979. 275 с.
- Разнообразие и динамика лесных экосистем России // Исаев А.С. (ред.). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012/ 2013. Кн. 1. 461 с. / Кн. 2. 478 с.
- Рапопорт И.Б. Высотное распределение дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) в центральной части Северного Кавказа // Зоологический журн. 2013. Т. 92(1). С. 3–10.
- Тимухин И.Н., Туниев Б.С. О границах Бело-Лабинского, Туапсе-Адлерского и Абхазского флористических районов Кавказа. Вест. Удмуртского Университета. 2016. Т. 26. Вып. 2. С. 91–97.
- Улигова Т.С., Гедгафова Ф.В., Горобцова О.Н., Цепкова Н.Л., Рапопорт И.Б., Темботов Р.Х., Хакунова Е.М. Луговые биогеоценозы субальпийского пояса Кабардино-Балкарского государственного высокогорного заповедника (Центральный Кавказ) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2019. Т. 4. С. 29–47. <https://doi.org/10.24189/ncr.2019.012>
- Юсупов З.М. К фауне муравьев (Hymenoptera, Formicidae) Тебердинского государственного природного биосферного заповедника // Вест. АГУ. 2014. Вып. 4(147). С. 58–62.
- Adamczyk B., Simon J., Kitunen V., Adamczyk S., Smolander A. Tannins and their complex interaction with different organic nitrogen compounds and enzymes: Old paradigms versus recent advances // Chemistry Open. 2017. V. 6(5). P. 610–614.
- Anderson J.P.E., Domsch K.H. A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils // Soil Biol. Biochem. 1978. V. 10(3). P. 215–221.

- Bauhus J., Pare D., Cote L.* Effects of tree species, stand age and soil type on soil microbial biomass and its activity in a southern boreal forest // *Soil Biology and Biochemistry*. 1998. V. 30(8–9). P. 1077–1089.
- Bernier N., Gillet F.* Structural relationships among vegetation, soil fauna and humus form in subalpine forest ecosystem: a hierarchical multiple factor analysis (HMFA) // *Pedobiologia*. 2012. V. 55(6). P. 321–334. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2012.06.004>
- Breeman N., Fienzi A.C.* Plant-soil interactions: ecological aspects and evolutionary implications // *Biogeochemistry*. 1998. V. 42. P. 1–19.
- Jacob M., Viedenz K., Polle A., Thomas F.M.* Leaf litter decomposition in temperate deciduous forest stands with a decreasing fraction of beech (*Fagus sylvatica*) // *Oecologia*. 2010. V. 164: P.1083–1094. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1699-9>
- Hartley R.V.L.* Transmission of information // *Bell System Technical J.* 1928. V. 7(3). P. 535–563. <https://doi.org/10.1002/j.1538-7305.1928.tb01236.x>
- Greiner H.G., Stonehouse A.M.T., Ties S.D.* Cold tolerance among composting earthworm species to evaluate invasion potential // *Amer. Midland Naturalist*. 2011. V. 166. P. 349–357.
- Karmegam N., Daniel T.* Effect of physico-chemical parameters on earthworm abundance: a quantitative approach // *J. Appl. Sci. Res.* 2007. V. 3(11). P. 1369–1376.
- Kooijman A.M., Cammeraat E.* Biological control of beech and hornbeam affects species richness via changes in the organic layer, pH and soil moisture characteristics // *Functional Ecology*. 2010. V. 24(2). P. 469–477.
- Langenbruch Ch., Helfrich M., Flessa H.* Effects of beech (*Fagus sylvatica*), ash (*Fraxinus excelsior*) and lime (*Tilia spec.*) on soil chemical properties in a mixed deciduous forest // *Plant and Soil*. 2012. V. 352. P. 389–403.
- Lavelle P., Bignell D., Lepage M., Wolters V., Roger P., Ineson P., Heal O.W., Dhillon S.* Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers // *Eur. J. Soil Biology*. 2006. V. 33. P. 159–193.
- Oostra S., Majdi H., Olsson M.* Impact of tree species on soil carbon stocks and soil acidity in southern Sweden // *Scandinavian J. Forest Res.* 2006. V. 21. P. 364–371.
- Pielou E.C.* *Ecological Diversity*. N.Y.: John Wiley and Sons, 1975. 165 p.
- Rapoport I.B., Tsepkova N.L.* Earthworm Populations (Oligochaeta, Lumbricidae) in the Basin of the Middle Reaches of the Bol'shaya Laba River (Northwestern Caucasus, Buffer Zone of Caucasian Nature Reserve) // *Biology Bulletin*. 2019. 46(9). P. 12–29.
- Rutigliano F., Alfani A., Bellini L. et al.* Nutrient dynamics in decaying leaves of *Fagus sylvatica* L. and needles of *Abies alba* Mill // *Biology and Fertility of Soils*. 1998. V. 27. P. 119–126. <https://doi.org/10.1007/s003740050409>
- Shannon C.E.* A Mathematical Theory of Communication // *Bell System Tech. J.* 1948. V. 27(3). P. 379–423. <https://doi.org/10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x>
- Simpson E.H.* Measurement of diversity // *Nature*. 1949. V. 163. 688 p. <https://doi.org/10.1038/163688a0>
- Striganova B.R., Emets V.M., Starodubtseva E.A., Emets N.S.* The recent trend of the biodiversity dynamic of biotic communities in forest-steppe oak forests // *Biology Bulletin*. 2001. V. 28(5). P. 508–516. <https://doi.org/10.1023/A:1016752429044>
- Uligova T.S., Gorobtsova O.N., Tsepkova N.L., Rapoport I.B., Gedgafova F.V., Tembotov R.Kh.* Ecological and biological studies in the haplic chernozems pacnic soils area in the Central Caucasus (Kabardino-Balkaria) // *Biological Communications*. 2017. V. 62(4). P. 244–255. <https://doi.org/10.21638/11701/spbu03.403>
- Vesterdal L., Schmidt I., Callesen I., Nilsson L., Gundersen P.* Carbon and nitrogen in forest floor and mineral soil under six common European tree species // *For Ecol Manage* 255. 2008. P. 35–48.

Forest Biogeocenoses in the Area of Brown Forest Soils of the Western Caucasus

T. S. Uligova¹, N. L. Tsepkova¹, I. B. Rapoport¹, O. N. Gorobtsova¹,
F. V. Gedgafova¹, and R. Kh. Tembotov^{1, #}

¹ Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories of RAS, I. Armand street, 37-a, Nalchik,
360051 Kabardino-Balkar Republic, Russia

[#]e-mail: tembotov.rustam@mail.ru

Vegetation and brown forest soil of different types of forests of the southern and northern macroslopes of the Main Caucasian Ridge were studied, special attention was paid to soil fauna (earthworms), microbial and enzymatic activity. A comparative analysis of the main components of forest biogeocenoses (plant communities, earthworms, microbial and enzymatic activity of the soil) of the southern and northern macroslopes of the Main Caucasian Ridge located in the Caucasian State Natural Biosphere Reserve and natural monuments "Guam Gorge" and "Colchian boxwood Massif" was carried out. The assessment of the plant diversity of various types of colchian forests of the southern and northern macroslopes is given. The similarity of the structure of plant communities, the population of earthworms, their species richness, as well as the most important indicators of the biological activity of the soil of the southern and northern macroslopes has been established. A close correlation between the indicators of biological activity of brown forest soil with the diversity of vegetation and the number of earthworms is shown.

Keywords: biological activity, biodiversity, brown forest soil, earthworms, colchian forests