

**РОЛЬ ГЕРПЕТОБИОНТНОЙ МЕЗОФАУНЫ
В ТРАНСФОРМАЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА
ПОДСТИЛКИ ПОЙМЕННЫХ И АРЕННЫХ ЛЕСОВ
СТЕПНОЙ ЗОНЫ**

Н. Н. Цветкова, В. В. Бригадиренко

Днепропетровский национальный университет

Приведены результаты многолетних исследований по изучению роли зооценоза в трансформации органического вещества подстилочного горизонта в пойменных и аренных экосистемах степной зоны. Установлено, что наибольшую роль в разложении подстилки принимают почвенные, а не поверхностные формы сапрофагов.

Биологический круговорот, роль зооценоза, подстилочная мезофауна, пойменные дубравы, аренные боры.

ВВЕДЕНИЕ

Известно, что закон биологического круговорота элементов в ландшафте считается одним из основных законов геохимии [37]. Этот закон сводится к следующему: миграция большинства химических элементов в элементарном ландшафте представляет собою круговорот, в ходе которого элемент многократно входит в состав живых организмов («организуется») и выходит из них («минерализуется») [2; 36]. Такие круговороты для различных элементов и в различных ландшафтах отличаются по продолжительности. Они никогда не бывают обратимыми, ландшафт не возвращается в прежнее состояние, а эволюционирует, приобретает некоторые новые свойства. Поступательное развитие ландшафта в значительной степени осуществляется посредством системы подобных круговоротов.

Классификация круговоротов в зональном аспекте выполнена Л. Е. Родиным и Н. И. Базилевич [44]. Главнейшими показателями круговорота являются емкость, интенсивность и прогрессивность [3; 4; 27; 29; 30; 37; 47; 60; 61; 67]. Как показали работы М. С. Гилярова [15], С. В. Зонна [26] и др. наземная и почвенная фауна вносит огромный вклад в круговорот вещества, воздействуя на почву непосредственно и через лесную подстилку. Почвенные беспозвоночные являются важным фактором почвообразования и повышения плодородия почв, основным звеном в цепи биогеохимических взаимоотношений [2; 3].

Изучению роли животных в миграции и круговороте элементов посвящены работы Н. А. Димо [18], В. Н. Беклемишева [5], М. С. Гилярова [16], А. Д. Покаржевского [40; 41], Р. И. Злотина с соавт. [24; 25], В. Н. Зражевского [28] и др. Только по данным Д. А. Криволуцкого [32] и А. Д. Покаржевского [41] можно заключить, что роль почвенных животных

в накоплении и миграции химических элементов существенна. Биомасса отдельных групп подстилочных и почвенных беспозвоночных и их роль в миграции отдельных зольных элементов в значительной мере варьирует в различных почвенно-растительных условиях. Величина биомассы животного населения зависит от температуры и влажности окружающей среды, наличия органического вещества в почве, гранулометрического состава почвы и других факторов.

Согласно Ю. И. Чернову с соавт. [65] биомасса позвоночных животных в дубравах составляет 0,12 % от всей зоомассы. По данным этого же автора [63; 64] зоомасса дубрав Стрелецкой лесостепи колеблется в пределах 50–100 г/м², а масса микрофауны не превышает 2 г/м². В Луганской области биомасса кивсяков может достигать 22,6 г/м² [49]. А. Д. Покаржевский [41] указывает, что на долю мокриц приходится около 1,5 % общего потока элементов, проходящего через популяции крупных сапрофагов.

По данным других авторов, изучавших роль герпетобионтной мезофауны в естественных экосистемах [31; 32; 45; 46; 48; 50–54; 59; 65; 66], довольно значительная часть биомассы зооценоза представлена мезофауной (30–80 %). В настоящее время не исследованным остается значение отдельных компонентов герпетобионтной мезофауны в утилизации первичной продукции в различных типах степных лесов.

Цель данной работы – оценить роль отдельных групп подстилочной мезофауны в круговороте веществ в условиях краткочерноземных дубрав и аренных боров степной зоны Украины.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследуемые биогеоценозы – долинные и аренные леса р. Самары Днепропетровской, детально описанные А. Л. Бельгардом [6; 7]. Долинные леса района исследований представляют собой краткочерноземные леса Присамарья. Аренные леса на территории Днепропетровской области связаны преимущественно со вторыми песчаными террасами. Как известно, песчаные террасы отличаются ярко выраженным всхолмленным рельефом. Вершины более высоких всхолмлений заняты одиночными низкого бонитета соснами. На пологих склонах, где лучше условия увлажнения, произрастает стройная и высокая сосна с вейником наземным. В незамкнутых понижениях боровой террасы, где пески обогащаются глинистыми мелкозернистыми частицами, к сосне присоединяется дуб, образуя субори. На еще более богатых почвах можно встретить судубравы. В понижениях арены формируются осинники и березняки.

