
ГРУНТОВА ЗООЛОГІЯ

УДК 634.0.15:631.46

А. В. Жуков

ДОЖДЕВЫЕ ЧЕРВИ КАК КОМПОНЕНТ БИОГЕОЦЕНОЗА И ИХ РОЛЬ В ЗООИНДИКАЦИИ

О. В. Жуков

Дніпропетровський національний університет

ДОЩОВІ ЧЕРВ'ЯКИ ЯК КОМПОНЕНТ БІОГЕОЦЕНОЗУ ТА ЇХ РОЛЬ У ЗООІНДИКАЦІЇ

Аналізується роль дощових черв'яків як компонента біогеоценозів. Показано їх значну роль у ґрунтоутворенні, вплив на мікроорганізми, тваринні і рослинні компоненти екосистем. Наводиться опис дощових черв'яків Степового Придніпров'я і характер взаємозв'язку комплексів люмбрицид з ґрунтовими і лісорослинними умовами. На основі вивчення екологічної структури угруповань дощових черв'яків за допомогою дискримінантного аналізу проведена біоіндикація умов зволоження едафотопу.

Ключові слова: дощові черв'яки, біогеоценоз, зооіндикація.

A. V. Zhukov

Dnipropetrovsk National University

EARTHWORMS AS A COMPONENT OF BIOGEOCENOS AND THEIR ROLE IN ZOOINDICATION

The role of earthworms as a biogeocenosis component has been analyzed. A considerable role of these animals in soil forming processes, effects on microorganisms, animal and plant component of ecosystems has been shown. Steep Pridneprovsky Region earthworms' description and characteristic of the connection with soil and forest condition have been done. The bioindication of soil humidity have been done by means of a discriminant analysis on the basis of study of the ecological community structure of earthworms.

Key words: earthworms, biogeocenosis, zooindication.

Аннелиды колонизировали морские, пресноводные и наземные местообитания. Более чем 3500 видов так называемых дождевых червей обитают в почве. Наиболее изученным и широко распространенным является семейство *Lumbricidae*. В результате сельскохозяйственной деятельности и промышленного производства многие крупные виды семейства, размеры которых превышают 18–25 см, сохранились лишь в редких естественных биогеоценозах. Дождевые черви традиционно рассматриваются как удобный биоиндикатор почвенного плодородия. Еще *Tanara* (1644) (цит. по: Paoletti, 1999) отмечал, что присутствие птиц, например сорок и ворон на поле, которые привлекаются извлекаемыми на поверхность почвы при вспашке беспозвоночными животными, большей частью дождевыми червями, является хорошим показателем плодородия почвы.

Дождевые черви представляют важный компонент животного населения различных экосистем умеренных широт. В степной зоне основное разнообразие этой группы животных сосредоточено в аazonальных и интразональных сообществах. Степные сообщества бедны по видовому составу и довольно малочисленны. Разнообразие лесных, луговых и болотных сообществ отражается в закономерностях изменения фаунистической и экологической структуры животного населения почв этих биогеоценозов, в том числе и дождевых червей.

Азональные лесные сообщества в степи представлены различными типами леса, классификация которых предложена А. Л. Бельгардом (1950, 1971). В связи с изменением лесорастительных условий в данной работе рассматриваются особенности комплексов дождевых червей.

Влияние факторов внешней среды на распределение дождевых червей

Одним из важнейших факторов, определяющих распределение дождевых червей, является влажность почвы. Механизм этого влияния изучался в работе *B. M Doube* и

© Жуков А. В., 2004

C. Styan (1996). В задачи исследования входило выяснить, что именно определяет влияние на дождевых червей: количество влаги, содержащееся в почве, или же её влагоёмкость. Удалось установить, что пороговой величиной, после которой дождевой червь *Aporrectodea rosea* реагирует на сухость почвы и старается избежать её, является 300 КПа. Реакция на сухость у этого вида определяется всасывающей силой почвы и не зависит непосредственно от количества воды в почве. Для дождевого червя *A. trapezoides* установлено, что пороговая величина восприятия сухости зависит от механического состава почвы и изменяется в пределах от 15 до 300 КПа соответственно от лёгких песчаных до глинистых почв.

На основе данных, полученных в Австралии в пределах территории, которая характеризуется средиземноморским климатом, был проведен множественный регрессионный анализ взаимосвязи общей плотности населения дождевых червей и их биомассы с различными физическими и химическими свойствами почвы. Он показал в целом слабое отношение между этими параметрами (значимый коэффициент корреляции находился в пределах 0,53 до 0,1), особенно для биомассы. Относительно сильная положительная связь отмечена между общей плотностью дождевых червей и почвенным *pH*, влажностью и стабильностью почвенных агрегатов. Эта связь в наибольшей степени из всех исследованных видов характерна для дождевого червя *A. cliginosa*. Для дождевого червя *L. rubellus* выявлена положительная связь плотности распределения с количеством органического углерода в почве и отрицательная связь с количеством в ней калия. Выявлена положительная связь между годовым количеством осадков и обилием дождевых червей. При изменении этого показателя от 300 до 1100 мм в год коэффициент корреляции с плотностью дождевых червей составил 0,35 (Mele, Carter, 1999).

Влияние дождевых червей на распределение почвенных животных

В некоторых работах почвенные ходы дождевых червей рассматриваются как предпочитаемое микрообитание микроартропод без выделения привлекающих положительных факторов (Bayoumi, 1978; Loksa, 1978). Важным воздействием роющей деятельности червей является влияние на почвенную структуру (Satchell, 1967). Почвообитающие коллемболы очень чувствительны к плотности почвы, и уменьшение порозности влечёт уменьшение плотности этих животных. Поэтому более крупные коллемболы обильны в тех местах, где выше плотность дождевых червей (Marinissen, Bok, 1988; Loranger et al., 1998). Положительное влияние дождевых червей на микроартропод обусловлено увеличением удержания воды в почве (Hamilton, Sillman, 1989) либо дренажа (Loranger et al., 1998). Показано, что распределение одного из видов коллембол *Heteromurus nitidus* в градиенте почвенного *pH* контролируется присутствием дождевых червей. Данный вид коллембол избегает кислых почв и предпочитает нейтральные и слабощелочные, а дождевые черви выступают как фактор, способствующий понижению кислотности. Это стимулирует рост численности коллембол (Salmon, Ponge, 1999). Некоторые виды бактерий, включая актиномицетов, более обильны в свежих копролитах, чем в окружающей почве, что может привлекать микроартропод (Martin, Marinissen, 1993). В лабораторных условиях установлено, что норы дождевых червей *Aporrectodea caliginosa* и *Lumbricus terrestris* привлекают коллембол *Folsomia candida*. В полевых условиях предпочтение коллемболами нор дождевых червей отмечено только в тех случаях, когда почва сильно утрамбована транспортом (Wickenbrock, Heisler, 1997).

Достаточно сильно влияют дождевые черви на структуру сообществ почвенных нематод. При присутствии дождевых червей наблюдается значительный рост популяций нематод, питающихся микрофлорой при резком сокращении фитопатогенных форм (Senapati, 1992).

