

DOI

УДК 592:574.42

ДИНАМИКА КОМПЛЕКСА ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ В ХОДЕ ПОСЛЕРУБОЧНЫХ СУКЦЕССИЙ В ЛЕСАХ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА

© 2018 г.

А.П. Гераськина

*Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН**Россия, 117997 Москва, ул. Профсоюзная, 84/32, стр. 14**E-mail: angersgma@gmail.com*

Поступила в редакцию 11.11.2018 г.

Приведены результаты исследования населения дождевых червей на трех стадиях послерубочной сукцессии хвойно-широколиственных лесов на территории Северо-Западного Кавказа (верховья р. Пшехи и верховья р. Белой). Исследованы три типа лесных сообществ, соответствующих стадиям сукцессии лесов: ранняя – осиново-грабово-жимолостные мелкотравные леса, промежуточная – пихтово-грабовые мелкотравные леса, поздняя – буково-пихтовые мертвопокровные леса. Типы почв – бурые лесные. Показано, что в ходе послерубочной сукцессии значимые преобразования комплекса дождевых червей происходят только на поздней стадии, где существенно возрастает биомасса норных червей. Только на поздней стадии устойчиво обитают четыре морфо-экологические группы люмбрицид несмотря на то, что на этой стадии упрощается структура эколого-ценотических групп растений и формируются олигодоминантные мертвопокровные сообщества с преобладанием бореальных видов. На всех стадиях преобладают виды с крымско-кавказским типом ареала (*D. schmidtii*, *D. mariupolensis*). Демографическая структура комплекса дождевых червей во всех типах леса устойчивая, представлена разными онтогенетическими состояниями с значительным преобладанием ювенильных червей – 65-78%.

Ключевые слова: *Северо-Западный Кавказ, сукцессия, дождевые черви, люмбрициды, леса, почва*

Дождевые черви, как одни из главных агентов разложения листового и травянистого опада в лесах Европейской части России, тесно связаны с типом и возрастом леса (Перель, 1959; Лавров, Шелуха, 1997; Всеволодова-Перель и др., 1995 и др.). Опад разного качества, сомкнутость древостоя, оконная мозаика оказывают значимое влияние в целом на мезофауну и, в частности, на дождевых червей (Sariyildiz et al., 2004; Sariyildiz, Küçük, 2008; Kooch, 2010; Schelfhout et al., 2017). Хорошо изучены преобразования комплекса люмбрицид в ходе залежных сукцессий, на примере которых показано поэтапное восстановление полночленного почвообразовательного комплекса дождевых червей, включающих все морфо-экологические группы: подстилочные (epigeic), почвенно-подстилочные (epi-endogeic), собственно-почвенные (endogeic) и норные (anecic) виды (Pizl, 1992; Scheu, 1990, 1992; Гераськина, 2009; 2016). По литературным данным имеются сведения о преобразованиях комплексов дождевых червей в лесах разных стадий послерубочных сукцессий в средней полосе России (Лавров, 1969; Дорохов, Исаченков,

2007; Гераськина, 2009; 2016). Исследования динамики населения дождевых червей в лесах разного сукцессионного статуса, сформированных после рубок на территории Северо-Западного Кавказа в доступных литературных источниках не приводятся.

Цель работы: оценка динамики комплексов дождевых червей в хвойно-широколиственных лесах разных стадий послерубочных сукцессий Северо-Западного Кавказа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в летний период 2016 г. на трех стадиях послерубочной сукцессии лесов на территории Северо-Западного Кавказа (верховья р. Пшехи и верховья р. Белой) на высоте 650-700 м над ур. м. На основе популяционно-онтогенетического подхода состояния растительных сообществ (Смирнова и др., 1988; 2006; Евстигнеев и др., 1992; Смирнова, 2004) выделены три стадии сукцессии: ранняя – осиново-грабово-жимолостные мелкотравные леса, промежуточная – пихтово-грабовые мелкотравные леса, поздняя – буково-пихтовые мертвопокровные леса с максимальным возрастом деревьев более 450 лет (Шевченко и др., 2019). На каждой стадии заложены по три пробные площади 50x50 м². Почвенно-зоологические исследования выполнены по стандартной методике: на пробных площадях разных стадий сукцессии взяты по 16 почвенных проб размером 25x25 см² до глубины встречаемости видов (Гиляров, 1975). Проведены количественные учеты дождевых червей (сем. Lumbricidae) в почве и фаунистические учеты в валеже. Данные по численности и биомассе приведены только по результатам анализа почвенных проб. Дождевые черви зафиксированы в 96% спирте. Видовая идентификация дождевых червей проведена по определителю Т.С. Всеволодовой-Перель (1997). Морфо-экологические группы люмбрицид приведены согласно классификации Т.С. Перель (1979). В демографической структуре дождевых червей выделены онтогенетические состояния: ювенильные, субполовозрелые и половозрелые особи (Шашков, 2016). Кокон дождевых червей отдельно не выбирали.

На каждой пробной площади трех стадий сукцессии выполнены геоботанические и почвенные описания (Кузнецова и др., 2019; Шевченко и др., 2019).

Статистическая обработка данных проведена с использованием пакетов программ «MS Excel 2016». При расчетах определялись показатели: среднее значение (X), стандартная ошибка среднего (SE), медиана (M), квартили (Q1, Q3).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В трех типах леса выявлено 8 видов дождевых червей, которые принадлежат к 4-м морфо-экологическим группам и 4 типам ареалов (табл. 1).