Объектом исследования служили пойменная дубрава (ПП 209 Присамарского Международного биосферного стационара) и суховатый бор арены (ПП 211) р. Самары Днепропетровской. В представленных естественных лесных биогеоценозах степной зоны изучались запасы подстилки и опада,

рассчитывался индекс интенсивности круговорота веществ – опадо-подстилочный коэффициент (ОПК) [61].

В одном и том же биогеоценозе количество опада меняется по годам в зависимости от температуры и влажности: в сухие годы его меньше, чем во влажные. Это связано с физиологическими функциями растений. Определение запасов подстилки, опада и содержания в них элементов выполнялось в течение ряда лет, когда климатические данные широко варьировали. Характеристики круговорота представлены среднестатистическими данными 10 последних лет.

Определение типа биологического круговорота в биогеоценозах проводилось по десятибалльной шкале числовых показателей биологического круговорота веществ Н. И. Базилевич и Л. Е. Родина [4].

Для краткопоемных и аренных лесов характерна горизонтальная расчлененность на ряд биогеоценологических структур – парцелл [22]. В связи с наличием горизонтальной структуры, учет запасов опада, подстилки и расчет показателей биологического круговорота проводился сначала дифференцировано по парцеллам, а затем (пропорционально площади, занимаемой парцеллой в БГЦ) – для всего биогеоценоза в целом.

Лабораторное изучение потребления беспозвоночными органического вещества очень трудоемко, его результаты не всегда можно перенести в естественные условия. В связи с этим воздействие беспозвоночных на разложение подстилки изучалось косвенными методами. Мониторинговые учеты численности подстилочных и почвенных беспозвоночных по стандартным методикам (метод почвенных раскопок, сбор ловушками Барбера) проводились на описанных пробных площадях в течение 10 лет. Усредненные данные по численности мезофауны переводились в биомассу путем многократных взвешиваний отдельных видов. Для перевода абсолютно-сухого веса беспозвоночных в живой вес использовались поправочные коэффициенты, рассчитанные по собственным данным для каждого вида в отдельности. В целом они согласуются с обобщенными данными, приведенными Ю. И. Черновым и соавт. [65]: содержание воды в теле моллюсков-гастропод составляет 85 % (без веса раковины), у слизней – 80 %, у дождевых червей – 75 % в неактивном и 88 % в активном состоянии, у пауков – 70–75 %, у почвенных личинок насекомых – около 70 %, у двукрылых и жесткокрылых – 55–70 %.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В проблему круговорота вещества и отдельных химических элементов входят вопросы скорости разложения опада и подстилки, их запас на единице площади, избирательная поглотительная способность древесных пород, запасы микроэлементов в опаде и подстилке, вопросы об энергетическом балансе и другие [20; 21; 30; 57; 58; 61; 62]. Накопление опада в лесу и его запасы зависят от ряда факторов, в том числе от зонального расположе-

ния леса [26; 35; 44; 62]. При продвижении на юг от зоны тайги к лесостепи и далее масса опада в лесных экосистемах снижается.

Количество опада зависит от лесообразующей породы [44], от топографических условий – высоты произрастания леса над уровнем моря; в степных байрачных лесах – от экспозиции склона: на южных склонах опада меньше, чем на северных [21]. Отсюда следует, что чем более экологичны условия произрастания древесной породы, тем большую массу вещества она способна производить и тем большее количество опада поступает на поверхность почвы.

Свежая липо-ясеновая дубрава центральной поймы (ПП 209) имеет рыхлую прерывистую подстилку. Запас подстилки – 11,3 т/га, скорость разложения органического вещества – 58 %. Количество опада – 3,3 т/га. Скорость миграции веществ (индекс интенсивности) – 3,58.

Суховатый бор (ПП 212) находится на вершине дюнного всхолмления. Подстилка рыхлая, труховидной структуры. Общий запас подстилки варьирует в пределах $30,5 \pm 7,9$ т/га. Скорость разложения подстилки – 13,8 %. Количество опада – $4,0 \pm 0,5$ т/га. Индекс интенсивности – 5,6.

Средняя зольность опада в свежей липо-ясеновой дубраве центральной поймы равна 8,8 %, верхнего горизонта подстилки (H'_0) – 9,1 %, нижнего (H''_0) – 21,5 %. Зольность опада в суховатом бору (арена р. Самара) – 2,4 %, подстилки горизонта H'_0 – 3,0 %, горизонта H''_0 – 10,6 %.

В дубраве 84 % всего опада приходится на октябрь–ноябрь, летний листопад составляет всего лишь 15,7 %. В сухих борах зимне–весенний опад составляет 15,3 %, летний – 41,2 %, осенний – 43,5 %.