При отсутствии дождевых червей в экспериментальных условиях значительный рост популяции грибов ингибирует развитие фауны простейших и бактерий. Кроме того, наблюдается явление дифференциального обилия микроорганизмов в агрегатах почвы различного размера. Деятельность дождевых червей обуславливает баланс между различными компонентами живого населения почв, стимулирует рост популяции простейших и нематод, снижение различий метаболического потенциала бактерий в различных фракциях почвы (Winding, Rønn, Hendriksen, 1997).

Дождевые черви *Lumbricus terrestris* L. в условиях микрокосма приводят к увеличению плотности почвенных простейших в 3–19 раз и росту выделения углекислого газа. В качестве одного из объяснений интенсификации микробиальной активности и увеличения численности простейших выдвигается гипотеза о стимулирующем влиянии экскреций дождевых червей (Significance ..., 1998). Пространственное распределение дождевого червя *Aporrectodea caliginosa* (Savigny) коррелирует с обилием почвенных амёб. В качестве доказательства питания дождевых червей простейшими является тот факт, что молодые представители указанного вида дождевых червей в условиях присутствия в почве амёб растут в два раза быстрее, чем без простейших. В копролитах дождевого червя *Octolasion lacteum* (Oerley) содержится гораздо меньше физиологически активных простейших, чем в окружающей почве (Bonkowski, Schaefer, 1997).

Содержание в копролитах дождевого червя *Lumbricus terrestris* углерода, азота, отношение C/N, микробиальная биомасса, уровень респирации гораздо выше, чем в окружающей почве. Обнаружено, что обилие клещей *Gamasina* и *Uropodina*, а также нематод в копролитах гораздо выше, чем в почве, в то время как орибатидные клещи *Brachychthonidae*, *Oppiidae*, *Poronota* предпочитают окружающую почву. Общая плотность комплекса коллембол мало отличалась в почве и копролитах дождевых червей. Однако некоторые виды этих животных предпочитают либо почву, либо копролиты. Большая плотность таких видов, как *Isotoma violacea*, *Folsomia quadrioculata*, *F. manolachei*, *Onychiurus furcifer* и *Stenaphorurella denisi*, наблюдается в копролитах, тогда как плотность *Lepidocyrtus lanuginosus* значительно выше в почве (Middens of the earthworm ..., 1999). Копролиты – по меньшей мере временные – предпочитаемые многими животными микроробитания, или рефугиумы. Они могут рассматриваться как способствующие формированию разнообразия почвенных беспозвоночных.

Влияние дождевых червей на свойства почвы и микрофлору

Многие почвенные беспозвоночные активно изменяют почвенную структуру, размеры почвенных частиц и пространственное распределение растительной подстилки, выступая как деятельные экосистемные средообразователи («ecosystem engineers») (Jones et al., 1994). Зоогенная пространственная гетерогенность почвенного профиля вносит свой вклад в поддержание высокого разнообразия почвенных организмов и влияет на биогеохимическую циркуляцию веществ (Anderson, 1978, 1988; A hierarchical approach ..., 1995). Питание, экскреторная деятельность и рытьё нор дождевых червей сильно изменяют почвенную структуру, микробиальное сообщество и динамику химических процессов. Эффект дождевых червей на почвенные процессы различается между экологическими группами и видами дождевых червей. Дождевые черви *Lumbricus terrestris* и другие норники могут рассматриваться как одни из наиболее функционально деятельных почвенных животных умеренной зоны. Bouche (1975) определил зону толщиной 2 мм вблизи нор дождевых червей как «дрилосфера». Однако реальное пространство, которое подвержено влиянию дождевых червей, может быть как меньше, так и больше указанной границы. Позже термин «дрилосфера» был использован в более широком смысле как часть почвы, подверженной влиянию любого вида деятельности дождевых червей, включая экскреторную (Lavelle, 1988; Brown, 1995). В современных работах встречается исходное понимание указанного термина как пространство, непосредственно контактирующее со стенкой почвенного хода дождевого червя (Tiunov, Scheu, 1999). Эти авторы провели работу по изучению микробиального дыхания и биомассы, уровня питательных веществ в норах дождевого червя *Lumbricus terrestris*.

В работе продемонстрировано изменение свойств почвы в зависимости от удаления от стенки хода дождевого червя. В светлоокрашенных почвах липового и дубового леса ходы дождевых червей выделяются тёмной окраской. Толщина окрашенной полосы на глубине 5–10 см изменяется от 0 до 15 мм. Ходы червей заполнены большей частью экскрементами этих животных, реже можно в них обнаружить фрагменты растительной подстилки. Во всех биотопах содержание органического углерода и азота было значительно выше в дрилосфере (на расстоянии 2 мм от хода норы). Почва на расстоянии 10 мм имела промежуточные характеристики в сравнении с окружающей почвой. Во всех био-

топах возрастание количества азота в стенке хода было несколько меньше, чем углерода, вследствие чего отношение C/N сильно возрастает вблизи норы червей. Наблюдается также возрастание pH почвы и её влажность в дрилосфере.

Дыхание микрофлоры возрастает в дрилосфере дождевых червей в 3,7–9,2 раза. Изменение микробиальной биомассы подчиняется той же закономерности.

Количество нор дождевых червей зависит от обилия дождевых червей и способа обработки почвы, если таковая имеется, и может достигать нескольких сотен на квадратный метр (Lee, 1985). В биотопах с высокой плотностью населения дождевых червей объем нор может составлять существенную часть общего порового пространства почвы и обеспечивать важный путь для движения воды и воздуха в почве (Lee, 1985; Tomlin et al., 1995). Например, на пастбище, где преобладали дождевые черви-норники, объем нор составил 5 л, а площадь поверхности нор – 4,9 м² (Kretzschmar, 1978). Экскременты дождевых червей находятся в их норах, за счёт чего происходит обогащение стенок нор органическими веществами. Увеличенное содержание органического вещества и минеральных питательных веществ в дрилосфере стимулирует рост корней растений (Graff, 1970).

В стенках нор дождевых червей происходит увеличение количества углерода и азота в сравнении с окружающей почвой (Graff, 1970). Количество органического углерода может возрастать в 1,8–3,5 раза в дрилосфере. Возрастание pH в дрилосфере может быть частично объяснено накоплением растительных остатков, которые имеют большие значения pH , чем окружающая почва (Tiunov, Scheu, 1999). Кроме того, выделения дождевых червей в виде мукуса могут также способствовать росту pH почвы (Schradler, 1994).

Дождевые черви оказывают сильное влияние на почвенную микрофлору. Одним из важнейших механизмов воздействия олигохет на микроорганизмы является перенос последних по почвенному профилю. Экспериментальные данные показали, что роющая деятельность дождевых червей способствуют проникновению бактерий с поверхности почвы в её более глубокие горизонты (Thorpe et al., 1996).

Содержимое пищеварительного тракта дождевых червей представляет различные условия для существования в сравнении с окружающей почвой. В кишечнике формируются условия, благоприятные как для аэробных, так и анаэробных микроорганизмов, в то время как в почве чаще условия благоприятны для аэробных микробов (Karsten, Drake, 1995).

Для изучения влияния дождевых червей на различные свойства почв, протекание почвообразовательных процессов и динамику микробиальной активности широко используются полевые и лабораторные эксперименты. Лабораторные эксперименты проводятся в микрокосмах – ёмкостях, в которых моделируются условия естественных экосистем либо их компонентов.

