

DOI 10.31509/2658-607x-2020-3-4-1-90

УДК 574/577

БИОРАЗНООБРАЗИЕ И КЛИМАТОРЕГУЛИРУЮЩИЕ ФУНКЦИИ ЛЕСОВ: АКТУАЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

© 2020 г. Н.В. Лукина^{1*}, А.П. Гераськина¹, А.В. Горнов¹, Н.Е. Шевченко¹,
А.В. Куприн^{1,2}, Т.И. Чернов³, С.И. Чумаченко^{1,4}, В.Н. Шанин^{1,5,6}, А.И. Кузнецова¹,
Д.Н. Тебенькова¹, М.В. Горнова¹

¹ФГБУН Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов Российской академии наук Россия, 117997 Москва, ул. Профсоюзная, 84/32, стр. 14

²Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Россия, 690022 Владивосток, проспект 100-летия Владивостока, 159

³ФГБНУ ФИЦ Почвенный институт им. В.В. Докучаева Россия, 119017 Москва, Пыжёвский пер., 7, стр. 2

⁴МФ МГТУ им. Н.Э. Баумана

Россия, 141005 Московская обл. Мытищи, 1-я Институтская ул. 1

⁵Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН – обособленное подразделение Федерального исследовательского центра “Пушкинский научный центр биологических исследований РАН”

Россия, Московская обл., 142290 Пушкино, ул. Институтская, д. 2, корп. 2

⁶Институт математических проблем биологии РАН – филиал Института прикладной математики им. М.В. Келдыша РАН

Россия, Московская обл. 142290, Пушкино, ул. проф. Виткевича, д. 1

*E-mail: nvl07@yandex.ru

Поступила в редакцию: 30.11.2020

Принята к печати: 22.12.2020

Проблема оценки влияния биоразнообразия на климаторегулирующие функции лесов носит фундаментальный характер и имеет огромное прикладное значение для устойчивого управления лесами в условиях глобальных изменений климата. С одной стороны, изменения климата влияют на биоразнообразие, с другой стороны, именно биоразнообразие лежит в основе механизмов адаптации лесов и общества к этим изменениям, поскольку оно является провайдером всех экосистемных функций. Данная статья нацелена на то, чтобы обсудить научные вопросы о связях между биоразнообразием и климаторегулирующими функциями лесов, стоящие в настоящее время перед учеными, и обозначить перспективы исследований. Показано, что исследования влияния отдельных видов растений и животных – экосистемных инженеров на экосистемные, в том числе климаторегулирующие, функции лесов довольно многочисленны. Однако оценки комбинированного влияния разнообразия биоты разных трофических уровней и групп на полноту реализации климаторегулирующих функций лесов разных типов / разных стадий сукцессий не проводятся. Подчеркивается важность учета при таких оценках как таксономического, в том числе генетического, так и функционального, и структурного разнообразия лесов. Рассматриваются различные концепции управления лесами с учетом сохранения и восстановления биоразнообразия. Важнейшим аспектом этой проблемы являются оценки и прогнозы взаимосвязей (синергия или компромиссы) между климаторегулирующими и другими экосистемными функциями лесов, характеризующихся разным уровнем биоразнообразия, при их естественном развитии и при комбинированном

влиянии на леса различных естественных и антропогенных факторов, включая изменения климата, пожары, режимы лесопользования. Перспективным подходом к оценке и прогнозу динамики взаимосвязей между различными экосистемными функциями лесов является интеграция математических моделей.

Ключевые слова: *лесные экосистемы, таксономическое биоразнообразие, функциональное биоразнообразие, структурное биоразнообразие, экосистемные функции, адаптация к изменениям климата*

ВВЕДЕНИЕ

Леса выполняют множество экосистемных функций и предоставляют людям множество экосистемных услуг. Провайдером экосистемных функций и услуг лесов является биоразнообразие (TEEB, 2010). По прогнозам на глобальном уровне за сто следующих лет может произойти вымирание почти половины всех видов, причинами которого служат изменения землепользования, антропогенное влияние на биогеохимические циклы, распространение инвазивных видов, несбалансированное управление и нещадная эксплуатация природных ресурсов (Louman et al., 2011; Rampino, Shen, 2019). Снижение биоразнообразия неизбежно приведет к нарушениям функционирования экосистем.

Последние 25 лет развивается новое научное направление, нацеленное на исследование связей между биоразнообразием и функционированием экосистем (biodiversity–ecosystem functioning, BEF) (Eisenhauer et al., 2019, Van der Plas, 2019). Ранее значительная часть исследований была направлена на оценку влияния абиотических факторов (геология, климат) на экосистемы, хотя важность видового разнообразия для функционирования экосистем была показана Ч. Дарвиным и А.Р. Уоллесом более 150 лет назад (по Eisenhauer et al., 2019). Мета-анализ результатов непродолжительных экспериментов на небольших, искусственно созданных площадках (до 100 квадратных метров) демонстрирует наличие устойчивых взаимосвязей между меняющимся в экспериментах биоразнобра-

тием и функционированием экосистем (Cardinale et al., 2011; O'Connor et al., 2017). В последнее время появились такие исследования и в естественных экосистемах. Анализ результатов 259 тематических исследований по более чем семистам случаям взаимосвязей между биоразнообразием и функционированием экосистем демонстрирует, что биоразнообразие способствует продуцированию биомассы и стабилизации этого процесса во времени, а также успешному опылению (Van der Plas, 2019). Количество случаев положительного влияния биоразнообразия на скорость разложения органического вещества и мультифункциональность экосистем превосходило случаи с отрицательным влиянием, но и нейтральные взаимосвязи были довольно обычными. При этом не были получены доказательства связей между биоразнообразием и накоплением почвенного углерода. Подчеркивается, что оценки связей между биоразнообразием и функциями экосистем фокусируются на таксономическом разнообразии, хотя функциональное разнообразие является более информативным предиктором. Остается неясным, как связи между биоразнообразием и функциями изменяются на разных пространственных уровнях, хотя предполагается, что больше положительных связей следует ожидать на более высоких пространственных уровнях (Van der Plas, 2019). Анализ также показал, что взаимосвязи между биоразнообразием и функционированием экосистем являются контекстно-зависимыми, то есть меняются в зависимости от природно-климатических

условий, режимов управления и нарушений (Eisenhauer et al., 2019).

Одним из современных ведущих глобальных вызовов являются изменения климата, и особое значение сегодня имеют вопросы смягчения последствий изменений климата и адаптации к ним (IPCC, 2019). Наблюдаемые во всем мире потери биоразнообразия, связанные с деградацией лесов, могут негативно отражаться на их функционировании и устойчивости в условиях меняющегося климата. Проблема оценки влияния биоразнообразия на климаторегулирующие функции лесов разных типов носит фундаментальный характер и имеет огромное прикладное значение для устойчивого управления лесами в условиях глобальных изменений. С одной стороны, изменения климата влияют на биоразнообразие, с другой стороны, именно биоразнообразие лежит в основе механизмов адаптации лесов и общества к изменениям климата. Однако во многих лесных странах, включая Россию, наблюдается устойчивая тенденция к интенсификации использования лесов, вызывающей снижение биоразнообразия (Карпачевский и др., 2015). Этот тренд, который в развитых странах связан с развитием биоэкономики, обусловлен возрастающими потребностями в лесных продуктах и услугах растущим населением Земли и потреблением на душу населения (Pülzl et al., 2014).

Оценке климаторегулирующих функций лесов, к которым относятся продуцирование биомассы, регулирование циклов углерода и азота, включая разложение и минерализацию органического вещества, формирование естественного плодородия почв, водного и температурного режима, посвящено множество не только зарубежных, но и российских работ конца прошлого века и современных исследований, проведенных в рамках специальных научных программ и проектов (Казимиров

и др., 1977; Казимиров, Морозова, 1973; Манаков, Никонов, 1981; Никонов, Лукина, 1994; Замолотчиков и др., 2005; Кудеяров и др., 2007; Бобкова, Осипов, 2012; Осипов, 2013, 2015; Осипов, Бобкова, 2016; Бахмет, 2018; Lukina et al., 2019, 2020; и др.). Также известны оценки влияния лесов России разных типов на испарение и водный сток (Карпечко, 2004; Онучин, 2003; Карпечко и др., 2020; Кондратьев и др., 2020 и др.), проводятся оценки потоков парниковых газов на уровне лесных биогеоценозов и региональном уровне (Mamkin et al., 2019; Urban et al., 2019; и др.). Однако в этих работах не оценивалось влияние биоразнообразия на климаторегулирующие процессы и функции лесов на разных пространственных уровнях и в разных временных шкалах.

Существуют значительные пробелы в знаниях в отношении комбинированного влияния компонентов биоразнообразия разных трофических уровней и групп на экосистемные процессы и функции (Gamfeldt et al., 2013; Mori et al., 2016; Van der Plas et al., 2016; Pugnaire et al., 2019).

Научные работы, посвященные оценке влияния биоразнообразия лесов разных типов на их климаторегулирующие функции с учетом комбинированного влияния разнообразия биоты разных трофических уровней, а не только видового разнообразия древесных растений, единичны. Между тем, именно такие исследования важны для устойчивого экосистемного управления лесами в условиях меняющегося климата. Так, исследования в субтропических лесах показали, что функциональное разнообразие растений и разнообразие гетеротрофов, ускоряющих разложение и циклы элементов питания, оказывали более существенное влияние на отдельные экосистемные функции и мультифункциональность, чем только видовое

разнообразии древесных растений (Schuldt et al., 2018).

Таким образом, оценка связей между биоразнообразием и климаторегулирующими функциями экосистем является важнейшей фундаментальной проблемой. Леса, как и другие экосистемы, мультифункциональны, то есть одновременно выполняют множество экосистемных функций, которые формируют экосистемные услуги (Bradford et al, 2014; Byrnes et al, 2014; Manning et al., 2018; Van der Plas et al., 2018). Все экосистемные функции одинаково важны и равны, однако приоритетность экосистемных услуг определяется человеком, и при этом часто не учитываются взаимосвязи между ними, которые могут быть как положительными (синергия), так и отрицательными (конфликты/компромиссы) (Liang et al., 2016; Mori et al., 2017; Manning et al, 2018).

Особая роль в сохранении мирового биоразнообразия лесов и в выполнении ими экосистемных функций принадлежит России, на долю которой приходится более 20% всех мировых лесных ресурсов, в том числе более половины бореальных лесов планеты. Земли лесного фонда составляют более 2/3 общей площади земель нашей страны, а лесистость ее территории (45.4%) является одной из самых высоких в мире.

Типологии лесов России базируются на классификации растительности (или на основе доминантов, или индикаторных видов), и условий окружающей среды (типов условий местопроизрастаний) (Алексеев, 1925; Braun-Blanquet, Ravillard, 1925 цит. по: Миркин, Наумова, 2009; Cajander, 1926; Сукачев, 1972; Погребняк, 1955; Миркин, Наумова, 2009). Значительным шагом вперед стала унифицированная классификация лесов, которая базируется на доминантном подходе, дополненном эколого-ценотическим и флористическим анализом (Заугольнова, Морозова, 2006; Заугольнова, 2008). Л.Б. Заугольновой и

В.Б. Мартыненко создан электронный определитель типов леса Европейской России (<http://cepl.rssi.ru/bio/forest/index.htm>). Определитель позволяет охарактеризовать типологическое разнообразие лесов на основе традиций отечественной лесной фитоценологии и зарубежных подходов к классификации растительности.