В дубраве центральной поймы выделены основные парцеллы: дубово-кустарниково-звездчатковая, дубово-кустарниково-купыревая и дубово-кустарниково-мертвопокровная. Индекс интенсивности круговорота вещества в кupyревой парцелле – 3,6, в мертвопокровной – 3,7, в звездчатковой – 3,5. В общем для биогеоценоза опадо-подстилочный коэффициент равен $3,58 \pm 0,60$.

В суховатом бору были выделены три парцеллы. Опадо-подстилочный коэффициент в них составляет в песчано-степной парцелле – 2,7, в мертвопокровной – 8,9, в зубровковой – 5,1. Для суховатого бора в целом ОПК равен $5,62 \pm 3,18$.

Основные закономерности потребления первичной продукции позвоночными животными исследованы Б. Д. Абатуровым [1]. По данным В. Л. Булахова [10; 11; 12; 13] годовое изъятие фитомассы млекопитающими в пойменной дубраве Степного Приднепровья составляет $46,3 \text{ г/м}^2$, в борных экосистемах – $15,7 \text{ г/м}^2$. Велика роль косвенных потерь, которые для зеленой массы в 2,3–2,6 раза превосходят ее прямое потребление. При этом сезонные колебания в интенсивности потребления фитомассы находятся в пределах ± 60 % от среднегодовой величины. Примерно такие же сезонные

колебания потребляемой биомассы имеют птицы. Амфибии и рептилии не играют существенной роли как потребители первичной продукции фитоценоза. Позвоночные животные потребляют фитомассу более или менее равномерно на протяжении всего сезона. Таким образом, отмечаются коррелятивные связи в скорости разложения органического вещества подстилки и объемах изъятия органического вещества позвоночными животными.

Для беспозвоночных животных, как пойкилотермных организмов, характерны изменения сезонной активности. Максимальны колебания в сезонном потреблении фитомассы у беспозвоночных, населяющих кроны деревьев и травостой. В подстилочном горизонте и почве колебания условий выражены слабее. Максимальны темпы разложения подстилки в тот период, когда она достаточно насыщена влагой, населена высокой численностью бактерий, актиномицетов и грибов. В степных лесах этот период приходится на апрель–июнь и сентябрь–октябрь. Именно на это время приходится пики двигательной активности большинства сапрофагов–герпетобионтов (по данным учетов ловушками Барбера) и максимальная численность дождевых червей, находящихся в активном состоянии. Длительное избыточное увлажнение подстилки также снижает активность сапрофагов в герпетобии – они мигрируют на участки, прогреваемые солнцем.

Рассмотрим распределение отдельных трофических групп пезофауны по парцеллам аренных и пойменных лесов. Биомасса беспозвоночных в подстилочном горизонте распределена крайне неравномерно (табл. 2). Это связано и с действием экзогенных факторов, и с наличием внутренней структурированности герпетобия. Сложнейшая динамически изменяющаяся структура герпетобия в первую очередь определяется доминантными по биомассе группами беспозвоночных.

Роль муравьев в преобразовании подстилки трудно измерить. Напрямую муравьи не питаются мертвым органическим веществом, однако они являются важными регуляторами скорости его разложения [23; 33]. По данным В. И. Голубева и И. П. Бабьевой [17] купол гнезда муравейника содержит около 15 млн. клеток дрожжей трех видов рода *Debaryomyces* на 1 г образца. На хвое сосны какие-либо дрожжи обнаруживаются крайне редко, а дебариомицеты ни разу отмечены не были. *D. cantarilii* и *D. formicarius* зарегистрированы лишь в обитаемых гнездах, в покинутых гнездах муравьев они совершенно отсутствуют. Таким образом, существует специфическая ассоциация муравьев группы *Formica rufa* с дрожжами.

На обследованных участках доминируют *Formica rufibarbis* Fabricius, 1793, *F. rufa* Linnaeus, 1761, *F. pratensis* Retzius, 1783, *F. exsecta* Nylander, 1846, *M. rubra* (Linnaeus, 1758), *M. ruginodis* Nylander, 1846, *M. scabrinodis* Nylander, 1846, *Camponotus vagus* (Scopoli, 1763), *Lasius umbratus* (Nylander, 1846), *L. platythorax* Seifert, 1991, *L. niger* (Linnaeus, 1758), *L. brunneus* (Latreille, 1798), *L. alienus* (Forster, 1850), *Dolichoderus quadripunctatus* (Linnaeus, 1771), *Tetramorium caespitum* (Linnaeus, 1758) и некоторые другие

виды, широко распространенные в степной и лесостепной зонах Украины [43; 33]. Три первых из них в различных ассоциациях липо-ясеневых дубрав Присамарья создают гнездовые холмики объемом 120–250 л. По данным Г. М. Длусского [19] и А. А. Захарова [23] площадь охраняемой территории у разных гнезд этих видов колеблется в пределах 500–1 000 м². Таким образом, ежегодно на этой территории муравьи собирают 10–30 г/м² подстилки (воздушно-сухой вес), концентрируют ее, ускоряя микробиологическое разложение органического вещества.