Таблица. 1. Видовой состав, типы ареала и морфо-экологические группы дождевых червей хвойно-широколиственных лесов Северо-Западного Кавказа

№	Вид Lumbricidae	Ареал	Морфо- экологическая группа
1.	<i>Dendrobaena shmidtii shmidtii</i> (Michaelsen, 1907)	крымско-кавказский	собственно почвенная
2.	<i>Dendrobaena mariupoliensis</i> (Wyssotzky, 1898)		норная
3.	<i>Dendrobaena attemsi</i> (Michaelsen, 1902)	средиземноморский	подстилочная
4.	<i>Aporrectodea jassyensis</i> (Michaelsen, 1891)		собственно почвенная
5.	<i>Dendrobaena tellermanica</i> (Perel, 1966)	восточноевро-азиатский	
6.	<i>Dendrodrilus rubidus tenuis</i> (Eisen, 1874)	космополиты	подстилочная
7.	<i>Dendrobaena octaedra</i> (Savigny, 1826)		почвенно- подстилочная
8.	<i>Esenia fetida</i> (Savigny, 1826)		

Видовой состав дождевых червей и состав морфо-экологических групп в целом соответствует населению дождевых червей в сходных типах леса в среднегорных лесах Северо-Западного Кавказа (Рапопорт, 2014; Рапопорт, Цепкова 2015; Гераськина, 2016).

Общая численность дождевых червей значимо не различается в трех типах леса разного сукцессионного статуса и составляет от 36 до 42 экз./м², в отличие от биомассы, которая на поздней стадии в два раза выше в сравнении с предыдущими (рис. 1).

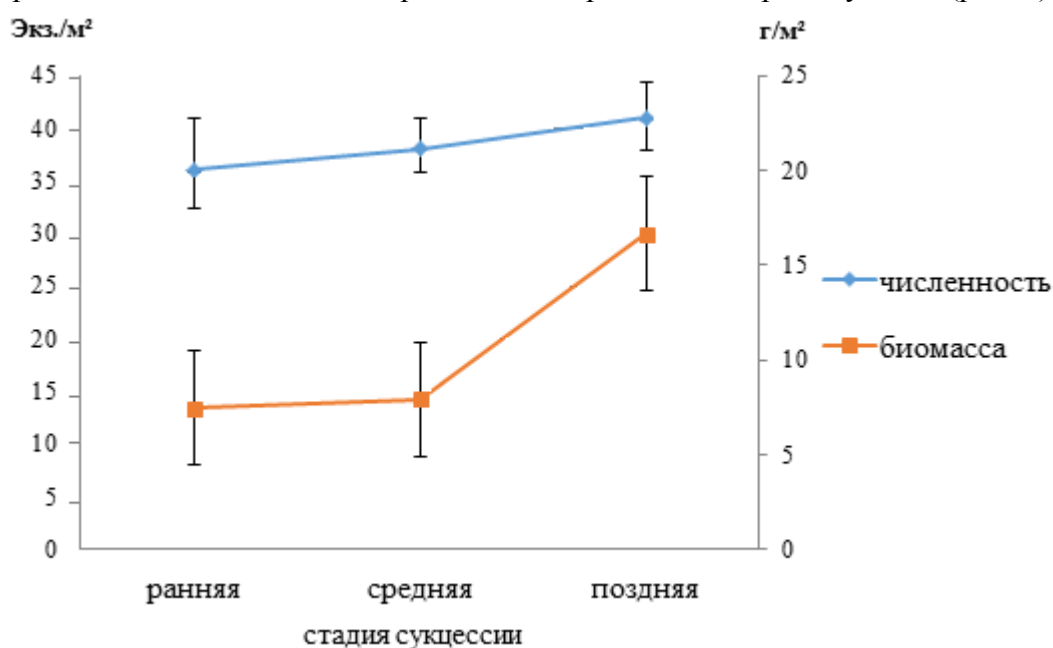


Рисунок 1. Динамика численности и биомассы дождевых червей на разных стадиях сукцессии хвойно-широколиственного леса ($X \pm SE$, $n=3$)

На ранней стадии сукцессии в осиново-грабово-жимолостных мелкотравных лесах обитает 7 видов дождевых червей: *D. octaedra*, *D. attemsi*, *E. fetida*, *D. shmidtii*, *A. jassyensis*, *D. tellermanica* и *D. mariupoliensis*. В ходе фаунистических учетов в валеже обнаружены только два вида: *D. attemsi* и *E. fetida*. В почве основную долю (80%) как по численности, так и по биомассе составляют собственно почвенные виды *D. schmidtii* и *A. jassyensis* (рис. 2, 3). В демографической структуре в наиболее многочисленной группе собственно почвенных видов *D. shmidtii*, *A. jassyensis*, *D. tellermanica* преобладают ювенильные дождевые черви. При этом в группе подстилочных, почвенно-подстилочных и норных червей 90% особей в период учетов были половозрелые и субполовозрелые (рис. 4).