Однако для оценки связей между биоразнообразием и функционированием лесов требуется учитывать разнообразие биоты и других трофических уровней и групп. Важнейшей научной проблемой, имеющей в настоящее время огромное прикладное значение, является оценка влияния биоразнообразия на климаторегулирующие экосистемные функции лесов. Для разработки мероприятий по адаптации лесов к изменениям климата необходимы знания о комбинированном влиянии разнообразия биоты разных трофических уровней и групп на полноту реализации климаторегулирующих функций лесов и их адаптационный потенциал.

Исследования зависимости климаторегулирующих функций лесов, представляющих разные стадии сукцессий, от уровня их биоразнообразия позволят ответить на вопрос: действительно ли для адаптации лесов к изменениям климата важны только экосистемные инженеры, в первую очередь, доминирующие древесные растения, или необходимо поддержание биоразнообразия лесных экосистем в целом. Старовозрастные малонарушенные леса России являются рефугиумами биоразнообразия и хранителями почвенного углерода (Восточноевропейские леса..., 2004; European Russian Forests..., 2017; Smirnova et al., 2018). Значение этих лесов России в регулировании климата сложно переоценить, однако оценки комбинированного влияния компонентов биоразнообразия разных трофических уровней и групп на климаторегулирующие

функции старовозрастных малонарушенных лесов до сих пор отсутствуют.

К мероприятиям по адаптации к изменениям климата относят создание древостоев из разных видов, что является обоснованным, но явно недостаточным. При этом, согласно нашим представлениям, наиболее полно климаторегулирующие функции реализуются в старовозрастных малонарушенных лесах, в которых сохранились естественные связи между разнообразными компонентами биоты и которые могут служить эталонами для сравнений с лесами на разных стадиях сукцессий.

Реализация климаторегулирующих функций лесного биогеоценотического покрова на региональном уровне зависит от экосистемного разнообразия и участия разных типов лесов. Реализация климаторегулирующих функций на экосистемном уровне обусловлена внутри-экосистемным биоразнообразием, включая таксономическое и функциональное разнообразие растений, животных и микроорганизмов, а также структурное биоразнообразие (микромозаичность) лесов, характеризующее разнообразие местообитаний для биоты разных трофических уровней.

Для устойчивого управления лесами в условиях меняющегося климата необходимы оценки взаимосвязей (синергия или компромиссы) между климаторегулирующими и другими экосистемными функциями лесов, отличающихся разным уровнем биоразнообразия, при их естественном развитии и при комбинированном влиянии на леса различных естественных и антропогенных факторов, включая изменения климата, пожары, режимы лесопользования.

Данная статья нацелена на то, чтобы поставить ряд вопросов, связанных с оценкой комбинированного влияния таксономического и функционального

разнообразия биоты разных трофических уровней и групп, а также структурного разнообразия лесных экосистем на их климаторегулирующие функции.

ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ ПАРАДИГМЫ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО РАЗНООБРАЗИЯ И НАПРАВЛЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЕ - ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ЭКОСИСТЕМ

Необходимость решения проблемы влияния биоразнообразия на функционирование экосистем привела к появлению новой междисциплинарной исследовательской области – функциональное биоразнообразие. Парадигма функционального биоразнообразия подчеркивает активную роль биоты и её разнообразия в создании условий окружающей среды в экосистемах. Функциональное биоразнообразие представляет собой многообразие разных групп биоты со специфической ролью в сообществе. Характерные функциональные черты каждого вида определяют биологические механизмы их совместного влияния (влияния смешанного состава видов) на отдельные функции и на функционирование экосистем в целом (Cadotte et al., 2011; Scherer-Lorenzen, 2013).

Термины «экосистемные процессы и свойства», «экосистемные функции» или «функционирование» и «экосистемные услуги» являются ключевыми в концепции функционального биоразнообразия (Naeem et al., 2002; Hooper et al., 2005; de Groot et al., 2010).

Экосистемные процессы – это физические, химические и биологические события или действия, которые связывают организмы и их среду (Greenfacts <https://www.greenfacts.org/glossary/def/ecosystem-processes.htm>), такие как продуцирование биомассы, разложение подстилки, циклы элементов питания;

Экосистемные функции – совокупность физических, биологических, химических и иных экосистемных процессов, которые поддерживают целостность и сохранение

экосистем (Ansink et al., 2008). Функции являются промежуточным звеном между процессами и услугами.

Экосистемные услуги – выгоды, которые люди получают от экосистем (МЕА, 2005), включая обеспечивающие услуги (волокна, древесина, пища и др.), регулирующие услуги (контроль эрозии, регулирование климата, опыление и др.), поддерживающие услуги (почвообразование, фотосинтез и др.), культурные услуги (духовные и религиозные, рекреационные, образовательные и др.).

Функционирование экосистем – события, процессы или свойства экосистем, на которые влияет биота.

Для изучения связей между биоразнообразием и экосистемными функциями и услугами важно понимание и оценки мультифункциональности экосистем. *Мультифункциональность* – способность экосистем одновременно выполнять множество функций и предоставлять множество услуг (Manning et al., 2018). Мультифункциональность рассматривается на двух уровнях: (1) мультифункциональность экосистемных функций, на оценку которых направлены фундаментальные исследования биологических, геохимических и физических процессов, происходящих в экосистемах; (2) мультифункциональность экосистемных услуг, которая определяется как совместное предоставление ряда экосистемных услуг в ответ на запрос общества.

Изменения биоразнообразия могут приводить к глубокой трансформации в функционировании экосистем. Для выявления влияния биоразнообразия на функции необходимо учитывать влияние факторов окружающей среды и конкретных видов. Наиболее выраженным влиянием на функционирование экосистем обладают так называемые экосистемные инженеры – организмы, которые создают, модифицируют и поддерживают местообитания,

вызывая изменения состояния биотических и абиотических компонентов, прямо или косвенно модулирующих доступность ресурсов для других видов (Jones et al., 1994, 1997). История представлений о мощных средообразователях – растениях восходит к работам Браун-Бланке (Braun-Blanquet, Pavillard, 1925 цит. по: Миркин, Наумова, 2009), который предложил понятие «aedificator» (франц. «строитель») применительно к фитоценозам. Оно было использовано в работах по фитоценологии и биогеоценологии В.Н. Сукачевым, согласно представлениям которого, эдификатор – вид растений, чье присутствие в биогеоценозе заметно меняет экологические режимы: освещенность, влажность, температуру, химический состав почвы, воды и воздуха и определяет наборы подчиненных видов (Сукачев, 1928, 1935, 1964). Понятия «ключевой вид» и «экосистемный инженер» появились позже. Хотя объем этих понятий частично перекрывается, они далеко не тождественны. К ключевым видам («keystone species») относят виды, в основном высокого трофического статуса, которые оказывают непропорциональное, по сравнению с их обилием, влияние на окружающую среду (Paine, 1969). Экосистемные инженеры («ecosystem engineer») – организмы, которые прямо или косвенно регулируют доступность ресурсов (кроме самих себя) для других видов, вызывая изменения физического состояния биотических или абиотических компонентов (Jones et al., 1994).

Некоторые виды или функциональные группы вносят более значительный вклад в отношения между биоразнообразием и функциями, чем другие, за счет особых функциональных черт, позволяющих этим видам или группам более эффективно использовать ресурсы и влиять на процессы и функции (Eisenhauer et al., 2019). Это

явление называют влиянием «идентичности вида» (species identity)¹.

ВЛИЯНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ НА ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ЛЕСОВ

Вопрос, как изменения биоразнообразия влияют на множество экосистемных процессов и функций одновременно, до сих пор остается без определенного ответа. Среди существующих исследований, направленных на оценку влияния биоразнообразия на функционирование лесов, можно выделить: сравнение монокультур и плантаций из нескольких видов на постоянных пробных площадях; проведение лесоводственных экспериментов; исследование естественных градиентов биоразнообразия лесов; анализ результатов инвентаризации лесов. Исследования продуктивности лесов, циклов элементов питания показывают своеобразные взаимосвязи между продуктивностью и разнообразием с различиями между монокультурами и смешанными насаждениями в зависимости от состава видов и условий окружающей среды (Integrating..., 2016). Необходимы более глубокие исследования биологических механизмов воздействия сосуществующих видов на функционирование естественных экосистем. Это будет иметь также и практическое значение для создания смешанных (многовидовых) лесных насаждений, которые смогут обеспечить выполнение множества функций.

К механизмам влияния повышения биоразнообразия на функционирование экосистем относят следующие (см. например, Eisenhauer et al., 2019): (i) увеличение пространства биотопа, количества различных экологических ниш, (ii) повышение эффективности

использования ресурсов, (iii) усиление взаимосвязей между представителями биоты разных трофических уровней, (iv) усиление эффектов комплементарности, которая проявляется в том, что более разнообразное сообщество, состоящее из специализированных видов, отличающихся по структуре и функциям, способно использовать доступные ресурсы лучше, чем отдельно взятый вид, что ведет к более высокой продуктивности и низкому уровню неиспользованной части ресурсов; (v) усиление эффектов благоприятствования, т.е. положительного влияния одного вида на эффективность другого (например, так называемые растения-няньки, или влияние через дополнительное обеспечение элементами питания благодаря симбиозу и др.), что может также приводить к повышению эффективности использования ресурсов и продуктивности.

Богатство видов является одним из основных детерминантов экологических процессов в экосистемах. Однако экспериментальные исследования по градиентам разнообразия древесных растений в естественных условиях немногочисленны. Результаты исследования в буковых лесах Центральной Европы показали, что увеличение числа древесных видов от 1 до 5 производит разные эффекты на разные экосистемные процессы. Разнообразие древесных видов отрицательно связано с наземной биомассой сообществ (Jacob et al., 2010), тогда как с разнообразием травяного яруса (Muller, 2003) и разнообразием жуков (Sobek et al., 2009), напротив, связь положительная. Полагают, что идентичность видов древесных растений с особыми функциональными чертами и их обилие являются основными детерминантами данных процессов, связанных с

¹В английском языке «идентичность» означает индивидуальность, аутентичность, тогда как в русском языке понятие «идентичность» чаще используется, чтобы подчеркнуть тождественность.

«разбавлением» влияния бука при увеличении числа древесных видов. Кроме того, ковариация некоторых свойств почв с разнообразием деревьев препятствует четкому распознаванию прямого влияния разнообразия видов на процессы, не опосредованному условиями среды. Результаты существующих исследований позволяют заключить, что разнообразие древесных видов объясняет часть вариации некоторых экосистемных функций и процессов совместно с факторами окружающей среды и влиянием конкретных древесных видов (идентичности древесных видов) (Pretzsch et al., 2020; Steckel et al., 2020).

Современные исследования, основанные на данных национальных инвентаризаций лесов, свидетельствуют о положительных взаимоотношениях между видовым разнообразием деревьев и продуктивностью. Множество экосистемных функций и услуг, таких как производство древесной биомассы, аккумуляция почвенного углерода, видовое богатство нижних ярусов, наличие мертвой древесины связаны положительно между собой и с богатством древесных видов (Gamfeldt et al., 2013; Baeten et al., 2019). Существуют эксперименты, направленные на получение доказательств связи между разнообразием древесных видов и функционированием экосистем, дизайн которых предусматривает разделение эффекта биоразнообразия, условий окружающей среды и идентичности вида. Такие эксперименты с насаждениями проводятся в рамках европейской программы TreeDiv-Net (см. например, Verheyen et al., 2016). Результаты показывают, что разнообразие древесных растений может быть положительно связано с устойчивостью к вредителям, секвестрированием углерода и другими процессами и функциями.

Численность и разнообразие ассоциированной с деревьями флоры и фауны часто связаны положительно с разнообразием видов древесных растений (см. например, Poydebat et al., 2020). Экосистемные функции и услуги связаны не только с условиями окружающей среды, но и с функциональным разнообразием биоты разных трофических уровней. Влияние конкретных видов (идентичности видов) имеет также большое значение, но с позиции мультифункциональности, очевидно, что отдельный вид не способен выполнять множество функций одновременно, и могут существовать конфликты /компромиссы между отдельными услугами.