По нашим данным, полученным на сотнях пробных площадей, на участках с высокой численностью муравьев численность большинства таксонов герпетобия снижается минимум на порядок, а индекс биологического разнообразия – в 10–1000 раз, герпетобий приобретает «мокрицево-кивсяково-муравьиный характер» (табл. 1).

Таблица 1. Средняя биомасса¹ (мг/м²) доминантных таксономических групп подстилочных беспозвоночных исследованных парцелл пойменных дубрав и аренных боров степной зоны

Таксономическая группа герпетобия	Бор с разногравьем	Бор мертвопокровный	Бор с вейником ланцетолистным	Бор с ежой сборной	Липо-ясеневая дубрава со снытью	Липо-ясеневая дубрава мертвопокровная	Липо-ясеневая дубрава с купырем и подмаренником цепким	Липо-ясеневая дубрава с крапивой	Липо-ясеневая дубрава со звездчаткой
<i>Carabidae</i>	1,1	3,9	2,2	6,4	30,1		67,0	12,6	15,1
<i>Staphilinidae</i>	0,1	0,7			7,0		5,8	1,0	0,8
<i>Silphidae</i>					92,8		240,6	334,1	7,5
<i>Scarabaeidae</i>	3,4	7,8	15,6		170,0			156,3	58,3
<i>Elateridae</i>	0,7		0,5	0,5	0,6		0,7		0,6
<i>Dermestidae</i>		0,1					0,1	0,3	
<i>Tenebrionidae</i>	2,1	1,0		1,0					
<i>Chrysomelidae</i>	9,3	0,5		3,9	0,4		0,7	8,6	
<i>Forficulidae</i>				3,6	3,2		48,2	1,7	6,0
<i>Hemiptera</i>	10,2	11,3	0,3	1,8	7,0		2,1	12,8	1,9
<i>Noctuidae</i>					35,3		34,3	17,9	
<i>Formicidae</i>	0,6	0,3	6,4	3,3	0,7	129,6	0,4	2,0	0,9
<i>Ichneumonidae</i>	0,3		0,1	0,1	1,0		1,0	0,6	0,5
<i>Diptera</i>	7,5	12,4	7,5		29,6		49,7	22,5	11,2
<i>Diplopoda</i>	59,7	395,5	380,5	561,2	255,9	97,2	27,6	699,1	323,4
<i>Lithobiidae</i>					0,2		0,2	0,6	0,2
<i>Aranei</i>	7,7	17,6	7,7	8,2	11,2		9,0	24,9	3,2
<i>Opiliones</i>				1,4			93,0		1,3
<i>Acari</i>	0,2		0,6	0,1	0,2		0,7	0,6	0,1
<i>Isopoda</i>				0,9	74,6	74,5	19,8	64,1	224,4
<i>Gastropoda</i>		2,3		6,9	10,9		23,0	140,6	25,8

Примечание: ¹ абсолютно сухой вес.

Значительная роль животных в формировании структуры биоценозов обобщена в работах А. Г. Воронова [14]. Большинство групп хищных беспозвоночных (жужелицы, стафилины, пауки, паразитические перепончатокрылые и др.) прямо не участвуют в разложении органики, однако они эффективно изменяют численность фитофагов и сапрофагов. Биомасса зоофагов максимальна в мертвопокровной и купыревой парцеллах липо-ясеновой дубравы (соответственно 84 и 130 мг/м²). В боровых экосистемах она в среднем ниже (10–22 мг/м²), чем в дубравах (табл. 2).

Таблица 2. Трофическая структура и биомасса беспозвоночных подстилочного горизонта отдельных парцелл аренных и пойменных лесов

Парцелла	Биомасса ¹ герпетобия, мг/м ²	Трофическая структура герпетобия по биомассе, %		
		зоофаги	фитофаги	сапрофаги
Бор с разнотравьем	103	9,7	13,2	77,1
Бор мертвопокровный	453	4,9	4,7	90,4
Бор с вейником ланцетолистным	421	4,0	3,8	92,2
Бор с ежой сборной	599	3,0	1,5	95,5
Липо-ясеновая дубрава со снытью	731	6,9	30,6	62,5
Липо-ясеновая дубрава мертвопокровная	301	43,0	0,0	57,0
Липо-ясеновая дубрава с купырем и подмаренником цепким	624	13,5	9,5	77,0
Липо-ясеновая дубрава с крапивой	1500	2,8	21,8	75,4
Липо-ясеновая дубрава со звездчаткой	681	3,1	12,6	84,3

Примечание: ¹ абсолютно сухой вес.