На средней стадии сукцессии в пихтово-грабовых мелкотравных лесах обитает 5 видов дождевых червей: *D. octaedra*, *D. attemsi*, *D. schmidtii*, *A. jassyensis*, *D. mariupoliensis*, все из которых обнаружены как в почвенных пробах так, и в валеже. На этой стадии сукцессии, как и на предыдущей, преобладает группа собственно почвенных видов (рис. 2, 3). Не обнаружены виды почвенно-подстилочной группы. Возрастает биомасса подстилочных видов, но остается низкой биомасса норных червей. Демографическая структура популяции дождевых червей сходна с предыдущей стадией (рис. 4).

На поздней стадии сукцессии в буково-пихтовых мертвопокровных лесах обитает 7 видов люмбрицид: *D. octaedra*, *De. r. tenuis*, *D. shmidtii*, *A. jassyensis*, *D. mariupoliensis*, *D. attemsi* и *E. fetida*. Два подстилочных вида *De. r. tenuis* и *D. attemsi* обитают преимущественно в валеже. Кроме подстилочных видов в валеже найдены почвенно-подстилочный *E. fetida* и собственно почвенный *D. schmidtii*. Значимый рост биомассы люмбрицид на поздней стадии (рис. 1) связан главным образом с увеличением числа особей крупного норного вида *D. mariupoliensis* (в 8 раз в сравнении с предыдущими стадиями), кроме того на этой стадии происходит рост численности и биомассы собственно почвенных видов (в основном *D. schmidtii*) (рис. 3), а также уменьшением доли в группировке мелких ювенильных червей (рис. 4).

В трех типах леса по численности и биомассе преобладают виды с крымско-кавказским и средиземноморским типами ареалов, доля космополитов невелика. Как правило, космополитные виды люмбрицид многочисленны в мелколиственных и пойменных лесах Северо-Западного Кавказа (Рапопорт, Цепкова, 2015; Гераськина, Шевченко, 2018), в пихтовых и грабовых сообществах сохраняется «кавказский облик» фауны люмбрицид (Рапопорт, Цепкова, 2015).

Преобразования комплекса дождевых червей в ходе послерубочных сукцессий в наиболее изученных лесах средней полосы России также направлены на восстановление разнообразия морфо-экологических групп люмбрицид, что связывают в первую очередь с

изменением свойств подстилки в ходе сукцессии растительности (Лавров, 1969; Дорохов, Исаченков, 2007; Гераськина, 2009; 2016). Кроме того, оконная мозаика и в связи с этим разнообразие местообитаний в старых лесах способствуют сохранению разных групп дождевых червей (Kooch, 2010; Schelfhout et al., 2017; Гераськина, Шевченко, 2018).

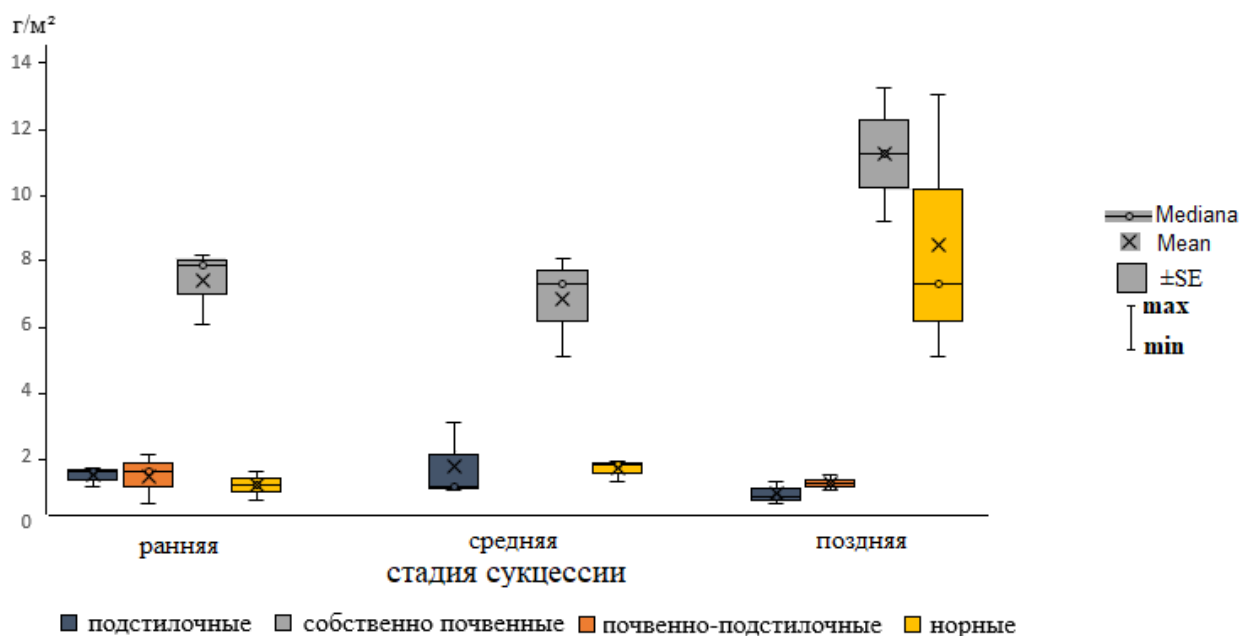


Рисунок 2. Динамика биомассы морфо-экологических групп дождевых червей на разных стадиях сукцессии хвойно-широколиственного леса