Биоразнообразие играет ключевую роль в устойчивости лесов, поэтому оно становится важнейшим элементом стратегий адаптации к глобальным изменениям климата и окружающей среды и может являться инструментом для достижения управленческих целей, таких как обеспечение разнообразными экосистемными услугами одновременно. Эта стратегия должна реализовываться на экосистемном уровне, начиная с создания разновозрастных смешанных древостоев и на ландшафтном уровне путем развития мультифункционального управления лесами разных типов. Мозаики лесов с древостоями, состоящими из различных видов, могут потенциально максимизировать обеспечение экосистемными услугами (Коротков, 2017). Современное лесоводство, предусматривающее создание плантаций с относительно короткой ротацией, должно учитывать взаимосвязи между биоразнообразием и функционированием, чтобы оптимизировать как экономические, так и экологические аспекты.

Таким образом, результаты исследований, направленных на познание роли биоразнообразия в функционировании

лесов, становятся очень востребованными. Необходимы оценки последствий потери видов для функционирования лесов в условиях глобальных изменений климата. Хотя некоторые результаты демонстрируют положительные взаимосвязи между разнообразием древесных видов и климато-регулирующими функциями, связанными с продуктивностью и почвенными параметрами (Schuldt et al., 2018), многие исследования, показывают более сильные эффекты отдельных видов (идентичности видов), чем разнообразия (Tobner et al., 2016; Khlifa et al., 2017, 2020).

Существуют значительные пробелы в знаниях в отношении комбинированного влияния разнообразия биоты разных трофических уровней на функции лесов (Gamfeldt et al., 2013; Mori et al., 2016; Van der Plas et al., 2016; Pugnaire et al., 2019). При этом встает вопрос о вкладе в варьирование климаторегулирующих функций лесов отдельных видов и биоразнообразия в целом. Исследования в субтропических лесах показали, что функциональное разнообразие растений и гетеротрофов, ускоряющих разложение и циклы элементов питания, оказывали более существенное влияние на экосистемные функции, чем только видовое разнообразие древесных растений (Schuldt et al., 2018). Необходимо развитие таких исследований и в бореальных лесах и лесах умеренного климата.

Результаты некоторых исследований позволяют рассмотреть в общих чертах влияние растений, животных, грибов и микроорганизмов на экосистемные процессы и функции лесов, связанные с регулированием климата.

Влияние растений на экосистемные процессы и функции лесов

Продолжает накапливаться огромный материал о средообразующих воздействиях древесных растений разных видов (Коротков, 1991; Kuuluvainen, 1994;

Yamamoto, 2012; McCarthy, 2001; Schliemann, Bockheim, 2011; European Russian Forests..., 2017).

Влияние древесных растений как экосистемных инженеров проявляется на внутриэкосистемном и экосистемном уровнях. В наименее нарушенных лесах они создают мозаику светового, температурного, водного и почвенных режимов автоморфных экосистем водораздельных территорий (McCarthy, 2001; Восточно-европейские леса..., 2004). Эта мозаика является следствием следующих процессов: 1. образования прорывов в пологе леса («окон» в русской и «gaps» в английской терминологии) вследствие старения и естественной смерти одного или нескольких рядом растущих деревьев; 2. образования ветровально-почвенных комплексов (ВПК в русской литературе), возникающих в том случае, когда смерть дерева сопровождается пертурбацией почвенного профиля и создается специфический «вывальный» микрорельеф, включающий бугры, западины, валеж разных стадий разложения (Скворцова и др., 1983; Ulanova, 2000; The afterlife of a tree, 2005; Бобровский, 2010). Гетерогенность среды, созданная в результате потоков поколений в популяциях видов деревьев, обуславливает присутствие в экосистемах наименее нарушенных лесов максимально возможного набора различных видов растений, животных, грибов и представителей других царств (Восточноевропейские..., 2004) которые встраиваются в мозаику, создаваемую экосистемными инженерами. В совокупности в умеренных лесах элементы ВПК могут занимать до 25% площади биогеоценоза (Карпачевский и др., 1978; Ulanova, 2000).

Древесные растения с их специфическими функциональными особенностями /чертами определяют экосистемные показатели, такие как продукция биомассы, циклы элементов питания, присутствие и

обилие других видов и др. Показано, что через 30 лет после создания одновидовых насаждений покрытосеменных и голо-семенных видов древесных растений, различия в концентрации кальция в опаде приводит к глубочайшим изменениям химии и плодородия почв (Reich et al., 2005). Обилие дождевых червей и их разнообразие значительно выше в лесах, почвы которых богаче кальцием. Следовательно, существует прямая связь между растительностью, почвенными организмами и почвенным плодородием. Изменения видового состава доминирующих древесных растений в лесах, обусловленные управленческими решениями или изменениями климата, оказывают воздействие на определенные экосистемные функции и услуги. Проводились исследования влияния древесных растений на отдельные климаторегулирующие функции типов леса, включая циклы углерода и азота, плодородие почв (Vesterdal et al., 2013; Framstad, 2013; Cornelissen et al., 2007a; Laganier et al., 2013; Mueller et al., 2015; Орлова и др., 2016; Yatso et al., 2016; и др.). Феномен аккумуляции биогенных элементов в почвах под лесом обсуждался еще в работах Н.П. Ремезова (Ремезов, 1953; 1956), который показал, что процессам элювиирования в лесах противостоят процессы аккумуляции элементов питания в верхних горизонтах почв. В многочисленных работах последних десятилетий показано, что растения влияют на биогеохимические циклы, плодородие и кислотность почв (Binkley, Giardina, 1988; Hobbie, 1992; Van Breemen, Finzi, 1998; Augusto et al., 2002; Лукина и др., 2010; Hansson, 2011; Orlova et al., 2013).

К механизмам влияния растений на почву, которые анализируются в этих работах, относятся химическое выветривание горных пород, перераспределение осадков, света, тепла и

элементов питания, поступление элементов питания с опадом, со стволовыми и кроновыми водами, влияние на разложение и минерализацию органического вещества, поглощение элементов питания, формирование ветровально-почвенных комплексов (ВПК).

Ряд результатов получен в так называемых «common garden» экспериментах, т.е. на плантациях, формируемых древесными растениями разных видов, достигших возраста 50–60 лет. Проведено ранжирование видов древесных растений в порядке снижения способности к подкислению: (*Picea abies*; *Picea sitchensis*; *Pinus sylvestris*) > (*Abies alba*; *Pseudotsuga menziesii*) > (*Betula pendula*; *Fagus sylvatica*; *Quercus petraea*; *Quercus robur*) > (*Acer platanoides*; *Carpinus betulus*; *Fraxinus excelsior*; *Tilia cordata*) (Augusto et al., 2002). На основе результатов этих экспериментов и других исследований сформировались представления о том, что ель *Picea abies* подкисляет почвы. Однако следует учитывать, что многие плантации сформированы на бывших сельскохозяйственных землях, а влияние деревьев на свойства почв, в том числе на кислотность, может меняться с возрастом, и эти изменения могут быть нелинейными, что показано в наших работах (Орлова и др., 2016).

Существенное влияние на экосистемные функции лесов оказывают и виды растений нижних ярусов, состав которых меняется в ходе сукцессий (Maes et al., 2020). Увеличение доли трав в составе сообществ таежных лесов приводит к повышению уровня аккумуляции почвенного углерода (Lukina et al., 2020). На основе определенных функциональных черт (химический состав опада, интенсивность поглощения воды и транспирации и т.д.) идентифицируют функциональные типы или группы растений (Cornelissen et al., 2007b; Hedwall, Brunet, 2016; Vicente-Silva et al., 2016; Zhang et al., 2017; Anderegg et al., 2018).

В некоторых исследованиях под функциональными группами растений понимают их жизненные формы (Salemaa et al., 2008). В отечественной геоботанике популярна концепция эколого-ценотических групп (ЭЦГ), которые, как полагают авторы, могут в определенном смысле соответствовать функциональным группам растений, поскольку формируются по принципу сходства экологических и ценотических условий, в которых они произрастают (Смирнова и др., 2004; Смирнов, 2007; Ханина и др., 2015).

Важнейшей функциональной чертой растений является качество продуцируемого ими опада (Cornelissen et al., 2007). Качество опада включает в себя два аспекта – вторичные метаболиты и элементы питания, и является одним из важнейших факторов, определяющих скорость разложения опада и подстилки (Aerts, 1997; Berg, 2000; Zhang et al., 2008 и др.). Качество опада относится к диагностическим критериям плодородия почв, характеризующим взаимосвязь между растительностью и почвой (Орлова и др., 2011; Freschet et al., 2013, 2020; Орлова, 2013; Lukina et al., 2019), и существенно зависит от видов растений и индивидуальных генотипов (Hättenschwiler et al., 2005; Lang et al., 2009; Makkonen et al., 2012; Sundqvist et al., 2012). Из этого следует, что уровень поступления элементов питания и вторичных метаболитов с опадом зависит от видового и, соответственно, химического состава представителей растительных сообществ и вклада различных видов растений в состав растительного сообщества. Вторичные метаболиты, в том числе фенольные соединения, выполняют защитную функцию в растениях (Dixon, Paiva, 1995) и вносят значительный вклад во взаимодействие растений с окружающей средой (Cheynier et al., 2013). Отдельно следует выделить существенную роль

лигнина – трёхмерного полимера фенольной природы (Ковалева, Ковалев, 2015; Ковалев, Ковалева, 2016). Будучи устойчивым к разложению компонентом, лигнин влияет на скорость разложения опада и, следовательно, затрагивает механизмы взаимодействия с почвенной биотой и преобразования питательных веществ. Известно, что скорость разложения опада зависит от исходных концентраций в нем азота и других элементов минерального питания, как способных к ретранслокации внутри растений (например, калий, магний), так и не способных к ней и накапливающихся в стареющих органах (кальций, марганец), а также от стехиометрических отношений C/N, лигнин/N, лигнин/целлюлоза и др. (Berg, 2000; Osono, Takeda, 2004; Lukina et al., 2017; Artemkina et al., 2018).

Влияние животных на экосистемные процессы и функции лесов

Роль животных в функционировании наземных экосистем, в том числе лесных, оценивалась в работах многих исследователей (Гиляров, 1951; Гиляров, Криволицкий, 1985; Исаев и др., 2015; Isaev et al., 2017; Стриганова, 1980, Edwards et al., 1995; Динесман, 1961; Ходашева, Елисеева, 1970; Формозов, 1976; Млекопитающие..., 1985; Абатуров, 1984; Растительная..., 1986; Торопова, 1994; Бобровский, 2010; Veen, Olf, 2011; Горнов, 2013; Шевченко, 2016; Kurek, 2019; Saikkonen et al., 2019; Evstigneev, Solonina, 2020; Nummi, Holopainen, 2020 и др.). Авторы изучали особенности воздействия видов животных, в том числе относящихся к экосистемным инженерам, на биоразнообразие и почвы. В исследованиях животных объединяли по разным признакам: сходная роль в трофической цепи (пастбищные и детритные); особенности поведения, например, индивидуальное, репродуктивное и

социальное, а также оценивали их значение в хозяйстве, например, пушные звери, промысловые копытные. Воздействие гетеротрофов и их функции в биогеоценозах многообразны, единая классификация функционального разнообразия животных пока не разработана. Поскольку животные оказывают существенное влияние на потоки вещества и энергии, их роль в управлении климаторегулирующими функциями лесов очень велика, но пока недостаточно изучена.