Фитофаги тесно связаны с кормовыми растениями, поэтому разброс этой группы по численности и биомассе максимален. Заметна роль фитофагов в герпетобии снытевой и крапивной парцелл липо-ясеновой дубравы (223 и 328 мг/м²), она резко падает в купыревой и звездчатковой парцеллах (59 и 86 мг/м²). Отсутствуют фитофаги в составе герпетобия мертвопокровной парцеллы дубравы. В боровых экосистемах биомасса фитофагов–герпетобионтов (населяющих преимущественно травостой) на порядок ниже чем в дубравах, она колеблется на уровне 9–21 мг/м².

Во всех рассмотренных парцеллах по биомассе доминируют сапрофаги. Максимальна их биомасса в мегатрофной крапивной парцелле липо-ясеновой дубравы (1130 мг/м²). В снытевой, купыревой и звездчатковой парцеллах дубравы биомасса сапрофагов составляет 457–574 мг/м². Самая низкая биомасса сапрофагов в мертвопокровной парцелле дубравы (172 мг/м²).

А. Ф. Пилипенко и соавт. [38–40], исследовавший фауну почвенных беспозвоночных Присамарья Днепроовского, выделяет в составе почвенных сапрофагов три функциональные группы: фитосапрофаги, миксофитофаги и детритофаги. Сапрофаги по разному воздействуют на органическое веществ-

во: одни из них воздействуют преимущественно на обмен углерода (карболиберанты), другие – азота (нитролиберанты).

Условия бора для сапрофагов–герпетобионтов резко отличаются от дубравы по влажности, освещенности подстилки, ее химическому составу. Однако здесь биомасса данной трофической группы (388–572 мг/м²) не отличается от среднего, уровня, характерного для липо-ясеневых дубрав. Исключение составляет разнотравная парцелла (79 мг/м²), где низка численность всех групп герпетобия.

Таким образом, сапрофаги являются доминирующей группой в составе герпетобия всех рассмотренных парцелл дубравы и бора. Наибольший вклад в разложение подстилки вносят кивсяки, а на участках с максимальной численностью видов рода *Formica* – муравьи. Роль других групп почвенных беспозвоночных в разложении подстилки и опада на порядок ниже. Наши данные подтверждают сведения Е. В. Борущого [8; 9].

В природных условиях интенсивность разложения опада и подстилки колеблется в значительных пределах, под влиянием сотен факторов. На численность сапрофагов воздействуют десятки видов хищных и паразитических беспозвоночных. Многие из них в массе поедаются хищными и насекомоядными млекопитающими, амфибиями, рептилиями и птицами.

Наибольшую роль в разложении растительных остатков в борových экосистемах играют кивсяки [34], значительно ниже роль пластинчатоусых жесткокрылых и двукрылых. В пойменной липо-ясеновой дубраве наибольшую роль играют также кивсяки, мертвоеды, пластинчатоусые жесткокрылые и мокрицы, сапрофагами–субдоминантами являются гусеницы совок, личинки двукрылых и брюхоногие моллюски.

Известно, что основная масса беспозвоночных животных в лесных экосистемах представлена почвенными формами [15; 55; 56]. В результате наших исследований установлено, что на обследованных участках пойменной дубравы живой вес почвенных беспозвоночных в 2–17 раз превосходит массу подстилочных беспозвоночных, в среднем составляя 41,4±18,5 г/м² (при средней биомассе герпетобия 3,7±1,2 г/м²). В рассматриваемых борových биогеоценозах по сравнению с дубравными зоомасса почвенного горизонта в 2,3, а подстилочного – в 2,0 раза меньше (17,9±9,4 г/м² и 0,4±0,2 г/м² соответственно). В сосновых лесах повышается неравномерность распределения беспозвоночных по отдельным парцеллам.

В крапивной и звездчатковой парцеллах дубравы потребление органики почвенными беспозвоночными достигает максимальных значений. Роль подстилочных беспозвоночных наиболее значительна в крапивной парцелле дубравы и бору с ежей сборной.

Лабораторное изучение динамики трофической активности отдельных групп подстилочных сапрофагов является перспективной областью исследований с теоретической и практической точек зрения. Без тысяч лабораторных экспериментов невозможно произвести количественную оценку

влияния отдельных таксонов на процесс разложения растительного опада. Формирование целостного представления о процессе разложения растительного опада и роли в нем отдельных групп живых организмов является важным этапом оптимизации искусственных лесных сообществ степной зоны.

ВЫВОДЫ

1. Ведущую роль в трансформации подстилки пойменных липо-ясеневых дубрав и аренных боров выполняют почвенные беспозвоночные животные, роль подстилочных сапрофагов в этом процессе относительно невелика.