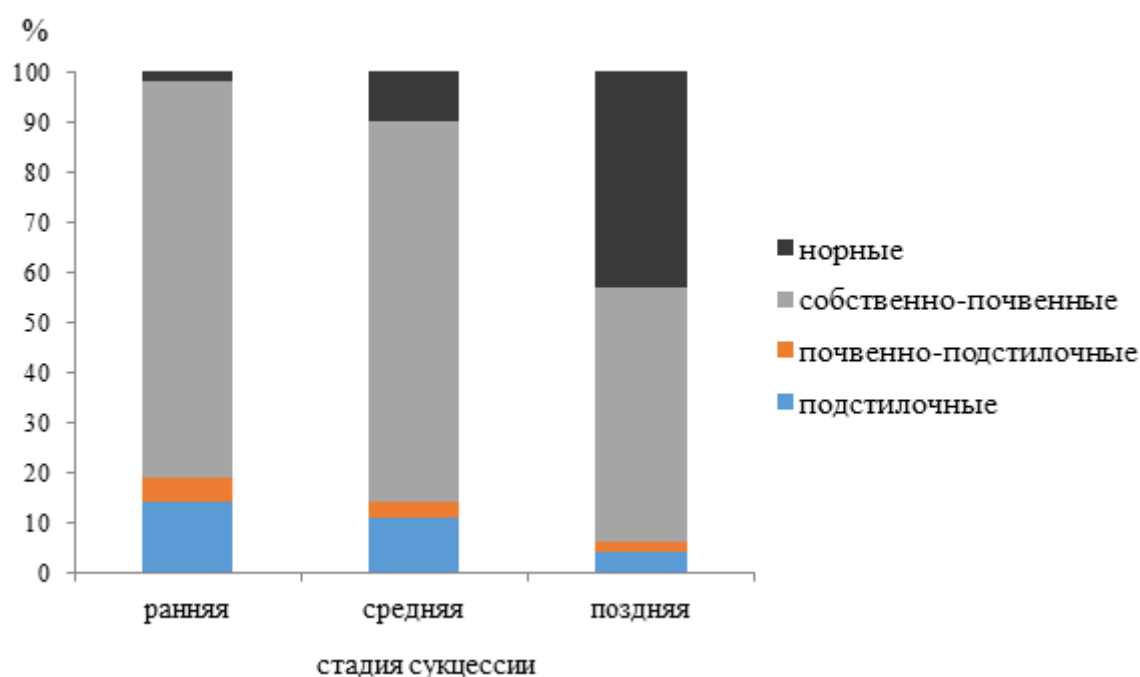


Рисунок 3. Доля от общей биомассы морфологических групп дождевых червей на разных стадиях сукцессии хвойно-широколиственного леса

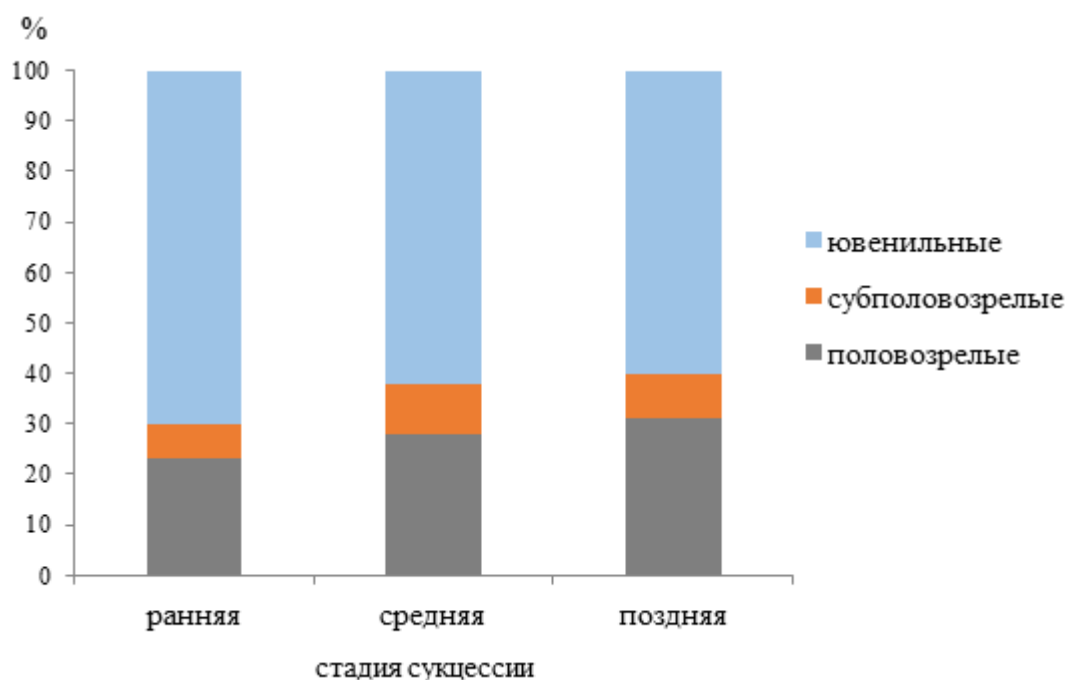


Рисунок 4. Доля по численности дождевых червей разных онтогенетических состояний на трех стадиях сукцессии хвойно-широколиственного леса