Выделяют несколько пространственных уровней воздействий животных: ландшафтный, биогеоценотический, внутрибиогеоценотический (Восточноевропейские ..., 1994, 2004).

Ландшафтный уровень

Птицы относятся к наиболее заметным позвоночным во многих местообитаниях, встречаются во всем мире, экологически разнообразны и более известны, чем другие группы позвоночных (Grafius et al., 2017). Птицы поедают насекомых-вредителей, опыляют растения, разносят семена (Whelan et al., 2015). Птицы обеспечивают связность как лесных, так и других ландшафтов, и вносят значительный вклад в потоки вещества и энергии. Городские ландшафты с высокой функциональной связностью и биоразнообразием растительности отличаются повышенной численностью и стабильностью популяций птиц (Rosenfeld, 2012). Разнообразие птиц в лесах повышает разнообразие биотических связей между разными компонентами сообществ. Однако функционирование птиц тесно связано со структурным разнообразием лесов и фрагментацией местообитаний (Галушин и др., 1998; Романов, Евстигнеев, 2016). Современное угасание орнитофауны, обусловленное снижением структурного разнообразия лесов, рассматривают как «отложенное вымирание» – extinction debt (Фридман и др., 2016).

Крупномасштабные изменения в современном лесном биогеоценотическом покрове производят *бобры* (*Castor fiber*). Средопреобразующие воздействия бобров проявляются на всех пространственных уровнях (Торопова, 1994; Смирнова, 1998; Wright et al., 2002; Восточноевропейские..., 2004; Завьялов и др., 2005; Алейников, 2010; Завьялов, 2013; Логофет и др., 2014, 2015). В современном лесном покрове долин малых рек и ручьев они создают хатки, норы, плотины, пруды, каналы, тропы и поляны, формируя комплексы экосистем, которые состоят из прудов, низинных болот, переувлажненных лесов, сырых и свежих лугов. Создание значительных по площади водных пространств, гидроморфных и полугидроморфных экосистем принципиально меняет гидрологический, температурный и почвенный режим долин малых рек и ручьев и определяет огромную роль «бобровых ландшафтов» в оптимизации и стабилизации локального климата и в формировании устойчивого гидрологического режима лесных территорий в целом. Это влияет на реализацию продукционного потенциала лесов и отражается на структуре и динамике растительности и животного населения. Так, благодаря деятельности бобров поддерживается основной путь развития растительности от водно-болотных и опушечных сообществ на месте действующих поселений к луговым и лесным на месте заброшенных (Евстигнеев, Беляков, 1997). Использование бобрами территории по переложной системе определяет формирование циклов развития растительности, которые поддерживают ценотическое и флористическое разнообразие растительного покрова долин малых рек. Механизм поддержания этого разнообразия осуществляется за счет пространственного распределения типов растительности по долине малой реки.

Сооружения бобров активно используются сухопутными, околоводными и водными животными (Nummi et al., 2011; Nummi, Holopainen, 2020). Например, бобровые пруды во время засухи служат водопоями для птиц и зверей. Кроме того, эти неглубокие водоемы обеспечивают благоприятные условия для нереста рыб и земноводных, здесь могут обитать чирки, крохали, кряквы (Балодис, 1990). Бобровые поляны – источник корма диких копытных, зайцев, мышевидных грызунов и др. Заброшенные хатки и норы бобров могут использоваться как постоянное жилье или временное убежище другие животные: выхухоль, норка, гадюка, веретеница, лесной хорек, болотная черепаха и др. (Дежкин и др., 1986).

Биогеоэценотический и внутробиогеоэценотический уровни

Согласно представлениям, сложившимся на основе исследований в естественных экосистемах, крупные плотоядные животные влияют на функционирование экосистем через создание трофических каскадов посредством регулирования плотности популяций жертвы. Однако в настоящее время лесные территории существенно преобразованы человеком, и механизмы влияния оставшихся или реинтродуцированных хищников на нижние трофические уровни пока слабо изучены (Kuiper et al., 2016). Полагают, что в антропогенно-преобразованных лесах потенциал действия таких трофических каскадов через регулирование плотности популяций ограничен непродуктивными территориями, на которых даже низкая численность хищников может повлиять на плотность жертвы, или небольшими участками ландшафтов, на которых хищники могут достигать функциональной плотности. Однако действие трофических каскадов через поведенческие реакции животных может быть более значительным

и более широко распространенным, поскольку даже низкая плотность хищников влияет на поведение копытных. Действие этого механизма продемонстрировано на примере влияния рыси на косулю в Швейцарских Альпах (Gehr et al., 2018), а также на примере влияния волка на косулю, красного оленя и кабана в Беловежском Национальном Парке (Kuiper et al., 2013). В последнем исследовании впервые показано влияние крупных плотоядных животных (волка) на лесовозобновление и, соответственно, на климаторегулирующие функции. Оказалось, что на участках с крупными древесными остатками (валеж), формирующими физические препятствия, интенсивность скусывания древесных саженцев высотой от 0.1 до 2 метров копытными животными ниже, поскольку здесь возникает больше рисков быть настигнутыми хищниками (волками).

Существенное влияние на экосистемные функции лесов, в том числе на климаторегулирующие функции, оказывают копытные: зубры, представители семейства оленьи (лось, европейский олень, северный олень, европейская косуля и др.), а также кабаны, барсуки, кроты.

Зубр (Bison bonasus) – на протяжении практически всего голоцена был эдификатором лесных экосистем (Калякин, Турубанова, 2004; Croomsigt et al., 2018; Vasile et al., 2018; Lord et al., 2020). Этот вид вместе с другими стадными копытными создавал в лесных ценозах полуоткрытые и открытые местообитания, формировал высокопродуктивные пастбища, удобряя почву, а также обеспечивал устойчивое существование светолюбивой флоры (Смирнова, 2004; Шевченко, 2016). В настоящее время популяции зубра малочисленны и находятся под опекой человека. Даже немногочисленные существующие популяции зубров приводят к значительному изменению структуры лесных сообществ. Зубры скусывают

травянистые и древесные растения, ломают небольшие деревья, создают тропы, каталки и стойла. Разнообразие микросайтов, отличающихся экотопическими условиями, обеспечивает совместное существование в сообществе видов, различающихся по экологическим потребностям и жизненным формам. Например, повреждение зубрами деревьев и кустарников нередко приводит к их гибели: в лесах появляются окна, где светового довольствия достаточно для существования некоторых луговых видов растений (Корочкина, 1969а; Казьмин, Смирнов, 1992; и др.) Высокая кормовая пластичность зубров, ориентированных на доминантов растительного покрова, не дает конкурентным травам занимать все жизненное пространство, высвобождая местообитания для других растений (Корочкина, 1969б; Толкач, 1980). Каталки зубров представляют собой зоогенные нарушения напочвенного покрова, которые поддерживают в составе сообществ популяции слабоконкурентных малолетних растений (Евстигнеев, Солонина, 2016). Количество экскрементов, выделяемых одним зубром за год, составляет около 5000 кг (Холодова, Белоусова, 1989). В связи с этим выпас зубров в лесных биогеоценозах ведет к значительному увеличению разнообразия жуков-навозников и, следовательно, возрастанию содержания азота и доступных соединений элементов минерального питания растений в почве (Немцев и др., 2003; Barber et al., 2019).

Представители семейства оленьи (*Cervidae*), к которым относятся лось (*Alces alces*), благородный олень (*Cervus elaphus*), северный олень (*Rangifer tarandus*), европейская косуля (*Apreatulus capreolus*) и др., также оказывают мощное средообразующее воздействие на лесные экосистемы, но не всегда такое мощное, как зубры. Выпас этих животных влияет на регулирование обилия и видового состава

подроста деревьев и кустарников, видовой состав и покрытие кустарничков, трав, мхов и лишайников, определяя направление сукцессий современных лесных сообществ (Корочкина, 1973; Верещагин, Русаков, 1979; Гусев, 1983; 1986; Абатуров, Смирнов, 1992 и др.). Например, при умеренном выпасе северных оленей в таежных лесах повышается разнообразие мхов, лишайников и сосудистых растений в напочвенном покрове, увеличивается разнообразие почвенных беспозвоночных, повышается температура поверхности почвы (Suominen, Olofsson, 2000; Saikkonen et al., 2019). В условиях перевыпаса оленей, напротив, уменьшается покрытие и видовое разнообразие сосудистых растений, мхов и лишайников, в первую очередь кустистых – наиболее предпочтительного корма для оленей зимой (Hansen et al., 2007). Перевыпас оленей может сокращать и разнообразие птиц в связи с разрушением их гнезд (Rooney, 2001). Значимое влияние выпас оленей оказывает на подрост древесных растений, что определяет современные границы леса и тундры в Фенноскандии (Vognonou et al., 2018). Наблюдаемые эффекты негативного влияния высокой плотности растительных млекопитающих подчеркивают важность хищников как регуляторов высшего трофического уровня для сохранения баланса в экосистемах.

Кабаны (*Sus scrofa*), отыскивая почвенных беспозвоночных и подземные органы растений, перерывают напочвенный покров (Саблина, 1955; Верещагин, Русаков, 1979; Siemann et al., 2009; Горнов, 2013). При этом формируются нарушения почвы на площадях разных размеров. Обнаженная и перемешанная кабанами почва характеризуется повышенной аэрацией, влажностью, температурой и значительной микробиологической актив-

ностью (Злотин, Ходашева, 1974; Гусев, 1986; Завьялова, 1997; Wirthner, 2011; Горнов, 2014). Порои кабанов изменяют твердость почвы, уменьшая ее плотность (Антонец, 1998). Особые экологические условия пороев определяют динамические процессы в сообществах (Евстигнеев и др., 1999; Горнов, 2011, 2013). Для сукцессионных преобразований напочвенного покрова важны следующие особенности поведения кабанов: 1) формирование пороев, которые характеризуются обнаженным субстратом, необходимым для семенного и вегетативного размножения растений; 2) использование территории по переложной системе, при которой порои остаются на некоторое время без нарушений (Евстигнеев и др., 1999). Последнее связано с уменьшением их кормности. Известно, что биомасса беспозвоночных на свежих пороях уменьшается в 2–4 раза (Гусев, 1986; Пахомов, 2003), а биомасса травяного покрова – в 2–5 раз (Смирнова, 1987). Население беспозвоночных обычно восстанавливается на 2–3 год (Гусев, 1986; Пахомов, 2003), а растительность – в течение одного-двух лет (Козло, Ставровская, 1974; Горнов, 2011). Это определяет циклическое развитие пятен растительности на пороях и их пространственное перераспределение в сообществах. На пороях кабанов обитают многочисленные пауки, кивсяки, карабиды, дождевые черви и др. беспозвоночные. Здесь их биомасса и разнообразие выше, чем на окружающих участках сообщества (Пахомов, 2003).

Увеличение плотности крупных фитофагов в лесных экосистемах оказывает влияние не только на пастбищные, но и детритные пищевые цепи. За счет увеличения количества детрита в почве (в результате разложения экскрементов и трупов животных) растет разнообразие и плотности копрофагов и детритофагов

(червей, членистоногих), что ведет к интенсификации гумусообразования и повышению почвенного плодородия, увеличения скорости поступления в почву элементов минерального питания и продуктивности растений на протяжении всего вегетационного сезона (Van Klink et al., 2020).