2. Наибольшее участие в процессе разложения подстилки в липо-ясеневых дубравах принимают двупарноногие многоножки, мертвоеды, пластинчатоусые жесткокрылые, мокрицы, гусеницы совок, личинки двукрылых и брюхоногие моллюски; в аренных борах – кивсяки, пластинчатоусые жесткокрылые и двукрылые.

3. Отмечена корреляционная зависимость между интенсивностью разложения лесной подстилки и численностью большинства групп беспозвоночных животных в условиях степной зоны Украины.

ЛИТЕРАТУРА

1. Абатуров Б. Д. *Биопродукционный процесс в наземных экосистемах.* – М.: Наука, 1979. – 128 с.
2. Бабьева И. П., Агре Н. С. *Практическое руководство по биологии почв.* – М.: МГУ, 1971. – 126 с.
3. Базилевич Н. И., Гребенищikov О. С., Тишков А. А. *Географические закономерности структуры и функционирования экосистем.* – М.: Наука, 1986. – 296 с.
4. Базилевич Н. И., Родин Л. Е. *Типы биокруговорота зольных элементов и азота в основных природных зонах Северного полушария // Генезис, классификация и картография почв СССР.* – М.: Наука, 1964. – С. 101-173.
5. Беклемишев В. Н. *Суточные миграции беспозвоночных в комплексе наземных биоценозов // Труды Пермского биологического НИИ при Пермском университете.* – Пермь: ПГУ, 1934. – Т. 6, вып. 3-4. – С. 119-208.
6. Бельгард А. Л. *Степное лесоведение.* – М.: Лесная промышленность, 1971. – 336 с.
7. Бельгард А. Л. *Лесная растительность юго-востока УССР.* – К.: КГУ, 1950. – 264 с.
8. Боруцкий Е. В. *Наземные Isopoda юго-востока Европейской части СССР // Зоологический журнал.* – 1957. – Т. 36, № 3. – С. 360-372.
9. Боруцкий Е. В. *Роль мокриц в процессах почвообразования в разных географических зонах СССР // Всесоюзное совещание по почвенной зоологии: тезисы докладов.* – М.: изд-во АН СССР, 1958. – С. 17-19.

10. Булахов В. Л. Позвоночные как структурный компонент лесных биогеоценозов степной зоны Украины: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Д.: ДГУ, 1980. – 52 с.
11. Булахов В. Л. Роль позвоночных животных в трансформации и потоке энергии в лесных биогеоценозах степной зоны // Биогеоэкологические особенности лесов Присамарья и их охрана. – Д.: ДГУ, 1981. – Вып. 12. – С. 139-153.
12. Булахов В. Л. Трофическая роль млекопитающих–фитофагов в лесных биогеоценозах Степного Приднепровья // Вестник Днепропетровского университета. Серия: Биология. Экология. – Днепропетровск: ДГУ, 2003. – Вып. 11, т. 1. – С. 138-142.
13. Булахов В. Л. Характеристика средообразующей деятельности позвоночных животных в лесах степной зоны юго-востока УССР // Вопросы степного лесоведения. – Днепропетровск: ДГУ, 1973. – Вып. 4. – С. 117-125.
14. Воронов А. Г. Роль животных в формировании структур биоценозов // Бюллетень Московского общества испытателей природы, отд. биологии. – 1968. – Т. 73, № 1. – С. 85-92.
15. Гиляров М. С. Зоологический метод диагностики почв. – М.: Наука, 1965. – 275 с.
16. Гиляров М. С. Почвенный ярус биоценозов суши // Успехи современной биологии. – 1968. – Т. 66, № 1(4). – С. 121-136.
17. Голубев В. И., Бабьева И. П. Дрожжи рода *Debaryomyces* Klock в гнездах муравьев группы *Formica rufa* L. // Экология. – 1972. – № 1. – С. 78-82.
18. Димо Н. А. Мокрицы и их роль в почвообразовании пустынь // Почвоведение. – 1945. – № 2. – С. 115-121.
19. Длусский Г. М. Охраняемая территория у муравьев (Hymenoptera: Formicidae) // Журнал общей биологии. – 1965. – Т. 26, № 4. – С. 479-489.
20. Дубина А. А. О функциональных взаимосвязях подстилки с другими компонентами естественного лесного биогеоценоза в степи // Вопросы степного лесоведения и научные основы лесной рекультивации земель. – Днепропетровск: ДГУ, 1985. – Вып. 16. – С. 70-75.
21. Дубина А. А. Сезонная динамика накопления и разложения подстилки в различных типах лесных биогеоценозов Присамарского стационара // Вопросы степного лесоведения. – Днепропетровск: ДГУ, 1975. – Вып. 5. – С. 32-37.
22. Дылис Л. Г. Основы биогеоэкологии. – М.: МГУ, 1977. – 237 с.
23. Захаров А. А. Организация сообществ у муравьев. – М.: Наука, 1991. – 277 с.
24. Злотин Р. И. Зональные особенности населения наземных животных. – М.: Наука, 1966. – 125 с.
25. Злотин Р. И., Ходашова К. С. Роль животных в биологическом круговороте лесных экосистем. – М.: Наука, 1974. – 200 с.
26. Зонн С. В. Влияние леса на почвы. – М.: Наука, 1954. – 144 с.