В настоящем исследовании свойства опада древесных растений и напочвенного покрова наиболее благоприятны для сапрофагов на ранней и промежуточной стадиях – в осиново-грабовых жимолостно-мелкотравных и в пихтово-грабовых мелкотравных лесах с высокой долей неморальных, нитрофильных и лугово-опушечных видов (Шевченко и др., 2019), в которых формируется смешанная подстилка из листового опада разных видов деревьев и подроста. В большинстве исследований показано преимущество смешанного опада лиственных и хвойных видов для активности комплекса почвенных сапрофагов (Sariyildiz et al., 2004; Sariyildiz, Küçük, 2008), поскольку трудно разлагаемая подстилка хвойных служит благоприятным местообитанием для подстилочной группы мезофауны, а хорошо разлагаемый опад лиственных – доступным источником углерода и азота (Sayad et al., 2012). В исследованиях в лесах в Центральной Германии показано, что чем более разнообразен состав древостоя, тем больше плотности и выше функциональное разнообразие дождевых червей. В монодоминантных буковых лесах обитает только одна группа эпигейных (подстилочных) дождевых червей (Cesarz et al., 2007).

На поздней стадии в буково-пихтовых мертвопокровных лесах с высокой долей бореальных видов, несмотря на неблагоприятный в трофическом отношении опад пихты и бука, сформирован полночленный комплекс дождевых червей с высокой долей собственно почвенных видов и норного *D. mariupolensis*, что свидетельствует о благоприятных почвенных условиях лесных буроземов для дождевых червей и служит

индикатором поздне-сукцессионного этапа развития леса. Разнообразие морфо-экологических групп дождевых червей в лесах с трудно-разлагаемым опадом показано и на примере буковых лесов Центрального Кавказа, что связывают с благоприятным сочетанием почвенных условий и наличием мощного горизонта длительно-разлагаемой подстилки (Рапопорт и др., 2017).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На трех стадиях послерубочной сукцессии хвойно-широколиственных лесов на территории Северо-Западного Кавказа во многом остается сходным видовой состав дождевых червей. На всех стадиях преобладают виды с крымско-кавказским и средиземноморским типами ареалов, доля космополитов невелика. Демографическая структура комплекса дождевых червей в ходе сукцессии остается устойчивой с значительным преобладанием ювенильных червей. Большое значение в сохранении комплекса дождевых червей на всех стадиях сукцессии имеют микростанции валежа, в которых в летний сезон встречены представители всех морфо-экологических групп дождевых червей.

В ходе послерубочной сукцессии существенные преобразования комплекса дождевых червей происходят только на поздней стадии, где существенно возрастает биомасса норных червей, которые служат индикаторами поздне-сукцессионных этапов развития леса. Только на поздней стадии устойчиво обитают четыре морфо-экологические группы люмбрицид, которые обеспечивают минерализацию растительного опада на разных этапах несмотря на то, что на этой стадии упрощается структура эколого-ценотических групп растений и формируются олигодоминантные мертвopoкpoвные сообщества с преобладанием бореальных видов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено в рамках темы государственного задания ЦЭПЛ РАН № 0110-2018-0007, материал определен за счет средств гранта Российского научного фонда (16-17-10284), обработан за счет средств гранта РФФИ: проект № 16-04-00395 А.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Всеволодова-Перель Т.С., Грюнталь С.Ю., Кудряшева И.В., Надточий С.Э., Головач С.И., Матвеева А.А., Осипов В.В., Карпачевский Л.О., Растворова О.Г. Структура и функционирование почвенного населения дубрав Среднерусской лесостепи М.: Наука, 1995. 152 с.

Всеволодова-Перель Т.С. Дождевые черви фауны России. Кадастр и определитель. М.: Наука, 1997. 101 с.

Гераськина А.П. Население дождевых червей (Lumbricidae) на зарастающих полях // Зоол. журн. 2009. Т. 88. № 8. С. 901-906.

Гераськина А.П. Дождевые черви (Oligochaeta, Lumbricidae) окрестностей пос. Домбай Тебердинского заповедника (Северо-Западный Кавказ, Карачаево-Черкессия) // Труды зоологического института РАН. 2016. № 4. С. 450-466.

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. Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975. 304 с.

Дорохова М.Ф., Исаченков Л.Б. Биологическая активность почв вырубок полосы широколиственно-хвойных лесов южного Подмосковья // Лесное почвоведение: итоги, проблемы, перспективы. Материалы межд. конф. 4-11 сент., 2007 г. Сыктывкар, 2007. С. 111-112.

Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Бакалына Л.В. Популяционная организация грабовых лесов Каневского заповедника // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. 1992. Т. 97. № 2. С. 81-89.

Кузнецова А.И., Лукина Н.В., Тихонова Е.В., Горнов А.В., Горнова М.В., Смирнов В.Э., Гераськина А.П., Шевченко Н.Е., Тебенькова Д.Н. Аккумуляция углерода в песчаных и суглинистых почвах равнинных хвойно-широколиственных лесов в ходе восстановительных сукцессий // Почвоведение. 2019. (принята в печать).

Лавров М.Т. Фауна почв Брянского лесного массива в связи с типами леса и пути ее регулирования // Автореф. ... дисс. докт. биол. наук. Киев, 1969. 60 с.

Лавров М.Т., Шелуха В.П. Развитие экологических исследований фауны беспозвоночных в Брянском лесном массиве // Изв. вузов. Лес. жур. 1997. № 1-2. С. 25-29.