Лабораторный эксперимент с использованием микрокосмов и радиоактивной метки в виде тяжёлого азота позволил выявить характер влияния дождевого червя *Lumbricus terrestris* на динамику азота в почве. Дождевые черви потребляли 13 мг сухого вещества растительной подстилки на 1 г сырого веса червя в сутки. Скорость высвобождения азота при присутствии дождевых червей возрастала в 3 раза. Поток азота через биомассу животных составил 0,13 мг азота на 1 г в сутки. Расчёт скорости потока азота через популяцию этих дождевых червей показал, что 10 % запаса азота в популяции обновляется в течение 85 дней (Binet, Trehen, 1992). Биомасса микробиального углерода снижается в дрилосфере дождевого червя *Lumbricus terrestris* на 34–82 %, а скорость минерализации углерода возрастает в 2,3–7,5 раза в сравнении с почвой. Кроме того, в норах червей обилие нематод возрастает в 3,7–6,5 раза, а уровень неорганического азота увеличивается на 21–78 % (Goettes, 1997).

Дождевые черви в значительной степени увеличивают количество экстрагируемого нитрат-иона и аммония в почве. При этом сокращается количество азота, содержащегося в биомассе почвенных микроорганизмов. Очевидно, черви увеличивают количество экстрагируемых форм азота путём потребления микробиальной биомассы, увеличения скорости её оборота и минерализации (Bohlen, Edwards, 1995). Однако влияние дождевых червей на биомассу почвенных микроорганизмов фиксируется не всегда. Так, Willems и др. (1996) не удалось выявить изменений количества в почве экстрагируемого NH_4^+ и биомассы микроорганизмов в присутствии дождевых червей *Lumbricus terrestris* и *Aporrectodea*

tuberculata. Эти черви приводили к росту концентрации иона NO_3^- и интенсификации процессов минерализации азота в почве. По оценке этих авторов, указанные виды дождевых червей с плотностью 5 экз./см³ могут минерализовать около 90 кг/га азота в год. В целом для экскрементов дождевых червей характерно насыщение азотом в сравнении с окружающей почвой. Источником азота являются потребляемые червями растительные остатки (Parkin, Berry, 1994).

Присутствие дождевых червей *L. rubellus* и *E. fetida* увеличивало интенсивность почвенного метаболизма и доступность азота в условиях эксперимента вне зависимости от температуры (15 и 22,5 °С) и вида растительных остатков как источника питательных веществ. На фоне обогащения почвы азотом и роста выделения углекислого газа под действием дождевых червей происходит уменьшение биомассы микроорганизмов (Ruz Jerez, Ball, Tillman, 1992).

Дождевые черви являются динамичным участником почвенных экосистем. Они потребляют органические остатки и облегчают перераспределение органического вещества по почвенному профилю (MacKay, Klodivko, 1985; Scheu, 1987; Zhang, Hendrix, 1995). Существует множество исследований, в которых показано влияние дождевых червей на поток питательных веществ в почве. Обнаружено, что копролиты дождевых червей содержат повышенное количество NH_4 , NO_3 , Mg , K и P относительно окружающей почвы (Lunt, Jacobson, 1944; Parle, 1963; Gupta, Sakal, 1967; Syers, Sharpley, Keeney, 1979). Микробиальная трансформация азота, связанная с норами дождевых червей, приводит к росту нитрификации и денитрификации.

В дрилосфере дождевого червя *Lumbricus terrestris* отмечено повышенное содержание нитратов в сравнении с окружающей почвой (Parkin, Berry, 1999).

Следует различать процессы обогащения почвы питательными веществами (*Nutrient-enrichment processes* – *NEP*), связанные с механическим вовлечением органического вещества в почву, и процессы, связанные с пассажем органики через кишечник червей (*gut-associated processes* – *GAP*). Первый комплекс процессов (*NEP*) ответствен за увеличение количества микроорганизмов, что отмечается в условиях присутствия дождевых червей в почве. Пассаж органики через кишечник (*GAP*-процессы), например у *Lumbricus terrestris*, может приводить к снижению метаболической активности в экскрециях. Это проявляется в уменьшении выделения копролитами углекислого газа в сравнении с окружающей почвой. Такая тенденция может рассматриваться как благоприятная для накопления в почве микробиальной биомассы и для структурных перестроек микробиального комплекса в сторону преобладания так называемых *K*-стратегов (Devliegher, Verstraete, 1995).

Пассаж почвы через кишечник дождевого червя *Lumbricus rubellus* не привел к достоверному увеличению массы органического углерода в почве. Скорость прохождения пищи через кишечник составила 6–8 часов. Однако было отмечено увеличение скорости выделения углекислого газа в почве, прошедшей через кишечник, а также рост численности бактерий, содержание влаги и растворимого органического углерода (Daniel, Anderson, 1992).

Экспериментально проведено изучение влияния дождевых червей на процессы миграции углерода в почве. В эксперименте задействованы два вида лумбрицид – почвенно-подстилочный *Lumbricus rubellus* и собственно-почвенный *Aporrectodea calliginosa*. Меткой почвенного углерода служил углерод ¹⁴C, а находящегося в подстилке – изотоп ¹³C. Деятельность обоих видов на статистически значимом уровне увеличивала поток углерода через почвенную экосистему. Эта тенденция взаимосвязана с уменьшением биомассы микрофлоры в верхних почвенных горизонтах и подстилке. Деятельность *Aporrectodea calliginosa* приводит также к уменьшению биомассы и почвенной микрофлоры (Zhang, Hendrix, 1995).

Суточная экскреция азота дождевыми червями *Lumbricus terrestris* и *Allolobophora caliginosa*, питающимися листьями ильма, составляет 268,8 и 87,5 мкг N/г живого веса червя соответственно (Needham, 1957).

Грибы и дождевые черви являются важными членами почвенного сообщества, и их взаимодействие значительно влияет на микробиальные процессы в почве. Дождевые черви могут действовать на грибы множеством способов, включая изменение физических и

химических свойств окружающей среды (Visser, 1985). Грибы являются важным компонентом диеты дождевых червей (Dash et al., 1984; Edwards, Fletcher, 1988). Было показано, что дождевые черви предпочитают пищевые субстраты, колонизированные определенными видами грибов, а грибы повреждаются при пассаже через пищеварительный тракт дождевых червей.

Механическая деятельность дождевых червей, связанная с передвижением в почвенном профиле, улучшает условия воздухообмена, увлажнения, миграции питательных веществ. Так, популяция дождевого червя *Aporrectodea caliginosa* плотностью 100 экз./м² способна проделать 1058 км на 1 га поверхности почвы в течение одной недели и вовлечь в механический оборот около 7,9 т грунта (Cook, Linden, 1996). Этот вид способен продуцировать в сутки около 362 мг сухого веса копролитов на 1 г сырого веса червей при температуре 5 °С и до 2353 мг – при температуре 15 °С. Для ювенильных стадий *Lumbricus terrestris* этот показатель составляет 242 мг при температуре 5 °С и 713 мг – при 10 °С. Содержимое кишечника составляет 6,7–15,5 % от сырого веса животного у *Aporrectodea caliginosa* и 9,7–14,7 % – у *Lumbricus terrestris*. Популяции этих видов плотностью 346–471 экз./м² со средней биомассой 56,9–61,2 г/м² могут продуцировать около 18–22 кг/м² копролитов в год. Биологическая продукция может варьировать от 81,7 до 218,5 г/м². Скорость возврата азота в почву в связи со смертностью животных составляет 1,5–3,9 г/м² (Curry, Вутне, Boyle, 1995).