27. Зонн С. В. Изучение почвы как компонента БГЦ // Программа и методика биогеоэкологических исследований. – М.: Наука, 1964. – С. 148-196.
28. Зражевский В. Н. Дождевые черви как фактор плодородия лесных почв. – К.: КГУ, 1957. – 138 с.
29. Казимиров Н. И., Морозова Р. М. Биокруговорот веществ в ельниках Карелии. – Л.: Наука, 1973. – 324 с.
30. Корнев В. П. Лесная подстилка, ее роль в биологическом круговороте зольного питания и азота в сосняках центральной части подзоны широколиственных лесов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Минск, 1966. – 40 с.
31. Криволицкий Д. А. Почвенная фауна в экологическом контроле. – М.: Наука, 1994. – 240 с.
32. Криволицкий Д. А. Радиоэкология сообществ наземных животных. – М.: Энергоатомиздат, 1983. – 87 с.
33. Лиховидов В. Е. О питании муравьев в период депрессии численности массовых видов вредителей в лесах Присамарья // Вопросы степного лесоведения. – Днепропетровск: ДГУ, 1972. – Вып. 3. – С. 84-87.
34. Локшина И. Е. Многоножки (Diplopoda) центральной части широколиственных лесов Русской равнины // Влияние животных на продуктивность лесных биоценозов. – М.: Наука, 1966. – С. 192-202.
35. Мороз О. Б. Структура и фитомасса основных парцелл суховатого бора Присамарья // Мониторинговые исследования лесных экосистем степной зоны, их охрана и рациональное использование. – Днепропетровск: ДГУ, 1988. – С. 17-29.
36. Новогрудский Д. М. Почвенная микробиология. – Алма-Ата: АН Казахской ССР, 1956. – 366 с.
37. Перельман А. И. Геохимия ландшафта. – М.: Наука, 1975. – 340 с.
38. Пилипенко А. Ф., Бобылев Ю. П., Смирнов Ю. Б. Энергетическая оценка роли почвенных беспозвоночных в лесных биогеоценозах Присамарья // Вопросы степного лесоведения и лесной рекультивации земель. – Днепропетровск: ДГУ, 1986. – Вып. 17. – С. 114-121.
39. Пилипенко А. Ф., Ганин Г. Н., Смирнов Ю. Б. О положительном воздействии двупарноногих и литобиморфных многоножек на процессы трансформации микроэлементов в системе опад – подстилка – почва // Исчезающие и редкие растения, животные и ландшафты Днепропетровщины. – Днепропетровск: ДГУ, 1983. – Вып. 14. – С. 97-102.
40. Пилипенко О. Ф., Жуков О. В., Савенко І. В. Трофічна структура ґрунтової мезофауни лісових біогеоценозів Присамар'я // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах. – Днепропетровск: ДНУ, 2003. – С. 147-148.
41. Покаржевский А. Д. Геохимическая экология наземных животных. – М.: Наука, 1985. – 298 с.
42. Покаржевский А. Д. Участие почвенных сапрофагов в миграции зольных элементов в лесостепных биогеоценозах // Биота основных экосистем