Перель Т.С. Дождевые черви как показатель почвенных условий в лесонасаждениях // Автореф. ... дисс. канд. биол. наук. М.: МГПИ, 1959. 14 с.

Рапопорт И.Б. Биотопическое распределение дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) в Тебердинской заповедной территории с наиболее высокой степенью охраны (Архызский участок, Северо-Западный Кавказ) // Современные проблемы ООПТ и пути их решения: матер. межрег. науч.-практ. конф. Воронеж: изд-во Воронежского гос. университета, 2014. С. 214-218.

Рапопорт И.Б., Цепкова Н.Л. Структура населения и топические преферендумы дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) в почвах эталонных лесных формаций бассейнов рек Теберда и Большой Зеленчук (Тебердинский заповедник, Северо-Западный Кавказ) // Изв. Самарского научного центра РАН. 2015. Т. 17. № 6. С. 33-39.

Рапопорт И.Б., Зенкова И.В., Цепкова Н.Л. Население дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) бассейна реки Карасу (Центральный Кавказ) // Зоол. журн. 2017. Т. 96. № 2. С. 172-183.

Смирнова О.В., Попадюк Р.В., Чистякова А.А. Популяционные методы определения минимальной площади лесного ценоза // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 10. С. 1423-1434.

Смирнова О.В. Методологические подходы и методы оценки климаксового и сукцессионного состояния лесных экосистем (на примере Восточноевропейских лесов) // Лесоведение. 2004. № 3. С. 15-27.

Смирнова О.В., Бобровский М.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э. Биоразнообразие и сукцессионный статус старовозрастных темнохвойных лесов Европейской России // Усп. совр. биол. 2006. Т. 126. № 1. С. 27-49.

Шаишов М.П. Популяционно-демографические подходы к изучению внутритпочвенных дождевых червей в лесах Калужской области // Лесоведение. 2016. № 1. С. 55-64.

Шевченко Н.Е., Кузнецова А.И., Тебенькова Д.Н., Смирнов В.Э., Гераськина А.П., Горнов А.В., Тихонова Е.В., Лукина Н.В. Сукцессионная динамика растительности и запасы почвенного углерода в хвойно-широколиственных лесах северо-западного Кавказа // Лесоведение. 2019. (принята в печать).

Cesarz S., Fahrenholz N., Migge-Kleian S., Platner C., Schaefer M. Earthworm communities in relation to tree diversity in a deciduous forest // European Journal of Soil Biology. 2007. Vol. 43. P. 61-67.

Kooch Y., Hosseini S.M., Mohammadi J., Hojjati S.M. The Effects of Gap Disturbance on Soil Chemical and Biochemical Properties in a Mixed Beech-Hornbeam Forest of Iran // Ecologia Balkanica. 2010. Vol. 2. P. 39-56.

Pizl V. Succession of earthworm population in abandoned fields // Soil Biol. Biochem. 1992. Vol. 24. P. 1623-1628.

Sariyildiz T. Effects of tree canopy on litter decomposition rates of *Abies nordmanniana*, *Picea orientalis* and *Pinus sylvestris* // Scandinavian journal of forest research. 2008. Vol. 23. No. 4. P. 330-338.

Sariyildiz T., Küçük M. Litter mass loss rates in deciduous and coniferous trees in Artvin, northeast Turkey: Relationships with litter quality, microclimate, and soil characteristics // Turkish journal of Agriculture and Forestry. 2008. Vol. 32. No. 6. P. 547-559.

Sayad E., Hosseini S.M., Hosseini V., Salehe-Shooshtari M.H. Soil macrofauna in relation to soil and leaf litter properties in tree plantations // Journal of Forest Science. 2012. Vol. 58. No. 4. P. 170-180.

Schelfhout S., Mertens J., Verheyen K., Vesterdal L., Baeten L., Muys B., De Schrijver A. Tree species identity shapes earthworm communities // Forests. 2017. Vol. 8. No. 3. P.85-105.

Scheu S. Changes in microbial nutrient status during secondary succession and its modification by earthworms // Ecology. 1990. Vol. 84. P. 351-358.

Scheu S. Changes in the Lumbricid coenosis during secondary succession from a wheat field to a beechwood on limestone // Soil Biol. Biochem. 1992. Vol. 24. No. 12. P. 1641-1646.

REFERENCES

Cesarz S., Fahrenholz N., Migge-Kleian S., Platner C., Schaefer M. Earthworm communities in relation to tree diversity in a deciduous forest, *European Journal of Soil Biology*, 2007, Vol. 43, pp. 61-67.

Dorohova M.F., Isachenkov L.B. Biologicheskaya aktivnost' pochv vyrubok polosy shirokolistvenno-hvojnyh lesov yuzhnogo Podmoskov'ya (Biological activity of soil cuttings of a band of broad-leaved-coniferous forests in the southern Moscow region), *Lesnoe pochvovedenie: itogi, problemy, perspektivy* (Forest Soil Science: Results, Problems and Prospects), Proceedings of the international conference 6 September 4-11, 2007, Syktyvkar, 2007, pp. 111-112.

Evstigneev O.I., Korotkov V.N., Bakalya L.V. Populyacionnaya organizatsiya grabovyh lesov Kanevskogo zapovednika (Population organization of hornbeam forests of the Kanev Reserve), *Byul. Mosk. o-va ispytatelej prirody. Otd. biol.*, 1992, Vol. 97, No. 2, pp. 81-89.