Изучение дриосферы совместно обитающих дождевых червей *Lumbricus terrestris* L. и *Aporrectodea caliginosa* Sav. показало, что длина нор этих животных составляет 180 и 1260 м/м² на глубинах 80 и 30 см соответственно. Корнями растений заняты 18 и 60 % нор на глубинах 15 и 80 см соответственно (Pitkaenen, Nuutinen, 1997).

Известна роль дождевых червей в формировании стабильных почвенных агрегатов. Исследования, проведенные в Калифорнии, показали, что в дубраве возрастом 41 год под действием дождевых червей сформировался зоогенный горизонт А мощностью 7 см, состоящий почти полностью из копролитов. Горизонт содержит около 90 % водопрочных агрегатов, а содержание органического углерода находится на уровне 35 г/кг. Характерна очень высокая насыщенность профиля гифами грибов. В хвойном насаждении того же возраста, где плотность дождевых червей гораздо ниже, горизонт А имеет мощность около 1 см и полностью лишён копролитов. Содержит 78 % водопрочных агрегатов и 12,9 г/кг органического углерода (Graham, Ervin, Wood, 1995). Почвенные агрегаты, прошедшие через кишечник дождевых червей, увеличивают свою механическую прочность и водопрочность. При этом прочность на разрыв агрегатов, содержащихся в копролитах, тем выше, чем выше содержание глины и карбонатов в окружающей почве. Механические процессы в кишечнике дождевых червей дестабилизируют почвенные агрегаты, а биохимические процессы выступают как их антагонисты и ведут к стабилизации (Schrade, Zhang, 1997).

Биотопическое распределение дождевых червей Степного Приднепровья

Aporrectodea rosea (Sav.) является собственно почвенным среднеярусным дождевым червем, питающимся почвенным перегноем. Это единственный вид люмбрицид, который можно назвать постоянным обитателем степных зональных сообществ. Является космополитом, но тяготеет к средиземноморским местообитаниям (Перель, 1979). Прочие виды дождевых червей встречаются в степи лишь эпизодически при долговременных обильных осадках в весенний период и являются временными мигрантами из близлежащих искусственных или естественных лесных массивов. Существование дождевых червей вида *Aporrectodea rosea* (Sav.) в довольно экстремальных для олигохет степных условиях обусловлено способностью этих животных переносить летнюю засуху в неактивном состоянии, находясь в капсуле, образованной затвердевшей слизью. Однако типично степным этот вид признать нельзя. Максимальная численность его наблюдается в нестепных экосистемах. Общий уровень обилия в степи за исследованный период составлял 0,3–31,2 экз./м². Только в сентябре 1999 года после обильных осадков была отмечена плотность популяции *A. rosea* 145,0 экз./м². В одно и то же время в искусственной посадке акации плотность этих животных была всегда больше, чем в степи. В естественных лесных биогеоценозах на правом берегу р. Самары плотность *A. rosea* выше, чем в

биогеоценозах на плакоре. Выражена тенденция к увеличению плотности по мере продвижения вниз по склону берега реки. Это, безусловно, связано с улучшением условий влажности почвы и увеличением мощности почвенного покрова.

В пойменных биогеоценозах максимальная плотность *Aporrectodea rosea* (Sav.) характерна для биогеоценозов центральной поймы. В пойменных лугово-лесных почвах формируются наиболее благоприятные условия для дождевых червей, в том числе и для рассматриваемого вида. В прирусловой пойме в ксеромезофильных условиях липовой дубравы с ежой сборная плотность *A. rosea* составляет 3,8–17,0 экз./м², что в среднем ниже, чем в других типах леса прирусловой поймы. Тип леса липовая дубрава с ежой приурочен к повышенным элементам прируслового вала, где наибольший уровень грунтовых вод сопряжен со слабыми капиллярными возможностями песчаного грунта. Эти особенности значительно ухудшают условия существования педобионтов. При улучшении условий увлажнения почвы наблюдается рост плотности данного вида дождевого червя. В притеррасной пойме снижение плотности связано с избыточным увлажнением.

В борových комплексах на арене дождевой червь *A. rosea* является так же, как и в степи, единственным представителем люмбрикофауны. Однако плотность этого вида в песчаных почвах арены ещё ниже, чем в степи. Дождевые черви распределены очагово, в местах скопления подстилки, которая аккумулирует влагу. Плотность животных не превышает нескольких экземпляров на квадратный метр.

В плакорных местообитаниях был обнаружен дождевой червь *Kritodrilus auriculatus*. Чаще его можно встретить в искусственных лесных насаждениях, но во влажные периоды года может проникать в открытые степные местообитания. Впервые вид в регионе обнаружен А. Ф. Филипенко (1975) на выпасе скота в степи. Ранее вид был отмечен Т. С. Перель (1962) в Молдавии.

Пашенный червь *Aporrectodea calliginosa calliginosa* (Sav.) является широко распространенным космополитным видом. Типичная диплоидная форма характерна для подзоны смешанных и широколиственных лесов, где достигает наиболее высокой численности и относится к массовым видам дождевых червей (Перель, 1997). Относится к тому же морфоэкологическому типу и группе, что и *A. rosea*. Однако экологический ареал данного дождевого червя значительно более узок в степной зоне и связан с более влажными стациями. В плакорных местообитаниях *A. calliginosa* не встречается. На склоне правого берега р. Самары максимальное обилие наблюдается в нижней трети, несколько выше обилие в верхней трети. В средней части склона плотность этого вида наименьшая, так как вследствие дренажа условия увлажнения почвы наихудшие именно в этой части склона.

В байрачных лесах *A. calliginosa* тяготеет к тальвегу и склонам северной экспозиции. Это, естественно, обусловлено влаголюбивостью данного вида.

В пойме р. Самары пашенный червь связан с влажными хорошо дренированными почвами лёгкого механического состава. Максимальная плотность этого животного наблюдается в прирусловой и центральной частях поймы. В повышенных участках прирусловой поймы плотность *A. calliginosa* снижается, что связано с ухудшением влагообеспеченности почвы. В центральной пойме уменьшение обилия этого вида связано с утяжелением механического состава почв. В притеррасье из-за близкого к поверхности почвы уровня грунтовых вод создаются неблагоприятные условия для собственно-почвенных животных, что и проявляется в снижении плотности в целом влаголюбивого пашенного червя.

Почвы арены в целом имеют лёгкий механический состав, поэтому условия влажности являются ведущим лимитирующим фактором, определяющим распределение *A. calliginosa*. Этот вид связан с мезогигрофильными стациями, характерными для аренных колков.

Dendrobaena octaedra (Sav.) – лесной подстилочный дождевой червь. Его плотность зависит от условий увлажнения и мощности лесной подстилки. Как на правом склоне р. Самары, так и в байрачных лесах обилие этого вида возрастает по мере продвижения вниз по склону. Эпизодически может встречаться на плакоре в искусственных лесных массивах. Численность этого вида весьма динамична и претерпевает значительные изменения в течение одного сезона и характеризуется непостоянством год от года.