Барсуки (Meles meles) существенно изменяют структуру лесов. Во-первых, в результате роющей деятельности зверек создает два типа нарушений почвенного покрова. Один тип нарушений – это выбросы почвенного материала во время чистки старых нор и строительства новых. Площадь отдельных земляных холмиков (бутанов) составляет 2–23 м². При этом барсуки выносят на поверхность от 0.7 до 8.1 м³ грунта (Соловьев, 2007). На бутанах значительно изменяют доступность питательных веществ, поскольку выброшенный материал из глубоких горизонтов почвы богат К, Са, Mg, доступным Р и обеднен С и N (Kurek et al., 2014; Kurek, 2019). Другой тип нарушений возникает в результате трофической деятельности зверька. В поисках беспозвоночных и мелких позвоночных, а также сочных подземных частей растений, барсук нарушает напочвенный покров по всей территории семейного участка. Роющая деятельность зверьков создает мозаику напочвенного покрова на всем пространстве обитания семьи. Мозаика представлена разными микрогруппировками 1) с преобладанием вегетативно неподвижных однолетников и малолетников реактивной группы; 2) с доминированием вегетативно подвижных многолетников реактивной группы, а также со значительным участием фитоценологически толерантных растений; 3) с господством вегетативно подвижных многолетников конкурентной группы (Evstigneev, Solonina, 2020; Kurek, 2019). Эту последовательность микрогруппировок, которая сменяет друг друга во

времени, О.И. Евстигнеев и О.В. Солонина (2020) рассматривают как микро-сукцессию. Движущей силой развития группировок выступают конкурентные виды. Они постепенно вытесняют реактивные и толерантные растения и могут стать доминантами травяного покрова на долгое время. Однако использование барсуками территории по переложной системе периодически прерывает эти однонаправленные микро-сукцессии. Благодаря нарушениям, которые создают барсуки, и циклическим микросукцессиям, поддерживается много-видовой состав в травяном покрове. Механизм поддержания этого разнообразия осуществляется за счет пространственного перераспределения микрогруппировок с доминированием видов растений разных типов стратегии. В настоящее время из-за перепромысла и преследования браконьерами барсук стал чрезвычайно редким и исчезающим. Схожее воздействие в лесах появляется в результате жизнедеятельности лисицы (Kurek et al., 2014). Однако ее роющая деятельность менее интенсивна, по сравнению с барсуком (Формозов, 2010).

Кроты (Talpa europaea) – насекомоядные животные, улучшающие качество почвы. Прокладывая туннели и перемещая частицы почв, кроты улучшают их аэрацию и способствуют перемещению гумуса как в более глубокие почвенные горизонты, так к поверхности, способствуя повышению доступности элементов минерального питания растений. Эти подземные млекопитающие характеризуются низкой подвижностью и живут в довольно постоянной среде, которая характеризуется отсутствием света и небольшими колебаниями температуры и влажности (Lacey et al., 2000). Ожидается, что они будут в меньшей степени подвержены сезонным климатическим колебаниям, если эти колебания не приведут к сильной засухе или замерзанию, которые резко увеличат

твердость почв и снизят доступность кормовых ресурсов, представленных почвенной фауной (Feuda et al., 2015). В результате роющей деятельности кротов возникают значительные преобразования горизонтальной структуры лесов на внутрибиогеоценотическом уровне. Кроты прокладывают в почве ходы двух типов: поверхностные и глубинные. При построении глубинных ходов кроты выбрасывают наружу почвенную массу (Скляр, 1953). Их выбросы называют кротовинами и характеризуются относительно небольшими размерами. В результате роющей деятельности кротов изменяется микрорельеф, перемешивается материал внутри почвы, увеличивается площадь соприкосновения почвы с воздухом. Объем почвы, вовлеченной в выброс, равен примерно 10 м³ на 1 га (Абатуров, 1984; Пахомов и др., 1987). На кротовинах приживается молодое поколение многих видов растений, в том числе и деревьев (Тихомирова, 1967; Зенякин, Онипченко, 1997). На выбросах кротов со временем заселяются муравьи и другие беспозвоночные (Тихомирова, 1967). Ходы кротов привлекают позвоночных (земноводные, пресмыкающиеся, мелкие млекопитающие) и беспозвоночных (дождевые черви, жуличицы, моллюски, пауки и др.) животных. Норы служат животным для поиска пищи, укрытия от врагов, а в некоторых случаях и для размножения (Наконечный, 2013).

Птицы и млекопитающие – активная часть биоценозов, которая определяет видовой состав сообществ посредством перемещения диаспор: семян, плодов, вегетативных зачатков и т.п. (Левина, 1957; Удра, 1988; Ndiade-Bourobou et al., 2010; Holbrook, 2011; Evstigneev et al., 2017). Характер и дальность перемещения диаспор зоохорных видов растений определяются биологией и поведением

животных – агентов диссеминации. Выделяют три варианта зоохории: эндозоохория, синзоохория и эпизоохория (Левина, 1957). Эндозоохория – распространение диаспор, прошедших через пищеварительный тракт животных, а затем выброшенных с пометом. Синзоохория – распространение диаспор, связанное с перемещением их животными с целью запаса в кладовых или поедания в гнездах и на кузницах. Эпизоохория – распространение диаспор, прицепившихся или прилипших к телу животных. Например, зубр, медведь, лось, косуля, глухарь и рябинник распространяют диаспоры главным образом эндо- и эпизоохорным способами. Белка, мыши, полевка, сойка, кедровка, дятел, поползень и синицы перемещают диаспоры преимущественно синзоохорным способом. В обзорных работах О.И. Евстигнеева с соавторами (2013, 2017) показано, что для формирования фитоценозов большое значение имеют массовое и умеренное перемещения диаспор растений животными, а для расширения площади обитания популяций растений – единичный перенос диаспор на дальнее расстояние. Массовое и умеренное перемещения диаспор зоохорных видов растений осуществляется в пределах индивидуальных участков обитания животных, а единичное – по ходу дальних передвижений животных (кочевков и миграций). Таким образом, видовое разнообразие и высокая численность зверей и птиц способствуют формированию потоков диаспор как на межценотическом, так и на внутриценотическом уровнях. Сокращение видового разнообразия и численности животных ограничивает участие зоохорных видов растений в сукцессиях и ослабляет межценотические потоки диаспор.

Огромную роль в функционировании лесных экосистем играют *насекомые*. Учитывая, что насекомые и растения являются двумя крупнейшими таксонами

на Земле, представляется вероятным, что эти взаимодействия будут очень важными в формировании реакции многих экосистем на будущие изменения климата. Насекомые влияют на циклы элементов питания в экосистемах (Brussaard, 1998), ускоряя их за счет быстрой трансформации фитомассы до простых органических соединений и регулируя плодородие почв. Насекомые, влияя на физиологию, функционирование и динамику популяций растений, регулируют их влияние на экосистемные процессы (Brussaard, 1998). При низком уровне плотности популяций *насекомые-фитофаги* регулярно изымают 5–7% фитомассы листового аппарата деревьев, что позволяет поддерживать жизнеспособность растений. При возникновении вспышек массового размножения, повреждениях и гибели деревьев происходит обновление и изменение видового состава. При этом экскременты гусениц выступают как удобрения, способствующие усиленному росту травянистых растений и лесовозобновлению. Все эти процессы оказывают влияние на цикл углерода в лесах. Во многих случаях насекомые-фитофаги выступают в лесной экосистеме как компоненты, определяющие направление сукцессионных процессов, способствуя как ускорению, так и замедлению сукцессий лесных экосистем (Чернышев, 1996).

В сбалансированной лесной экосистеме *насекомые-ксилобионты* («saproxylic insects»), циклы развития которых связаны с древесиной разной степени разложения, осуществляют регуляцию плотности популяций древесных растений на основе принципа обратной связи, а также участвуют в цепях питания и общем круговороте (Рафес, 1968; Демаков, 2000). Состояние популяций ксилобионтов тесно связано с состоянием древостоев, являющихся их кормовой базой, средой обитания, поэтому некоторые виды могут быть индикаторами состояния лесных

экосистем (Lachat et al., 2012). В последние десятилетия более детально изучается биология и экология ключевых видов ксилобионтных насекомых разных функциональных групп с целью выяснения механизмов поддержания устойчивого состояния лесных экосистем, организуемых и поддерживаемых жизнью их популяций (Исаев, Гирс, 1975; Исаев и др., 1981; Рожков, 1981, Lee et al., 2018). Крупные виды ксилобионтов обеспечивают поддержание высокого биоразнообразия других групп беспозвоночных животных, совместно обитающих в древесине (Buse et al., 2008a,b). Однако остаются слабо изученными их межвидовые отношения в лесных экосистемах, изменение поведенческих реакций под воздействием биотических и абиотических факторов среды.

Насекомые-копрофаги, такие как жуков-навозник, обеспечивают экологические функции и услуги благодаря физическому управлению экосистемой (Nichols et al., 2008; Simmons, Ridsdill-Smith, 2011). В дополнение к потреблению фекалий животных, навозные жуки рассеивают их и закапывают в почву посредством рытья нор и, таким образом, управляют рядом экологических процессов, включая круговорот питательных веществ, аэрацию почвы, захоронение семян (Nichols et al., 2008; Simmons, Ridsdill-Smith, 2011). В этом отношении навозные жуки считаются «экосистемными инженерами» (Boze et al., 2012), поскольку их деятельность в почве физически изменяет окружающую среду таким образом, что они увеличивают доступность ресурсов для других организмов (Jones et al., 1994, 1997). Существуют примеры активности жуков-навозников, способствующих увеличению роста растений за счет мобилизации питательных веществ в почве (например, Bang et al., 2005; Nichols et al., 2008). Это происходит благодаря тому, что жуки увеличивают плодородие почвы за счет

повышения доступности азота (Yokooyama et al., 1991). Жуки-навозники улучшают гидрологические свойства почвы за счет увеличения инфильтрации воды и пористости почвы при одновременном уменьшении поверхностного стока воды (Brown et al., 2010), что позволит этим экосистемным инженерам облегчить водный стресс у растений, особенно при засухе, вызванной изменением режима выпадения осадков в будущем (Jonson et al., 2016).

Муравьи (Formicidae) создают особые надземно-подземные постройки – муравейники (Захаров, 1978). Обнаружено более 10 000 видов муравьев, (Bolton, 1994), но по мере использования методов ДНК, оценки видового разнообразия меняются (Schlick-Steiner et al., 2006). Муравьи также относятся к экосистемным инженерам, которые изменяют потоки энергии и вещества в наземных экосистемах (Finer et al., 2013). Подавляющее большинство видов муравьев строят гнезда в минеральной почве, и поэтому они оказывают существенное влияние на свойства почв (Hölldobler, Wilson, 1990). Строительство органических насыпей на поверхности почвы делает муравьев восприимчивыми к нарушениям (Jurgensen et al., 2008). Лесные пожары и использование тяжелой техники для лесозаготовок или подготовки почв для создания лесных культур приводят к разрушению насыпей и оказывают отрицательное воздействие на активность муравьев. Отсутствие или низкая частота лесных пожаров в Центральной и Северной Европе за последние столетия привело к возрастанию численности муравьев (Niklasson, Granstro, 2000). Древесные муравьи (группа *Formica rufa*) являются ключевыми видами в бореальных и горных лесах Европы и Азии (Hölldobler, 1960; Laine, Niemelä, 1980). Они переносят органическое вещество из лесной

подстилки в их гнезда и из гнезд обратно в лесную подстилку, от крон деревьев к гнездам (Punntila, Kipelainen, 2009). Созданию насыпей муравьями рода *Formica* уделено много внимания из-за их большого обилия в бореальных лесах. Древесные муравьи влияют на обилие и распространение многих лесных беспозвоночных и позвоночных в лесах, в лесных подстилках, почвах, на деревьях.