Geras'kina A.P. Naselenie dozhdevykh chervej (Lumbricidae) na zarastayushchih polyah (Earthworm populations (lumbricidae) in soils of laylands), *Zool. zhurn*, 2009, Vol. 88, No 8, pp. 901-906.

Geras'kina A.P., Dozhdevye chervi (Oligochaeta, Lumbricidae) okrestnostej pos. Dombaj Teberdinskogo zapovednika (Severo-Zapadnyj Kavkaz, Karachaevo-Cherkessija) (Earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) near the township Dombay of Teberda Reserve (Northwest Caucasus, Karachay-Cherkessia), *Trudy zool. instituta RAN*, 2016, No 4, pp. 450-466.

Geras'kina A.P., Shevchenko N.E. Biotopicheskaya priurochennost' dozhdevykh chervej v malonarushennyh lesah Teberdinskogo biosfernogo zapovednika (Biotopic Association of Earthworms in Intact Forests of Teberda Nature Reserve), *Lesovedenie*, 2018, No 6, pp. 464-478.

Gilyarov M.S. *Metody pochvenno-zoologicheskikh issledovanij* (Methods of soil and zoological research), Moscow: Nauka, 1975, 304 p.

Kooch Y., Hosseini S.M., Mohammadi J., Hojjati S.M. The Effects of Gap Disturbance on Soil Chemical and Biochemical Properties in a Mixed Beech-Hornbeam Forest of Iran, *Ecologia Balkanica*, 2010, Vol. 2, pp. 39-56.

Kuznecova A.I., Lukina N.V., Tihonova E.V., Gornov A.V., Gornova M.V., Smirnov V.E., Geras'kina A.P., Shevchenko N.E., Teben'kova D.N. Akkumulyaciya ugleroda v peschanyh i suglinistyh pochvah ravninnyh hvojno-shirokolistvennyh lesov v hode vosstanovitel'nyh sukcesij (Accumulation of carbon in sandy and sugline soils of plain of coniferous-broadenflow forests in the course of restorative successions), *Pochvovedenie*, 2019. (prinyata v pechat').

Lavrov M.T. *Fauna pochv Bryanskogo lesnogo massiva v svyazi s tipami lesa i puti ee regulirovaniya*, *Avtoref. diss. dokt. biol. nauk* (Soil fauna of the Bryansk forest area in connection with forest types and ways of its regulation. Abstract doctor's boil. sci. thesis), Kiev, 1969, 60 p.

Lavrov M.T., Sheluho V.P. Razvitie ehkologicheskikh issledovanij fauny bespozvonochnyh v Bryanskom lesnom massive (The development of ecological studies of the invertebrate fauna in the Bryansk forest), *Izv. vuzov. Les. zhurn.*, 1997, No 1–2, pp. 25-29.

Perel' T.S. *Dozhdevye chervi kak pokazatel' pochvennyh uslovij v lesonasazhdeniyah*, *Avtoref. ... diss. kand. biol. nauk* (Earthworms as an indicator of soil conditions in forest stands. Abstract candidate's boil. sci. thesis), Moscow: MGPI, 1959, 14 p.

Pizl V. Succession of earthworm population in abandoned fields, *Soil Biol. Biochem*, 1992, Vol. 24, pp. 1623-1628.

Rapoport I.B., Biotopicheskoe raspredelenie dozhdevykh chervej (*Oligochaeta, Lumbricidae*) v Teberdinskoj zapovednoj territorii s naibolee vysokoj stepen'ju ohrany (Arhyzskij uchastok, Severo-Zapadnyj Kavkaz) (The biotopic distribution of earthworms (*Oligochaeta, Lumbricidae*) in Teberda conservation area of highest protection (Arkhyz section, northwestern Caucasus)), *Sovremennye problemy osobo okhranyaemykh prirodnykh territorii regional'nogoznacheniya i puti ikh resheniya* (Recent Challenges and Solutions in Regional Protected Areas), Voronezh, 18 December 2014, Voronezh: Izd-vo VGU, 2014, pp. 214-218.

Rapoport I.B., Cepkova N.L., Struktura naselenija i topicheskie preferendумы dozhdevykh chervej (*Oligochaeta, Lumbricidae*) v pochvah jetalonnyh lesnyh formacij bassejnov rek Teberda i Bol'shoj Zelenchuk (Teberdinskij zapovednik, Severo-Zapadnyj Kavkaz) (Population structure and topical preferendum of earthworms (*Oligochaeta, Lumbricidae*) in the soils of normal forest formations of the Teberda and Bolshoi Zelenchuk river basins (Teberda Nature Reserve, North-Western Caucasus)), *Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra Rossiiskoi Akademii nauk*, 2015, Vol. 17, No 6-1, pp. 33-39.

Rapoport I.B., Zenkova I.V., Tsepikova N.L., Earthworm (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) populations of the Karasu River basin (Central Caucasus), *Biology Bulletin*, 2017, Vol. 44, No. 8, pp. 941-951.

Sariyildiz T. Effects of tree canopy on litter decomposition rates of *Abies nordmanniana*, *Picea orientalis* and *Pinus sylvestris*, *Scandinavian journal of forest research*, 2008, Vol. 23, No. 4, pp. 330-338.