Поэтому сложно определить точную приуроченность этого вида к конкретному типу биогеоценоза, если таковая существует. Скорее всего, этот вид в целом предпочитает лесной тип растительности и при благоприятных, даже кратковременных, условиях увлажнения может достигать высокой плотности в различных по типологическим признакам лесных сообществах исследуемого региона. Этому способствуют высокие миграционные и репродуктивные способности *D. octaedra* (Sav.).

Dendrodrilus rubidus tenuis (Eisen, 1874) – широко распространённый космополитный вид, полиплоид, представленный несколькими полиплоидными формами, размножается партеногенетически (Pegel-Vsevolodova, 1987). В Степном Приднестровье встречается контактно, чем очень сильно напоминает характер другого дождевого червя – *E. fetida* (Sav.). Оба эти вида приурочены к местам скопления растительных остатков. Их также можно найти в гниющей древесине. Особенности пространственного распределения не позволяют с помощью обычных почвенно-зоологических методов составить представление о характеристиках их обилия.

Дождевой червь *E. nordenskioldi* (Eisen.) часто может быть встречен в байрачных лесах степной зоны. Несколько реже представителей этого вида можно найти в пойме р. Самары Днепроградской, и очень редко эти животные встречаются на правом берегу реки. В байраках предпочитает влажные биотопы, в наименьшей степени подвергаемые солнечной радиации. Опушечным эффектом можно объяснить некоторое увеличение численности *E. nordenskioldi* (Eisen.) в верхних третях склонов байраков южной экспозиции. Такое явление наблюдалось в байраках «Глубокий» и «Капитановский». В байрачных лесах южнее г. Днепропетровска представители этого вида встречены не были. Дождевой червь *E. nordenskioldi* (Eisen.) помимо Присамарского региона встречен нами в пойме р. Орели, в окрестностях г. Днепродзержинска и Великомихайловском лесном массиве.

К амфибиотическим формам относится дождевой червь *Eiseniella tetraedra* (Sav.). Он приурочен к ультрагигрофильным стациям и распределен в непосредственной близости от водоёмов. Обнаружен в поймах рек, вблизи болот на арене и ручьёв, которые протекают в тальвегах байраков.

Дождевой червь *Helodrilus antipae tuberculatus* (Chernosvitov, 1935) распространен на севере Балканского полуострова и в Придунайских странах, включая Молдавию, где довольно обычен (Перель, 1999). В Степном Приднестровье встречен нами только в чернозёмах лесных, которые формируются под пологом лесной растительности в байраках и на склонах правых берегов степных рек.

К экологической группе норников относится дождевой червь *Octolasion transpadanum* Rosa. Для представителей этой экологической группы характерна способность использовать в процессе жизнедеятельности весь почвенный профиль от подстилки до почвообразующей породы. Поэтому необходимым условием существования в почве и высокого обилия является целостность почвенного профиля и отсутствие в том или ином участке профиля почвы ограничивающих распределение дождевых червей факторов. В условиях плакора – это иссушение верхних почвенных горизонтов. Поэтому в степи и в искусственных лесных насаждениях на плакоре дождевого червя *Octolasion transpadanum* Rosa можно встретить только в весенний период при длительных обильных осадках. В байрачных лесах ограничивающим фактором являются эрозионные процессы, связанные со смывом почвы с крутых склонов балок. Поэтому в средних третях склонов байраков наблюдается снижение численности *Octolasion transpadanum* Rosa. Подобное снижение обилия наблюдается и в средней части склона правого берега р. Самары. Неблагоприятными для норников являются и условия обитания в аренных биогеоценозах. Это связано с лёгким механическим составом почв арены. Плохие капиллярные свойства ухудшают режим увлажнения, а низкая пластичность песчаных почв не способствует длительной сохранности нор дождевых червей, что очень важно именно для представителей рассматриваемой экологической группы люмбрицид. Наиболее благоприятными местообитаниями для *Octolasion transpadanum* Rosa являются тальвег и нижние участки склонов байраков и центральная пойма степных рек. В пойменных биогеоценозах ограничивающими распределение факторами являются лёгкий механический состав почв приуровня, избыточное

увлажнение в почвах притеррасья, а также процессы засоления в некоторых участках центральной поймы. Таким образом, дождевого червя *Octolasion transpadanum* Rosa следует рассматривать как показателя целостности почвенного профиля.

Экологически близок к *Octolasion transpadanum* Rosa, но гораздо более редок дождевой червь *L. terrestris* L. Он встречен нами только в дубравах правого берега р. Самары и в байраке «Капитановский». Эпизодически может быть встречен и другой представитель рода *Lumbricus* – *L. rubellus*. Он предпочитает влажные болотные и луговые почвы, поэтому может быть встречен в пойменных биогеоценозах и в тальвегах байраков.

Довольно широко распространенным в регионе является дождевой червь *O. lacteum* (Orley) – молочный октолазий, который является ярко выраженным калькофильным видом. Предпочитает почвы, богатые органикой и имеющие кислотность, близкую к нейтральной. Космополит, известный далеко за пределами Палеарктики. Успешное расселение связано с партеногенетическим способом размножения и сопутствующей ему полиплоидией (Perel-Vsevolodova, 1987). Он относится к собственно почвенным среднеярусным дождевым червям, что в экологическом отношении его сближает с *A. rosea* (Sav.), но в отличие от которого молочный октолазий характеризуется большей требовательностью к условиям увлажнения почвы.

Помимо обнаруженных нами видов дождевых червей в регионе могут быть встречены следующие виды. В неопубликованных материалах А. Г. Топчиева имеются сведения о нахождении в Старобердянском лесном массиве *Eisenia gordejefi* (Michaelsen, 1899), *Aporrectodea georgii* (Michaelsen, 1899), *Aporrectodea jassyensis* (Michaelsen, 1891) и *Dendrobaena mariupolienis mariupolienis* (Wyssotzky, 1898).

Дождевой червь *Aporrectodea jassyensis* (Michaelsen, 1891) является одним из наиболее распространенных в Средиземноморье и Причерноморье видов. На север встречается вплоть до Белгородской области. Встречается преимущественно в поймах рек, в глубоких оврагах, открывающихся в речные долины (Всеволодова-Перель, 1997). В степных биогеоценозах был встречен только на пороях грызунов (Гиляров, 1956).

Дождевой червь *Aporrectodea georgii* (Michaelsen, 1899) относится к эндемичным видам, распространен в основном на Западной Украине и в Молдавии.

Очень редким эндемичным видом является *Eisenia gordejefi*. Известны находки в Великоанадольском лесничестве, в пойме р. Самары Днепроградской и из окрестностей г. Мелитополя.

Экологические группы дождевых червей и индикация гигротона

В качестве критериев, используемых для выделения экологических групп дождевых червей, Т. С. Перель (1979) назвал два признака – характер питания и локализация в почвенном профиле. В соответствии с этим выделяются морфоэкологические типы дождевых червей – питающиеся на поверхности почвы и питающиеся почвенным перегноем и морфоэкологические группы – подстилочные, почвенно-подстилочные, норники, верхнеярусные и среднеярусные дождевые черви. Таксономическая близость животных практически не влияет на экологические особенности в пределах данного семейства. В табл. 1 приведено распределение видов люмбрицид региона по соответствующим экологическим группам.