Заселенные муравейники отличаются разреженным травяным покровом, повышенной рыхлостью, аэрацией и температурой почвы, значительной микробиологической активностью (Дымина, 1985; Зрянин, 2003; Голиченков и др., 2011; Dauber, Wolters, 2000), что отражается на реализации климаторегулирующих функций лесов. В периоды увлажнения они хорошо дренируются, а в засушливое время сильно иссушаются (Куркин, 1976). Постройки муравьев способствуют приживанию молодого поколения многих видов растений, в том числе и слабоконкурентных (Евстигнеев, Рубашко, 1999; Дмитриенко, Людвиг, 2005). В связи с этим на муравейниках формируются особые микрогруппировки растительности, которые во флористическом отношении отличаются от окружающего травяного покрова. Например, в связи с деятельностью муравьев *Formica rufa* выделены следующие микросайты: 1) купол активного муравейника, 2) земляной вал активного муравейника, 3) купол заброшенного муравейника, 4) вал заброшенного муравейника (Рубашко и др., 2010). Появление этих микросайтов способствует увеличению емкости среды обитания, возрастанию флористического разнообразия территории.

Беспозвоночные - почвенные сапрофаги

Процессы обмена вещества и энергии в лесных экосистемах во многом зависят от активности комплекса беспозвоночных-сапрофагов, связанных с подстилкой и

почвой. Разнообразие и структура комплекса сапрофагов обеспечивает ряд важнейших экосистемных функций: определяет направление и динамику разложения подстилки, формирование почвенного плодородия (Стриганова, 1980; Yang, Chen, 2009; Ernst et al., 2009; Yatso, Lilleskov, 2016 и др.). Сапрофаги среди почвенных беспозвоночных составляют 80% и более от общей зоомассы (Стриганова, 2003).

Мощность потока мертвого органического вещества, поступающего в почву, достигает не менее 95% от общего количества органического вещества, ассимилированного продуцентами (Begon et al., 1986). Источником углерода для почвенных сапрофагов служит растительный опад (включая листовую, стволовую, корневую), корневые выделения растений, почвенные водоросли (Гончаров, 2014; Gleixner, 2013). В свою очередь, структурно-функциональная организация комплекса сапрофагов-деструкторов зависит от типа почвы, состава растительного сообщества и климатических особенностей.

Существенное влияние на циклы углерода и элементов минерального питания и формирование почвенного плодородия оказывают все группы почвенных сапрофагов. На примере группы дождевых червей, часто преобладающих среди почвенных сапрофагов по биомассе в широколиственных лесах, хорошо известно, что их активность способствует (1) закреплению почвенного углерода в форме гумусовых соединений (Козловская, Белоус, 1967; Six et al., 2004; Jastrow et al., 2007; Schmidt et al., 2011; Lubbers et al., 2017); (2) горизонтальной мозаичности распределения углерода в почве за счет горизонтальных миграций червей в пространстве, перемещения частиц почвы и формирования водостойких копролитов – смеси минерального субстрата и органического вещества, в которых содержание углерода повышается на 30–50% по

сравнению с минеральным горизонтом почвы (Курчева, 1971; Тиунов, 2007; Кутовая, 2012); (3) вертикальной мозаичности распределения углерода в почве благодаря переносу органического вещества из верхних почвенных горизонтов в нижние за счет глубоких вертикальных миграций; эту функцию выполняет группа норных червей (*anecic species*), что было показано и нами на примере старовозрастных горных хвойно-широколиственных лесов (Шевченко и др., 2019).

Однако до сих пор нет однозначной оценки влияния деятельности дождевых червей на динамику углерода в почвах. В ряде работ показано, что аккумуляция углерода снижается в результате деятельности дождевых червей (Alban, Berry, 1994; Burtelow et al., 1998; Bohlen et al., 2004), в то же время есть и другие результаты, свидетельствующие о том, что дождевые черви способствуют аккумуляции углерода в почвах (Pulleman et al., 2005; Novara et al., 2015). Вероятно, такие противоположные заключения связаны с тем, что в большинстве работ комплекс дождевых червей рассматривают целостно и не учитывают роль отдельных морфофункциональных типов и групп: дождевые черви, питающиеся на поверхности – первичные гумусообразователи (подстилочные, почвенно-подстилочные и норные) и собственно почвенные – черви, питающиеся в почве – вторичные гумусопотребители (Перель, 1979). В связи с этим возникает задача разграничения влияния разных групп дождевых червей на аккумуляцию углерода в почвах.

Согласно классификации Bouche (1972) первоначально выделено 7 экологических категорий дождевых червей, которые далее были объединены в три основные: *epigeic*, *endogeic*, *anecic worms*. Т.С. Перель (1979) выделила 4 морфо-экологические группы: подстилочная, почвенно-подстилочная, почвенная и норная. Представители

подстилочной группы (*epigeic*, по Bouche) – мелкие (длина тела до 5 см), пигментированные черви, обитают в подстилке и в гниющей древесине. Они обеспечивают первичную деструкцию опада, подвергнутого выщелачиванию или предварительному разрушению микроорганизмами полифенольных и других химически стойких соединений. В ходе измельчения растительного материала в сотни раз увеличивается удельная поверхность субстрата, при этом возрастает его доступность для микроорганизмов (Тиунов, Кузнецова, 2000; Тиунов 2003; 2007). При этом ускоряется ход сукцессионной смены сапрофагов из размерной группы мезофауны (коллембол, орибатид) при разложении органических субстратов (Чернова, 1977). В результате увеличивается скорость разложения опада, происходит ускорение процессов аммонификации, нитрификации и потребления аммония и нитратов корнями растений (Курчева, 1971; Стриганова, 1980; Бызов, 2005).

Почвенно-подстилочные виды – черви средних размеров (5–15 см), пигментированные, обитают в подстилке и в почве на небольших глубинах, они перерабатывает слаборазложившийся опад, активно перемешивают его с почвой.

Собственно почвенные виды (*endogeic*, по Bouche) виды – черви средних размеров (5–15 см), непигментированные, обитают внутри почвы, чаще всего до глубины 30–40 см. Они активно разрыхляют почву в ходе горизонтальных и вертикальных миграций, питаются растительными остатками, прошедшими через пищеварительный тракт подстилочных и почвенно-подстилочных видов, и смешанными с почвенными частицами.

Норные виды дождевых червей (*anecic*, по Bouche) – крупные черви (более 15 см), пигментирован только передний отдел тела, обитают в толще почв, в результате

вертикальных миграций они перемещивают почвенные слои и формируют ходы от 1 до 8 м., создавая порозную воздушно-водную структуру почв, определяющую ее плодородие. Норные дождевые черви относятся к группе «экосистемных инженеров» (Wright, Jones 2006; Тиунов, 2007; Zhang et al., 2016; Le Bayon et al., 2017). Они воздействуют как на физические, так и на химические свойства почвы. Созданные ими системы полостей и ходов существуют значительно дольше, чем создающие их организмы и оказывает длительное влияние на внутрпочвенные процессы. Эти черви питаются растительными остатками на поверхности почвы, поэтому биомасса норных червей во многом определяет скорость разложения подстилки в лесах.

Глобальный метаанализ показывает, что присутствие не только подстилочных и норных червей, но и собственно почвенных видов приводит к снижению содержания органического вещества в горизонте подстилки, при этом наиболее сильный эффект оказывают норные черви (Huang et al., 2020). Кроме того, даже в пределах одной группы дождевых червей могут быть большие вариации влияния на почвенные характеристики (Van Groenigen et al., 2019).

Оценка функционального разнообразия почвенных сапрофагов очень важна, поскольку от разнообразия функциональных групп зависит полнота реализации экосистемных функций лесных сообществ. Однако до сих пор даже внутри такой группы макросапрофагов, как дождевые черви, нет четкого обоснования выделения функциональных групп, хотя очевидно, что черви разных экологических категорий (Bouche, 1972) или морфо-экологических групп (Перель, 1979) по-разному влияют на свойства почвы (что показано выше). Начиная с 2000 года, термин «функциональная группа» стал синонимом обозначения основных

экологических категорий (групп) дождевых червей. При этом некоторые авторы считают такой подход принципиально не верным и приводят аргументы, что экологические группы дождевых червей не тождественны функциональным группам (Bottinelli, Capowiez, 2020). Среди основных аргументов: (1) классификация экологических групп основывается на морфологии и анатомии дождевых червей и отражает, прежде всего, как черви адаптировались к окружающей среде, но не то, как они влияют на нее; (2) число функциональных групп червей, вероятно, больше чем экологических, т.к. влияние на свойства почвы даже внутри одной экологической группы часто различаются (Van Groenigen et al., 2019).

Следовательно, вопрос о функциональной классификации крупных почвенных сапрофагов остается открытым, необходимо сочетание разных методов для выяснения влияния беспозвоночных на свойства почвы: прямые измерения влияния отдельных видов, для чего необходимо разработка стандартных протоколов исследований и формирование открытых баз данных (Bottinelli, Capowiez, 2020); молекулярно-генетические исследования, т.к. до сих пор для ряда даже широко распространенных сапрофагов с выраженным полиморфизмом не определен таксономический статус (Shekhovtsov et al., 2020), использование метода стабильных изотопов для исследования трофических отношений в почве, в том числе в полевых условиях, – данный метод открывает большие горизонты в экосистемной экологии (оценка трофических ниш, пищевых ресурсов, потока вещества), однако пока существуют методические ограничения по применению большего числа изотопных пар (помимо изотопов С и N), т.к. некоторые изотопы мало фракционируются, например изотопы серы, мало данных по изотопам водорода

(Тиунов, 2007; Potarov et al., 2014; Makarov et al., 2019 и др.). В настоящее время изучается изотопный состав азота и углерода аминокислот личинок двукрылых (Pollierer, 2020), эпигейных (подстилочных) и эндогейных (собственно почвенных) дождевых червей (Potarov et al., 2019), что позволяет дифференцировать их трофические ресурсы, в частности, для эпигейных дождевых червей показана большая роль растительного опада в питании, для эндогейных – органического вещества почвы и микроорганизмов (Potarov et al., 2019).

В широком смысле, в лесной экологии исследователи все чаще сходятся во мнении, что все уровни разнообразия почвенных беспозвоночных: таксономическое, филогенетическое, экологическое и функциональное служат основой мультифункциональности экосистем (Tresch et al., 2019), и при этом повышение функционального разнообразия почвенной биоты приводит к взаимодополнению и усилению экосистемных функций, т.е. эффекты синергии превосходят эффекты компромиссов (Bender et al., 2016).

Известно, что разнообразие в почвенном биоме вносит существенный вклад в обратную связь между функциями почвы и климатическими параметрами (Wall, 2012). Оценка роли биоразнообразия почвенной фауны в адаптации лесов к климатическим изменениям рассматривается в контексте «экологической инженерии почвы» (Bender et al., 2016) и необходимости поддержания и формирования «климатически оптимизированных почв – «climate-smart soils» (Paustian et al., 2016).

Исследования влияния почвенного биоразнообразия на эмиссии парниковых газов из почв и накопление углерода в почвах очень важны при оценках циклов углерода. Деятельность почвенной фауны может «включить» механизмы обратной связи, которые могут либо усилить, либо

ослабить воздействие изменений климата (Crowther et al., 2016; Lubbers et al., 2013). Предполагается также, что разнообразие почвенных макросапрофагов (дождевые черви, изоподы, моллюски, двупарноногие многоножки) может служить важным механизмом ограничения выбросов парниковых газов из почвы (Lubbers et al., 2020). Известно, что более высокое функциональное разнообразие почвенной макрофауны приводит к интенсификации разложения подстилки и закреплению углерода в почве в форме гумусовых соединений в результате трофической деятельности почвенных сапрофагов, а также биотурбации, осуществляемой, в первую очередь, дождевыми червями. В отсутствие макрофауны, в особенности дождевых червей, разложение опада осуществляется сапротрофной мезо- и микрофауной, однако это ведет к интенсификации эмиссии углекислого газа с поверхности почвы, и только деятельность дождевых червей снижает эти потери (Frouz et al., 2013).