- Центральной лесостепи. – М.: Ин-т географии АН СССР. – 1976. – С. 96-108.
43. Радченко О. Г., Дудка С. В. Мурашки (Hymenoptera: Formicidae) Канівського заповідника // Известия Харьковского энтомологического общества. – 2001. – Т. 9, № 1-2. – С. 123-143.
 44. Родин Л. Е., Базилевич Н. И. Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. – М.-Л.: Наука, 1965. – 264 с.
 45. Самедов П. А., Надиров Ф. Т. Влияние дождевых червей и мокриц на физико-химические и поверхностные свойства почвы // Почвоведение. – 1989. – № 8. – С. 109-115.
 46. Смирнов Ю. Б. Роль почвенных ракообразных (Crustacea, Isopoda) в биоиндикации загрязнения почв тяжелыми металлами // Вестник Днепропетровского университета. Серия: Биология. Экология. – Днепропетровск: ДНУ, 2003. – Вып. 11, т. 1. – С. 120-123.
 47. Смольянинов И. И. Биокруговорот веществ и повышение продуктивности лесов. – М.: Лесная промышленность, 1969. – 160 с.
 48. Соколов Д. Ф. О роли кивсяков в разложении органического вещества в почве под лесными насаждениями // Доклады АН СССР. – 1955. – Т. 100, № 3. – С. 563-566.
 49. Соколов Д. Ф. О значении кивсяков и муравьев в трансформации органического вещества под лесными насаждениями в условиях сухой степи // Бюллетень МОИП. Отд. биол. – 1957. – Т. 62, № 5. – С. 57-76.
 50. Стебаев И. В. Характеристика надпочвенного и напочвенного зоомикробиологических комплексов степных ландшафтов Западной и Средней Сибири // Зоологический журнал. – 1968. – Т. 47, № 5. – С. 661-675.
 51. Стриганова Б. Р. Исследование роли мокриц и дождевых червей в процессах гумификации разлагающейся древесины // Почвоведение. – 1968. – № 8. – С. 85-90.
 52. Стриганова Б. Р. Питание почвенных сапрофагов. – М.: Наука, 1980. – 244 с.
 53. Тихомирова А. Л., Рыбалов Л. Б., Россолимо Т. Е. Фауна и экология почвенных беспозвоночных (мезофауны) в сосновых лесах Приокско-Террасного заповедника // Экосистемы южного подмосковья. – М.: Наука, 1979. – С. 150-180.
 54. Тишлер В. Сельскохозяйственная экология. – М.: Колос, 1971. – 455 с.
 55. Топчиев А. Г. Животное население мертвого покрова в искусственных лесах степной зоны Украины // Искусственные леса степной зоны Украины. – Харьков: ХГУ, 1960. – С. 341-367.
 56. Топчиев А. Г. Фауна почвенных беспозвоночных животных и распределение их в искусственных лесах степной зоны УССР // Искусственные леса степной зоны Украины. – Харьков: ХГУ, 1960. – С. 401-416.

57. Травлеев А. П. Некоторые черты разложения органического опада древесных пород и взаимодействие продуктов их разложения с почвой // Вопросы степного лесоведения. – Днепропетровск: ДГУ, 1968. – Вып. 1. – С. 15-29.
58. Травлеев Л. П. Водно-физические свойства лесных подстилок Присамарья // Вопросы степного лесоведения и охраны природы. – Днепропетровск: ДГУ, 1976. – Вып. 6. – С. 50-59.
59. Ходашова К. С. Зональные особенности населения наземных животных. – М.-Л.: Наука, 1966. – 38 с.
60. Цветкова Н. Н., Кулик А. Ф. Содержание и закономерности распределения марганца и железа в почвогрунтах естественных биогеоценозов среднего степного Приднепровья // Вопросы степного лесоведения и лесной рекультивации земель. – Днепропетровск: ДДУ, 1996. – С. 24-35.
61. Цветкова Н. Н. Особенности миграции органо-минеральных веществ в лесных БГЦ степной Украины. – Днепропетровск: ДГУ, 1992. – 236 с.
62. Чернобай Ю. Н. Подстилка и некоторые вопросы ее биоценотической роли в лесах Черногоры: Автореф. ... дис. канд. биол. наук. – Львов, 1978. – 16 с.
63. Чернов Ю. И. Географическая зональность и животный мир суши. Сообщение 1 // Зоологический журнал. – 1968. – Т. 47, № 7. – С. 973-989.
64. Чернов Ю. И. Географическая зональность и животный мир суши. Сообщение 2 // Зоологический журнал. – 1968. – Т. 47, № 8. – С. 1125-1141.
65. Чернов Ю. И., Ходашова К. С., Злотин Р. И. Наземная зоомасса и некоторые закономерности ее зонального распределения // Журнал общей биологии. – 1967. – Т. 28, № 2. – С. 188-197.
66. Черный Н. Г., Головач С. И. Двупарноногие многоножки равнинных территорий Украины. – К.: КГУ, 1993. – 61 с.
67. Шумаков В. С. Принципы классификации, номенклатуры и картирования лесных подстилок. – М.: Лесная промышленность, 1963. – 244 с.

Цветкова Н. М., Бригадиренко В. В. Роль герпетобіонтної мезофауни в трансформації органічної речовини підстилки заплавних і аренних лісів степової зони // Питання біоіндикації та екології. – Запоріжжя: ЗДУ, 2003. – Вип. 8, № 2. – С. 135–151.

Наведено результати багаторічних досліджень з вивчення ролі зооценозу в трансформації органічної речовини підстилкового горизонту в заплавних і аренних лісових екосистемах степової зони. Встановлено, що в заплавних і аренних лісових екосистемах Присамар'я Дніпровського найбільшу роль у розкладанні підстилки приймають ґрунтові, а не поверхневі форми сапрофагів.

Бібл. 67. Табл. 2.