Экологический спектр форм люмбрицид даёт представление об основных свойствах почвы как среды обитания этих животных. Видовой состав может варьировать гораздо больше в пределах конкретного типа почв или типа биогеоценоза, чем соответствующий экологический спектр. Очевидным является факт, что один и тот же тип почвы может быть заселен различными видами дождевых червей и на видовой состав может оказывать влияние совокупность факторов, не связанных с типологическими признаками почвы. Это могут быть и закономерности географического распространения того или иного вида, время существования почвенного образования, факторы островного характера – удаленность локально распространённых популяций и размер локальных поселений и т. д. Однако в конкретном биогеоценозе могут существовать только представители тех жизненных форм и в таком количестве, которые допустимы условиями этого биогеоценоза. Поэтому индикационная ценность именно спектра жизненных форм гораздо выше, чем видовых списков.

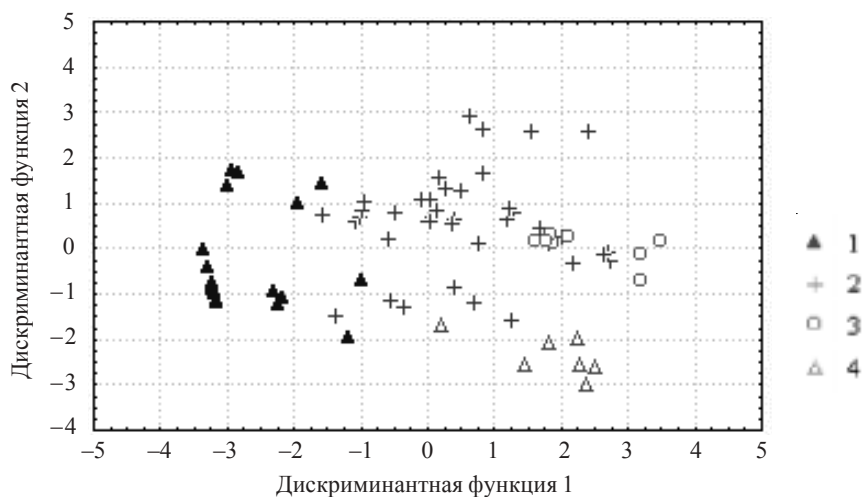
Одним из важнейших факторов, которые определяют структуру животного населения почв степной зоны, является увлажнение. Нами предпринята попытка выяснить возможность использования анализа экологической структуры дождевых червей для дифференциации условий увлажнения различных типов леса. Животные отобраны в биогеоценозах со следующими уровнями увлажнения: 1 – ксерофильные, 2 – мезоксерофильные, 3 – мезофильные, 4 – гигрофильные. На рисунке показаны вариационные характеристики плотности населения почвенно-подстилочных форм дождевых червей в зависимости

Таблица 1

Морфоэкологические типы и группы дождевых червей Степного Приднестровья

Группа	Морфоэкологический тип
	Питающиеся на поверхности почвы
Норники	<i>Lumbricus terrestris</i> L., <i>Octolasion transpadanum</i> Rosa
Подстилочные	<i>Dendrobaena octaedra</i> (Sav.), <i>Eiseniella tetraedra</i> (Sav.)
Почвенно-подстилочные	<i>Dendrobaena rubidus</i> (Sav.), <i>Dendrobaena veneta</i> (Rosa, 1896), <i>Eisenia fetida</i> (Sav.), <i>Eisenia nordenskioldi</i> (Eisen.), <i>Lumbricus rubellus</i> Hoff.
	Собственно-почвенные
Верхнеярусные	<i>Octolasion lacteum</i> (Orley)
Среднеярусные	<i>Aporrectodea calliginosa</i> (Sav.), <i>Aporrectodea rosea</i> (Sav.), <i>Helodrilus antipae</i> (Mich.), <i>Kritodrilus auriculatus</i> (Rosa)

от увлажнения эдафотоп. В ксерофильных условиях представители этой экологической группы любрицид практически не встречаются. При возрастании влажности почвы наблюдается увеличение плотности почвенно-подстилочных червей. Различия показателей обилия между ксеромезофильным и мезофильным типами гигротопы незначительны, а в гигрофильных условиях и общий уровень плотности, и вариабельность этого показателя возрастают.



Положение пробных площадей в пространстве первых двух дискриминантных функций

Уровни увлажнения почвы: 1 – ксерофильные, 2 – мезоксерофильные, 3 – мезофильные, 4 – гигрофильные станции.

Подстилочные дождевые черви полностью избегают ксерофильных местообитаний. Максимальная плотность этой группы любрицид отмечена в мезофильных условиях.

Несколько меньшее обилие подстилочных червей характерно для гигрофильных условий и минимальное – для ксеромезофильных.

Спектры гигроморф дождевых червей могут быть использованы для индикации гигротопы биогеоценоза. Зоологическая индикация гигротопы имеет важность по следующим причинам. Обычно принадлежность к определенному гигротопу устанавливается с помощью фитоиндикации. Однако лесные экосистемы в Приднепровье подвержены интенсивному антропогенному воздействию и не всегда сохранились в состоянии, позволяющем корректно оценить типологические особенности биогеоценоза. Почвенные беспозвоночные, экранированные почвой, обладают большей устойчивостью к антропогенному воздействию, поэтому в таких условиях обладают большей информативностью. Выявление взаимосвязи между экологическими особенностями комплексов дождевых червей и условиями влажности может использоваться также для индикации водного режима почв.

В данном случае задача индикации гигротопы сводится к формулированию правила, на основе которого почву, в которой выявлен комплекс дождевых червей с известной экологической структурой, можно отнести к одной из нескольких групп, отражающих степень увлажнения почвы. Такая задача может быть решена методами дискриминантного анализа.

Использование характеристик экологических групп люмбрицид для дифференциальной индикации не представляется возможным, так эти параметры накладываются в различных по степени увлажнения почвах. Дискриминантный анализ позволяет перейти нам от исходных переменных, различия в пространстве которых между группами не ясны, к переменным, которые позволяют чётко найти отличия между группами. Такие новые переменные называются дискриминантными функциями.

Характеристики полученных дискриминантных функций представлены в табл. 2. Дискриминантные возможности выборки характеризуются лямбдой Уилкса, которая изменяется от 0 (максимальные дискриминантные возможности) до 1 (минимальные возможности). Лямбда Уилкса до выделения дискриминантных функций составляет 0,11, что свидетельствует о невозможности полной дифференциации уровней увлажнения на основе анализа структуры экологических групп дождевых червей.