Разнообразие почвенной макрофауны оказывает существенное влияние на биогеохимический круговорот питательных веществ (Coulis et al., 2015; Filser et al., 2016; Sauvadet et al., 2017) и продуктивность растений (Van Groenigen et al., 2014). Известно, что биоразнообразие почвенной макрофауны напрямую коррелирует с разнообразием растительности (Tresch et al., 2019), и оказывает влияние на разнообразие почвенных микроорганизмов: бактерий и грибов (Cao et al., 2018).

Через взаимосвязи макрофауны с микробным сообществом почвенные беспозвоночные оказывают значимое влияние на циклы азота. Известно, что 40% всего азота, ежегодно поглощаемого растениями, перерабатывается почвенными сапрофагами. Пищеварительные ферменты кишечника беспозвоночных активи-

зируют нитрофицирующие бактерии, следовательно, уменьшаются потери свободного азота, он закрепляется в форме соединений, аммонийный азот переходит в нитриты и нитраты (Битюцкий и др., 2007). Кроме того, только за счет ежегодной гибели дождевых червей в почвах пул азота возрастает на 24 г/м², что сопоставимо с ежегодной дозой минеральных азотных удобрений (100–200 кг N на 1 га). Например, биомасса дождевых червей, содержащая 65–75% белка, в почве быстро разлагается, но азот вымывается не так быстро, поскольку связывается микроорганизмами (Lee, 1985; Makeschin, 1997). Также доказано, что в присутствии дождевых червей снижаются выбросы N₂O – газа, обладающего сильным парниковым эффектом (Drake, Horn, 2006; Nebert et al., 2011).

Дождевые черви способствуют уменьшению отношения углерода к азоту (C/N) в три раза по сравнению с опадом, что связано с прямым и опосредованным влиянием дождевых червей на минерализацию и гумификацию органического вещества (Стриганова, 1968). Имеются экспериментальные доказательства значительного уменьшения соотношения C/N под влиянием разных морфо-экологических групп дождевых червей не только в лесных почвах. Для почвенно-подстилочных червей этот факт установлен в вермикомпостах (Talashilkar et al., 1999), для собственно почвенных червей – на сельскохозяйственных полях (Sandor, Schrader 2007; McDaniel et al., 2013). Согласно нашим (Гераськина, 2020) и литературным данным, влияние разных морфо-экологических групп дождевых червей на содержание азота и показатель C/N однонаправленно в горизонтах их активности: содержание азота увеличивается, соотношение C/N уменьшается.

В регулировании водного режима особенно значима роль дождевых червей как экосистемных инженеров, которые в

ходе горизонтальных и вертикальных миграций формируют до 50% порового пространства почвы (биопоры), что оказывает влияние на миграцию воды и диффузию газов в почве и из нее (Lee, Foster, 1991; Lubbers et al., 2011), препятствует поверхностному стоку и водной эрозии почвы за счет усиления вертикального переноса атмосферных вод (Schneider et al., 2018).

Влияние грибов на экосистемные процессы и функции лесов

Грибы являются одним из основных компонентов лесных экосистем, вносящих значительный вклад в их общее биоразнообразие. Большинство представителей микобиоты являются обитателями почвы (Carlile et al., 2001). Мицелиальное строение помогает им осуществлять поиск новых питательных субстратов в этой гетерогенной среде с максимальной скоростью и эффективностью (Чернов, Марфенина, 2010; Carlile et al., 2001; Gadd, 2007). Такая адаптация позволила грибам стать одним из основных компонентов микробных ценозов в почве, выполняя различные экологические функции (разложение практически любых органических соединений, образование симбиозов с растениями, участие в почвообразовании и др.).

По некоторым оценкам, общее количество видов грибов может достигать нескольких миллионов, в то время как описано и задокументировано не более 10% этого разнообразия (Hawksworth, Lücking, 2017). Несмотря на то, что большая часть видового богатства грибов неизвестна, основные функции, которые они выполняют в биоценозах, определены. Грибы играют важную роль в жизни лесных экосистем, являясь основными агентами переработки органических веществ в почве и лесной подстилке, образователями эктомикоризы на корнях деревьев, фитопаразитами или антагонистами

паразитов (Frąc et al., 2018). Микоризная микобиота обеспечивает жизнедеятельность практически всех цветковых растений (в том числе и деревьев); сапротрофные грибы разлагают органические остатки (в том числе лигнин древесины), энтомопатогенные грибы контролируют численность беспозвоночных. Эктомикоризные грибы в лесных почвах представляют около трети всей микробной биомассы и, вместе с колонизированными корнями, выделяют половину всего растворимого органического вещества почвы (Högberg, Högberg, 2002).

Идентифицируют три функциональные группы почвенных грибов: биологические и экосистемные регуляторы и виды, участвующие в разложении органического вещества и трансформации соединений (Swift, 2005; Gardi, Jeffery, 2009). Грибы регулируют не только болезни и численность паразитов, но и рост других организмов (Bagyaraj, Ashwin, 2017). Так, микоризные грибы положительно влияют на рост растений, активизируя поглощение элементов минерального питания. Кроме того, грибы участвуют в круговороте азота (Кураков, 2003), продуцировании гормонов, они играют важную роль в стабилизации органического вещества и разложении растительных остатков (Jayne, Quigley, 2014; Baum et al., 2015; El-Komy et al., 2015; Treseder, Lennon, 2015). Функционирование почвенных грибов зависит от разнообразия и состава растительных сообществ, с другой стороны, грибы влияют на рост растений через такие механизмы, как мутуализм и паразитизм, и через воздействие на циклы элементов минерального питания и их биодоступность (Wardle, 2002; Wagg et al., 2014; Hannula et al., 2017).

Отметим, что прокариотный (бактерии и археи) компонент почв изучен гораздо полнее, чем грибной, несмотря на то, что на долю микобиоты приходится большая

часть (до 98%) всей микробной биомассы (Ананьева и др., 2010; Полянская и др., 2020). Однако, в отличие от бактерий, таксономическое положение которых (особенно в случае высоких таксономических рангов) не всегда можно связать с конкретными экологическими функциями, для грибов обычно можно установить связь между таксономическим положением и функциями в лесных экосистемах. Так, представители таксона *Glomeromycetes* являются основными образователями эндомикоризы травянистых растений, большинство представителей порядка *Boletales* образуют эктомикоризу с деревьями, крупные роды *Penicillium*, *Aspergillus* и *Trichoderma* являются сапротрофами, разлагающими в том числе целлюлозу и крахмал, роды *Armillaria*, *Phellinus*, *Cronartium*, *Laetiporus* – паразитами деревьев, *Polyporales* – деструкторы древесины живых и мертвых деревьев, и так далее (Frąc et al., 2018). Общее разнообразие (альфа-разнообразие) грибов связано с состоянием экосистем и реагирует, например, на деградацию почвы и сведение лесов (Chaer et al., 2009).

Определение биоразнообразия почвенных грибов в последние десятилетия активно ведется при помощи молекулярно-биологических методов, в первую очередь, метабаркодинга и метагеномики (Семенов, 2019). Высокопроизводительное секвенирование филогенетических маркеров грибов в препаратах ДНК, экстрагируемой из почвы, позволяет охватить гораздо более полное разнообразие грибов, чем методы микроскопии и культивирования грибов. Постоянно пополняемые таксономические базы данных (такие, как SILVA), позволяют наиболее полно оценить таксономическую структуру сообщества грибов на основе генетической информации.

Грибы функционально тесно связаны с дождевыми червями. Влияние дождевых червей на грибы многогранно: трофическое

– избирательное потребление грибов; форическое – перенос спор и фрагментов мицелия в горизонтальном и вертикальном направлениях по почвенному профилю; метаболическое – действие биологически активных соединений пищеварительного тракта червей на жизнеспособность грибов (известны эффекты как угнетения так и активации развития спор грибов); метабиотическое – создание принципиально новых экологических ниш для грибов в ходе роющей деятельности крупных сапрофагов (создание пор, полостей, изменения химизма среды, выделение копролитов и др.). В свою очередь, пул грибов определяет активность дождевых червей за счет трофической ценности грибной биомассы, продуцирования грибами биологически активных веществ (Бызов, 2005; Spurgeon et al., 2013; Kurakov et al., 2016; Cao et al., 2018).

Следовательно, грибы в лесных экосистемах оказывают как прямое влияние на климаторегулирующие функции, через превращения соединений углерода, в т.ч. минерализацию лигнина, целлюлозы и почвенного органического вещества, так и косвенную, через перераспределение питательных веществ и регуляцию активности растений и беспозвоночных.

Таким образом, оценка не только таксономического, но и функционального разнообразия биоты разных трофических уровней и разных трофических групп является одной из важнейших научных задач, без решения которой невозможно оценить влияние биоразнообразия на климаторегулирующие функции лесов и разработать подходы к адаптации лесов к изменениям климата.

Структурное биоразнообразие

Одним из важнейших аспектов разнообразия лесов является их структурное разнообразие. Структурное разнообразие лесных экосистем отражает разнообразие местообитаний и, соответственно, общий

уровень биоразнообразия лесов или потенциал биоразнообразия и потенциал реализации экосистемных, в том числе климаторегулирующих функций. К оценке структурного разнообразия лесов разные авторы применяют разные подходы и критерии: стадии разложения валежа, соотношение сухостойных и живых деревьев и размеры (диаметр) деревьев, доля старых деревьев, богатство древесных видов в господствующем пологе и в подросте и др. (Storch et al., 2018).

В наших исследованиях структурное разнообразие трактуется как мозаичность лесного покрова. Широко известными в России и за рубежом базовыми концепциями мозаичности лесных биогеоценозов и их отдельных компонентов являются лесные элементарные почвенные ареалы (ЭПА) В.М. Фридланда (1986), лесная парцелла Н.В. Дылиса (1969), ценобиотическая микрогруппировка Л.Г. Раменского (1938), тессера Ханса Йенни (Jenny, 1958), тессера Л.О. Карпачевского (1977).

Согласно представлениям В.М. Фридланда (1986), в лесу распространены спорадически-пятнистые ЭПА, обладающие гомогенным почвенным фоном, который осложнен пятнами предельных структурных элементов (ПСЭ). ПСЭ не рассматриваются как элементарные почвенно-географические объекты, поскольку они обязаны своим происхождением биоте, они сформированы недавними нарушениями, включая ветровалы, а также обусловлены действием функционирующих древесных растений. Следует подчеркнуть, что весь комплекс ПСЭ и «гомогенного фона» и представляет собой лесной почвенный покров в сукцессионном развитии, а «гомогенный почвенный фон» отражает лишь часть почвенного лесного покрова.

Н.В. Дылис (1969) обосновал целесообразность выделения уровня парцеллы в лесах как внутри-биогеоценотической единицы. Понятие

парцеллы получило дальнейшее развитие, в том числе в работах сотрудников ЦЭПЛ РАН (Восточноевропейские ..., 1994, 2004; Смирнова, 1998). Показано, что в лесах с выраженной мозаичной структурой парцеллы представлены окнами, которые формируются на месте вывалов одного или нескольких деревьев и находятся на разных стадиях зарастания. В разных элементах такой мозаики различаются условия среды, в том числе освещенность, температура, количество осадков, циклы элементов (Muscolo et al., 2014). В настоящее время на значительных территориях доминируют леса, в которых эта мозаика не выражена, часто выделяются подкروновые и межкروновые пространства лишь с некоторыми элементами ветровально-почвенных комплексов.