Sariyildiz T., Küçük M. Litter mass loss rates in deciduous and coniferous trees in Artvin, northeast Turkey: Relationships with litter quality, microclimate, and soil characteristics, *Turkish journal of Agriculture and Forestry*, 2008, Vol. 32, No. 6, pp. 547-559.

Sayad E., Hosseini S.M., Hosseini V., Salehe-Shooshtari M.H. Soil macrofauna in relation to soil and leaf litter properties in tree plantations, *Journal of Forest Science*, 2012, Vol. 58, No. 4, pp. 170-180.

Shashkov M.P. Populyacionno-demograficheskie podhody k izucheniyu vnutripochvennykh dozhdevykh chervej v lesah Kaluzhskoj oblasti (Population demographic approaches to studies of earthworms in the forests of Kaluga Oblast), *Lesovedenie*, 2016, No 1. pp. 55-64.

Scheu S. Changes in microbial nutrient status during secondary succession and its modification by earthworms, *Ecology*, 1990, Vol. 84, pp. 351-358.

Scheu S. Changes in the Lumbricid coenosis during secondary succession from a wheat field to a beechwood on limestone, *Soil Biol. Biochem*, 1992, Vol. 24, No. 12, pp. 1641-1646.

Smirnova O.V., Popadyuk R.V., Chistyakova A.A. Populyacionnye metody opredeleniya minimal'noj ploshchadi lesnogo cenoza (Population methods for determining the minimum area of forest cenosis), *Bot. zhurn.*, 1988, Vol. 73, No 10, pp. 1423-1434.

Smirnova O.V. Metodologicheskie podhody i metody ocenki klimaksovogo i sukcesionnogo sostoyaniya lesnykh ehkosistem (na primere Vostochnoevropejskih lesov) (Methodological approaches and methods for assessing the climax and succession state of forest ecosystems (on the example of East European forests)), *Lesovedenie*, 2004, No 3, pp. 15-27.

Smirnova O.V., Bobrovskij M.V., Hanina L.G., Smirnov V.E. Bioraznoobrazie i sukcesionnyj status starovozrastnykh temnohvojnykh lesov Evropejskoj Rossii (Biodiversity and succession status of old-growing dark coniferous forests of European Russia), *Usp. sovr. biol.* 2006, Vol. 126, No 1. pp. 27-49.

Schelfhout S., Mertens J., Verheyen K., Vesterdal L., Baeten L., Muys B., De Schrijver A. Tree species identity shapes earthworm communities, *Forests*, 2017, Vol. 8, No. 3. pp. 85-105.

Shevchenko N.E., Kuznecova A.I., Teben'kova D.N., Smirnov V.E., Geras'kina A.P., Gornov A.V., Tihonova E.V., Lukina N.V. Sukcessionnaya dinamika rastitel'nosti i zapasy pochvennogo ugleroda v hvojno-shirokolistvennyh lesah severo-zapadnogo Kavkaza (The succession dynamics of vegetation and carbon stocks in coniferous-deciduous forests of the north-western Caucasus), *Lesovedeni*, 2019, (prinyata v pechat').

Vsevolodova-Perel' T.S., *Dozhdevye chervi fauny Rossii. Kadastr i opredelitel'* (Earthworms of Russia. Cadastr and key-book.). Moscow: Nauka, 1997, 101 p.

Vsevolodova-Perel' T.S., Gryuntal' S.Yu., Kudryasheva I.V., Nadtochij S.E., Golovach S.I., Matveeva A.A., Osipov V.V., Karpachevskij L.O., Rastvorova O.G. *Struktura i funkcionirovanie pochvennogo naseleniya dubrav Srednerusskoj lesostepi* (The structure and functioning of the soil population of the oak forests of the Central Russian forest-steppe). Moscow: Nauka, 1995, 152 p.

DYNAMICS OF THE COMPLEX OF EARTHWORMS DURING OF SUCCESSIONS AFTER-FELLING IN THE FORESTS OF THE NORTH-WESTERN CAUCASUS

A.P. Geraskina

Center for Forest Ecology and Productivity of the RAS

Profsoyuznaya st. 84/32 bldg. 14, Moscow, 117997, Russia

E-mail: angersgma@gmail.com

Received 11 November 2018

The paper presents the results of a study of the population of earthworms at three stages of after-felling succession of coniferous-deciduous forests in the North-West Caucasus (headwaters of the river Pshekha and headwaters of the river Belaya). Studies were conducted in three types of forest communities: the early stage - aspen-hornbeam-honeysuckle small herb forests, the intermediate stage - spruce-hornbeam small herb forests, the late stage - beech-fir dead cover forests. There are brown forest soils. It was shown that in the course of post-workout succession, significant transformations of the earthworm complex occur only at a late stage, where biomass worm increases significantly. Four morpho-ecological groups of Lumbricidae dwell only at a late stage in the old forest, despite the fact that at this stage the structure of ecological-cenotic groups of plants is simplified and oligodominant dead-cover communities with a predominance of boreal species are formed. Species of Lumbricidae with a crimean-caucasian type of habitat (*D. schmidtii*, *D. mariupolensis*) are dominated at all stages of forest succession. The demographic structure of the earthworm complex is stable in all types of forests

and represented by different ontogenetic conditions with a significant predominance of juvenile worms – 65-78%.

Key words: *North-Western Caucasus, succession, earthworms, Lumbricidae, forests, soil*

Рецензент: к.б.н. Рапопорт И.Б.