Таблица 2

Статистические характеристики дискриминантных функций

Дискриминантная функция	Собственное значение	Лямбда Уилкса	χ^2 -квадрат	Степень свободы	Уровень значимости
0	3,15	0,11	150,34	15	0,00
1	0,75	0,48	51,43	8	0,00
2	0,20	0,83	12,66	3	0,01

В действительности дискретного характера увлажнения в природе не существует, а происходит плавное континуальное изменение влажности. Это хорошо видно на рисунке, где представлены пробные площадки в пространстве первых двух дискриминантных функций. Наблюдается плавный переход одних уровней в другие. Кроме того, рисунок демонстрирует тот факт, что комплекс дождевых червей реагирует на изменение условий увлажнения почвы как единое целое только при увеличении влажности от ксерофильных к мезофильным стадиям. Представители всех экологических групп реагируют на увеличение влажности в этом диапазоне ростом численности и биомассы. На избыток влаги в гигрофильных условиях происходит различная реакция у дождевых червей. Формы, связанные с подстилкой, не уменьшают своего присутствия или увеличивают его, а почвенные формы, особенно норники, значительно уменьшают своё обилие. Таким образом, дискриминантный анализ помимо индикативных функций служит ещё и для понимания закономерностей формирования экологической структуры комплексов дождевых червей.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Бельгард А. Л. Лесная растительность юго-востока УССР. – К.: Изд-во КГУ, 1950. – 263 с.
- Бельгард А. Л. Степное лесоведение. – М.: Лесн. пром-сть, 1971. – 336 с.
- Всеволодова-Перель Т. С. Дождевые черви фауны России. – М.: Наука, 1997. – 102 с.
- Гиляров М. С. Почвенная фауна лесных насаждений и открытых степных пространств бассейна р. Деркул // Труды Ин-та леса АН СССР. – 1956. – Т. 30. – С. 235-277.
- Перель Т. С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. – М.: Наука, 1979. – 272 с.
- Пилипенко А. Ф. Закономерности формирования почвенной мезофауны в искусственных насаждениях на Днепре // Вопросы степного лесоведения и охраны природы. Вып. 5. – Д.: ДГУ, 1975. – С. 197-204.
- A hierarchical approach to evaluating the significance of soil biodiversity to biogeochemical cycling / M. H. Beare, D. C. Coleman, D. A. Crossley et al. // Plant and Soil. – 1995. – 170. – P. 5-22.
- Anderson J. M. Inter- and intra-habitat relationships between woodland Cryptostigmata species diversity and the diversity of soil and litter microhabitats // Oecologia. – 1978. – Vol. 32. – P. 341-348.
- Anderson J. M. Spatiotemporal effects of invertebrates on soil processes // Biology and Fertility of Soils. – 1988. – Vol. 6. – P. 216-227.
- Bayoumi B. M. Significance of the micrihabitat on the distribution of oribatid mites in a hornbeam-oak mixed forest // Opuscula Zoologica Budapest. – 1978. – 15. – P. 51-59.
- Binet F., Trehen P. Experimental microcosm study of the role of Lumbricus terrestris (Oligochaeta: Lumbricidae) on nitrogen dynamics in cultivated soils // Soil-Biol-Biochem. – 1992. – Vol. 24 (12). – P. 1501-1506. (In the special issue ISEE 4. Proceedings of the «4th International Symposium on Earthworm Ecology», June 11–15, 1990. Avignon, France / Edited by A. Kretzschmar).
- Bohlen P. J., Edwards C. A. Earthworm effects on N dynamics and soil respiration in microcosms receiving organic and inorganic nutrients // Soil-biol-biochem. – 1995. – Vol. 27, № 3. – P. 341-348.
- Bonkowski M., Schaefer M. Interactions between earthworms and soil protozoa: A trophic component in the soil food web // Soil Biology and Biochemistry. – 1997. – Vol. 29, № 3-4. – P. 499-502.
- Bouche M. B. Action de la faune sur les etats de la matiere organique dans les ecosystemes / G. Kilbertus, O. Reisinger, A. Mourey, J. A. Cancela da Fonseca (Eds.) // Humification et Biodegradation. – 1975. – Pierron, Sarreguemines. – P. 157-168.
- Brown G. G. How do earthworms effect microfloral and faunal community diversity? // Plant and Soil. – 1995. – 170. – P. 209-231.
- Cook S. M. F., Linden D. R. Effect of blood type and placement on earthworm (Aporrectodea tuberculata) burrowing and soil turnover // Biol-fertil-soils. – 1996. – Vol. 21, № 3. – P. 201-206.
- Curry J. P., Byrne D., Boyle K. E. The earthworm population of a winter cereal field and its effects on soil and nitrogen turnover // Biol-fertil-soils. – 1995. – Vol. 19, № 2/3. – P. 166-172.
- Daniel O., Anderson J. M. Microbial biomass and activity in contrasting soil materials after passage through the gut of the earthworm Lumbricus rubellus Hoffmeister // Soil-Biol-Biochem. – 1992. – Vol. 24, № 5. – P. 465-470.
- Dash M. C., Satpathy B., Behera N., Dei C. Gut load and turnover of soil, plant and fungal material by *Drawida calebi*, a tropical earthworm // Rev. Ecol. Biol. Soil. – 1984. – 21. – P. 387-393.
- Devliegher W., Verstraete W. Lumbricus terrestris in a soil core experiment: nutrient-enrichment processes (NEP) and gut-associated processes (GAP) and their effect on microbial biomass and microbial activity // Soil-Biol-Biochem. – 1995. – Vol. 27, № 12. – P. 1573-1580.
- Doube B. M., Styan C. The response of Aporrectodea rosea and Aporrectodea trapezoides (Oligochaeta: Lumbricidae) to moisture gradients in three soil types in the laboratory // Biology and Fertility of Soils. – 1996. – Vol. 23, Issue 2. – P. 166-172.
- Edwards C. A., Fletcher K. E. Interactions between earthworms and microorganisms in organic-matter breakdown // Agric. Ecosyst. Environ. – 1988. – 24. – P. 235-247.
- Edwards C. A., Lofty J. R. Effect of earthworm inoulation upon the root growth of direct drilled cereals // J. Appl. Ecol. – Vol. 17, № 3. – P. 533-543.
- Goerres J. H., Savin M. C., Amador J. A. Dynamics of carbon and nitrogen mineralization, microbial biomass, and nematode abundance within and outside the burrow walls of anecic earthworms (Lumbricus terrestris) // Soil Science. – 1997. – Vol. 162, № 9. – P. 666-671.
- Graff O. Der Einfluss verschiedener ulchmaterialien auf den Nahrelementgehalt von Regenwurmrohren im Unterboden. // Pedobiologia. – 1970. – 10. – P. 305-319.
- Graham R. C., Ervin J. O., Wood, H. B. Aggregate stability under oak and pine after four decades of soil development // Soil-Sci-Soc-Am-j. Soil Science Society of America. 1995. – Vol. 59, № 6. – P. 1740-1744.

- Gupta M. L., Sakal R. Role of earthworms on availability of nutrients in garden and cultivated soils // *Journal of the Indian Society of Soil Science*. – 1967. – 15. – P. 149-151.
- Hamilton, W. E., Sillman, D. Y. Influence of earthworm middens on the distribution of soil microarthropods // *Biology and Fertility of Soils*. – 1989. – 8. – P. 279-284.
- Jones C. G., Lawton J. H., Shachak M. Organisms as ecosystem engineers // *Oikos*. – 1994. – 69. – P. 373-386.
- Karsten G. R., Drake H. L. Comparative assessment of the aerobic and anaerobic microfloras of earthworm guts and forest soils // *Appl-environ-microbiol.* – 1995. – Vol. 61, № 3. – P. 1039-1044.
- Kretzschmar A. Quantification ecologique des galeries de lombriciens. Technique et premieres estimations // *Pedobiologia*. – 1978. – 18. – P. 31-38.
- Lavelle Ch. Burrowing activity of *Aporrectodea rosea* // *Pedobiologia*. – 1998. – Vol. 42, № 2. – P. 97-101.
- Lee K. E. Earthworms: their ecology and relationships with soil and Land use. – L.: Acad. Press, 1985. – 411 p.
- Loksa I. Mikrohabitate und ihre Bedeutung für die Verteilung der Collembolengermeinschaften in einem Hainbuchen-Eichenbestand // *Opuscula Zoologica Budapest*. – 1978. – 15. – P. 93-117.
- Loranger G., Ponge J. F., Blanchart E., Lavelle P. Impact of earthworms on the diversity of microarthropods in a vertisol (Martinique) // *Biology and Fertility of Soils*. – 1998. – 27. – P. 21-26.
- Lunt H. A., Jacobson H. G. M. The chemical composition of earthworm casts // *Soil Science*. – 1944. – 58. – P. 367-375.
- MacKay A. D., Kladvik E. J. Earthworms and rate of breakdown of soybean and maize residues in soil // *Soil Biology & Biochemistry*. – 1985. – 17. – P. 851-857.
- Marinissen J. C., Bok J. Earthworm-amended soil structure: its influence on *Collembola* population in grassland // *Pedobiologia*. – 1988. – 32. – P. 243-252.
- Martin A., Marinissen J. C. Y. Biological and physico-chemical processes in excrements of soil animals // *Geoderma*. – 1993. – 56. – P. 331-347.
- Mele P. M., Carter M. R. Species abundance of earthworm in arable and pasture soils in south-eastern Australia // *Applied Soil Ecology*. – 1999. – 12. – P. 129-137.
- Middens of the earthworm *Lumbricus terrestris* (Lumbricidae): microhabitats for micro- and mesofauna in forest soil / M. Maraun, J. Alpehi, M. Bonkowski et al. // *Pedobiologia*. – 1999. – Vol. 43, № 3. – P. 276-287.
- Needham A. E. Components of nitrogenous excreta in the earthworm *L. terrestris* and *E. feotida* // *J. Exp. Biol.* – 1957. – 34. – P. 425-446.
- Paoletti M. G. The role of earthworms for assessment of sustainability and as bioindicators // *Agriculture, Ecosystems and Environment*. – 1999. – 74. – P. 137-155.
- Parkin T. B., Berry E. C. Nitrogen transformations associated with earthworm casts. // *Soil-biol-biochem*. 1994. – Vol. 26, № 9. – P. 1233-1238.
- Parle J. N. A microbiological study of earthworm casts // *Journal of General Microbiology*. – 1963. – 31. – P. 13-22.
- Perel-Vsevolodova T. S. The nature of eurytopy in polyploid earthworm species in relation to their in biological soil amelioration // *Biol. Fertil. Soils*. – 1987. – Vol. 3. – P. 103-105.
- Pitkaenen J., Nuutinen V. Distribution and abundance of burrows formed by *Lumbricus terrestris* L. and *Aporrectodea caliginosa* Sav. in the soil profile // *Soil Biology and Biochemistry*. – 1997. – Vol. 29, № 3-4. – P. 463-467.
- Ruz Jerez B. E., Ball P. R., Tillman R. W. Laboratory assessment of nutrient release from a pasture soil receiving grass or clover residues, in the presence or absence of *Lumbricus rubellus* or *Eisenia fetida* // *Soil-Biol-Biochem*. – 1992. – Vol. 24, № 12. – P. 1529-1534.
- Salmon S., Ponge J.-F. Distribution of *Heteromurus nitidus* (Hexapoda, Collembola) according to soil acidity: interaction with earthworm and predator pressure // *Soil Biology and Biochemistry*. – 1999. – 3. – P. 1161-1170.
- Satchell J. E. Lumbricidae // *Soil biology*. – L., 1967. – P. 259-322.
- Scheu S. The role of substrate feeding earthworms (Lumbricidae) for bioturbation in a beechwood soil // *Oecologia*. – 1987. – 72. – P. 192-196.
- Schrader S. Influence of earthworms on the pH conditions of their environment by cutaneous mucus secretion // *Zoologischer Anzeiger*. – 1994. – 233. – P. 211-219.
- Schrader S., Zhang H. Earthworm casting: Stabilization or destabilization of soil structure? // *Soil Biology and Biochemistry*. – 1997. – Vol. 29, № 3-4. – P. 469-475.
- Senapati B. K. Biotic interactions between soil nematodes and earthworms // *Soil-Biol-Biochem*. – 1992. – Vol. 24, № 12. – P. 1441-1444.
- Significance of earthworms in stimulating soil microbial activity / F. Binet, L. Fayolle, M. Pussard et al. // *Biology and Fertility of Soils*. – 1998. – Vol. 27. Issue 1. – P. 79-84.

Syers J. K., Sharpley A. N., Keeney D. R., Cycling of nitrogen by surface-casting earthworms in a pasture ecosystem // *Soil Biology & Biochemistry*. – 1979. – 11. – P. 181-185.

Thorpe I. S., Prosser J. I., Glover L. A., Killham K. The role of the earthworm *Lumbricus terrestris* in the transport of bacterial inocula through soil // *Biology and Fertility of Soils*. – 1996. – Vol. 23, Issue 2. – P. 132-139.

Tiunov A. V., Scheu S. Microbial respiration, biomass, biovolume and nutrient status in burrow walls of *Lumbricus terrestris* L. (Lumbricidae) // *Soil Biology and Biochemistry*. – 1999. – 33. – P. 2039-2048.

Tomlin A. D., Shipitalo M. J., Edwards W. M., Protz R. Earthworms and their influence on soil structure and infiltration. / P. F. Hendrix, (Ed.) // *Earthworm ecology and biogeography in North America*. – 1995. CRC Press, Boca Raton. – P. 159-183.

Visser S. Role of soil invertebrates in determining the composition of soil microbial communities // *Ecological Interactions in Soil*. – Blackwell, Oxford, 1985. – P. 297-317.

Wickenbrock L., Heisler C. Influence of earthworm activity on the abundance of Collembola in soil // *Soil Biology and Biochemistry*. – 1997. – Vol. 29, № 3-4. – P. 517-521.

Willems J. J. G. M., Marinissen J. C. Y., Blair J. Effects of earthworms on nitrogen mineralization // *Biology and Fertility of Soils*. – 1996. – Vol. 23, Issue 1. – P. 57-63.

Winding A., Rønn R., Hendriksen N. B. Bacteria and protozoa in soil microhabitats as affected by earthworms // *Biology and Fertility of Soils*. – 1997. – Vol. 24, Issue 2. – P. 133-140.

Zhang Q. L., Hendrix P. F. Earthworm (*Lumbricus rubellus* and *Aporrectodea caliginosa*) effects on carbon flux in soil // *Soil-Sci-Soc-Am-j*. – 1995. – Vol. 59, № 3 – P. 816-823.

Надійшла до редколегії 11.09.02