Существуют целый класс моделей гэп-мозаики в лесах, началом развития которых считают 1969 год, а как «родительскую» рассматривают модель JABOWA. Эти модели популярны среди экологов, поскольку позволяют оценивать и прогнозировать все этапы развития древесных растений, динамику их продуктивности в связи с изменением освещенности, температуры почвы, количества осадков, а также оценивать влияние глобальных изменений на леса (Bugmann, 2001; Чумаченко, Смирнова, 2009; Zhu et al., 2014 и др.), в том числе, баланс углерода (Chambers et al., 2013 и др.). Известен ряд современных экспериментальных работ с оценками влияния размеров окон в лесах на почвенную биоту, регулируемую циклы азота и углерода. Результаты исследователей позволяют заключить, что на границе окон формируется оптимальный микроклимат и субстрат для увеличения биомассы микроорганизмов и их активности. Биомасса микробов и грибов, формирующих эндомикоризу и определяющих почвенное дыхание, отрицательно коррели-

ровали с размерами окон (Schliemann, Bockheim, 2014; Scharenbroch, Bockheim, 2007).

В окнах старовозрастных еловых лесов Норвегии почвенные воды характеризовались более высокими отношениями C/N по сравнению с почвенными водами под пологом леса. Показано, что крупные древесные остатки, формирующиеся в результате вывала деревьев, служат источником растворенного органического вещества (Nygaard et al., 2018). Подсчитано, что 20–40 процентов организмов в лесных экосистемах зависят в своем жизненном цикле от разлагающейся древесины живых, ослабленных или мертвых деревьев (Vauhus et al., 2018). Признано, что валеж не только выполняет функцию среды обитания, но и играет важную роль в углеродном и гидрологическом циклах, в циклах элементов минерального питания и является ключевым структурным компонентом, влияющим на экосистемные процессы. Валеж разных стадий разложения служит важным местообитанием для большого числа видов и групп почвенной фауны. Недоучет валежа может привести к неверным оценкам не только таксономического, но и функционального разнообразия почвенной фауны (в том числе и дождевых червей), насекомых и других беспозвоночных, в особенности в бореальных лесах (Гончаров, 2014; Гераськина, 2016; Ashwood, et al., 2019; Jacobsen et al., 2020).

Однако следует заметить, что парцеллы не являются однородными, выделяются мозаики разных видов деревьев разного возраста. Почвенный и растительный компоненты парцеллы «окна» также мозаичны: можно идентифицировать зарастающие мхами и кустарничками стволы вываленных ранее деревьев, пятна бугров и западин, зеленомошные, лишайниковые, мелкотравные, высокотравные,

папоротниковые компоненты биогеоценозов, подрост древесных растений, оказывающий специфическое воздействие на почвы (Lugovaya et al., 2013; Geraskina et al., 2020).

Известна также такая единица покрова как тессера. Ханс Йенни (Jenny, 1958) выделил тессеру как элемент ландшафта, включающий почву, растительность, почвенную биоту. За тессеру он предложил принимать единицу произвольной площади и формы, которые удобны для тех или иных целей. Л.О. Карпачевский развивал понятие тессеры как почвенного компонента парцеллы (Карпачевский, 1977). В пределах тессеры он выделял микрозоны: приствольная, середины и края кроны. Л.Г. Раменский (Раменский, 1938) выделял ценобиотические микрогруппировки, относящиеся к растительному компоненту, являющиеся результатом специфического воздействия определенных растений на условия среды. Эти растения, «поселившись и заняв известную площадь, так сильно влияют на режимы воздушной и почвенной среды, что в значительной мере вытесняют некоторые другие виды и уживаются с видами, для которых эти – вновь созданные – условия благоприятны» (Раменский, 1971).

Таким образом, ЭПА В.М. Фридланда отражает лишь часть почвенного лесного покрова, микрогруппировка Л.Г. Раменского относится только к растительному компоненту, а тессера Л.О. Карпачевского включает только почвенный компонент. Парцелла Н.В. Дылиса включает в себя атмосферу, растительность, почву и почвенную биоту. Однако, как впервые показал Л.О. Карпачевский (Карпачевский, 1977), почвенный компонент парцеллы может разделяться на микрозоны. Поэтому можно заключить, что парцелла не является элементарной единицей биогеоценоза. К тому же, в современных лесах парцеллярная структура далеко не всегда выраже-

на, поскольку большая часть лесов существенно преобразована. Тессера Х. Йенни включает все элементы биогеоценоза, но имеет искусственные границы.

По нашим представлениям, элементарная единица лесного биогеоценотического покрова, как элементарный провайдер экосистемных функций, должна отвечать трем требованиям (Заугольнова, Морозова, 2010; Орлова, 2013). Эта единица должна: 1) быть неделимой, наименьшей, основной; 2) включать все взаимосвязанные компоненты биогеоценоза (атмосферу, почву, растительность, почвенную биоту); 3) формировать базовый уровень в иерархии пространственных единиц лесного биогеоценотического покрова. Для исследования взаимосвязей «растительность–почва», регулирующих экосистемные функции, в качестве элементарной единицы биогеоценотического покрова, на уровне которой эти взаимосвязи реализуются, предложено рассматривать элементарный биогеоареал (ЭБГА) (Орлова, 2013). Площади, формы, границы, а также название ЭБГА определяются доминирующими видами растений, т.е. по растительному компоненту, который соответствует понятию ценобиотической микрогруппировки Л.Г. Раменского. ЭБГА рассматривается нами как структурно-функциональная единица лесного биогеоценотического покрова, являющаяся элементарным провайдером экосистемных функций, в том числе, климаторегулирующих функций лесов. Для оценки структурного разнообразия лесов на каждом объекте исследований целесообразно выделять доминирующие элементы мозаики лесного покрова в пологе (в подкروновых пространствах деревьев разных видов) и в межкروновых пространствах и/или окнах, включая разные стадии валежа. Иерархия пространственных единиц лесного

биогеоценологического покрова, по нашему мнению, может представлять следующий ряд: элементарные биогеоареалы – биогеоценоз – геохимически сопряженные биогеоценозы – водосборные бассейны (см. также Заугольнова, Морозова, 2010).

Таким образом, оценка влияния структурного разнообразия на климато-регулирующие функции лесов является важной научной проблемой, имеющей большую практическую значимость. Анализ современного состояния проблемы свидетельствует о том, что требуется развитие исследований, направленных на оценку влияния на климаторегулирующие функции структурного разнообразия лесных экосистем.

ВЗАИМОСВЯЗИ МЕЖДУ КЛИМАТОРЕГУЛИРУЮЩИМИ ФУНКЦИЯМИ: ОЦЕНКА С ПОМОЩЬЮ КОМПЛЕКСОВ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ МОДЕЛЕЙ

Важно не только оценить климато-регулирующие функции лесов, характеризующихся разным уровнем биоразнообразия, но и взаимосвязи между разными климаторегулирующими функциями. В последние годы для оценки отдельных экосистемных функций развивались методы компьютерного имитационного моделирования. Эти модели различаются по пространственному уровню: индивидуально-ориентированные модели, оперирующие на локальном уровне (Seidl et al., 2012), модели ландшафтного уровня (Scheller et al., 2007) и модели регионального и национального уровня (Kurz et al., 2009; Beringer et al., 2011; Кузьмина и др., 2017). Однако эти инструменты сфокусированы на отдельных экосистемных функциях лесов без связи друг с другом (Rämö, Tahvonon, 2017; Pukkala, 2018), и лишь в последнее десятилетие получил развитие подход, основанный на интеграции моделей в рамках систем поддержки принятия решений (Wikström et al., 2011;

Borges et al., 2014) для их комплексной оценки. Современные экспериментальные исследования часто сопровождаются применением имитационных моделей лесных экосистем для сравнения разных стратегий лесопользования (Shanin et al., 2011; Söderbergh, Ledermann, 2003). Подобные модели обычно разрабатываются как основа для систем поддержки принятия решений в лесном секторе. Среди моделей разного назначения существуют эмпирические модели роста древостоя, индивидуально-ориентированные модели, биогеохимические модели, матричные модели углеродного баланса, глобальные модели динамики растительности, ландшафтные и региональные модели.

Прогноз компромиссов и синергии между климаторегулирующими функциями разных типов лесов России может проводиться с использованием системы существующих российских моделей, применимых для лесных экосистем: FORRUS-S, EFIMOD-ROMUL-SCLISS, ILMH, ILLM, COSMO.

Имитационная модель FORRUS-S (Chumachenko et al., 2003) относится к классу эколого-физиологических, имитирующих процессы рождения, роста и гибели деревьев, и предназначена для прогнозирования динамики древесных и недревесных ресурсов, рекреационного потенциала лесов и динамики биоразнообразия.

Система моделей лесных экосистем EFIMOD (Komarov et al., 2003) является индивидуально-ориентированной, включает в себя модель динамики органического вещества почвы ROMUL (Chertov et al., 2001), статистический генератор почвенного климата SCLISS (Быховец, Комаров, 2002) и связана с моделью оценки фиторазнообразия BioCalc (Khanina et al., 2007). Система моделей является индивидуально-ориентированной, предусмотрены два аспекта взаимодействия между соседними деревьями: затенение и

конкуренция за доступный почвенный азот. Система моделей состоит из ряда блоков: модели прироста биомассы отдельного дерева, пространственной модели древостоя с детальной имитацией процессов конкуренции между деревьями, и модели динамики органического вещества почвы ROMUL (Komarov et al., 2017; Chertov et al., 2017a,b), которая описывает динамику минерализации и гумификации органического вещества в зависимости от его химического состава и гидротермических условий в почве. Новая подмодель расчета продукции биомассы деревьев (Шанин и др., 2019) позволяет учитывать влияние комплекса факторов, связанных с изменением климата (изменение температуры воздуха, влажности почвы, концентрации углекислого газа в воздухе), а новые подмодели конкуренции за свет (Shanin et al., 2020) и почвенный азот в доступных для растений формах (Shanin et al., 2015) позволяют точнее учитывать пространственную структуру древостоя. Также в модели предусмотрены инструменты, позволяющие имитировать разного рода нарушения (пожары, выборочные и сплошные рубки, и пр.).

Гидрологическая модель формирования стока с водосбора ИЛНМ (Institute of Limnology Hydrological Model) (Кондратьев, Шмакова, 2005; Кондратьев, 2007) предназначена для расчетов гидрографов талого и дождевого стока с водосбора, а также уровня воды в водоеме. *Модель формирования биогенной нагрузки на водные объекты (ILLM – Institute of Limnology Load Model)* (Кондратьев, 2007) создана для решения задач, связанных с количественной оценкой стока и выноса элементов питания из лесного водосбора под действием разных режимов лесопользования и изменений климата.

Климатическая версия модели COSMO предназначена для оценки влияния изменения лесистости центральных

районов Европейской территории России на региональные метеорологические условия (Кузьмина и др., 2017).

Оценки компромиссов и синергии между экосистемными функциями /услугами могут проводиться с использованием интегрированных платформ, представленных выше, и других математических моделей. Имеющиеся подходы имитационного моделирования позволят оценить взаимосвязи (синергии и/или компромиссов) между климато-регулирующими функциями лесов и дать прогноз динамики этих функций при естественном развитии лесов, характеризующихся разным уровнем биоразнообразия, и при комбинированном влиянии на леса изменений климата, пожаров и режимов лесопользования.

В настоящее время не существует единого подхода к измерениям мультифункциональности. Выделяют два основных подхода: подход усреднения или суммирования функций, когда используется сумма стандартизированных значений каждой измеренной функции (Mouillot et al., 2011; Maestre et al., 2012). Второй, пороговый подход учитывает количество функций, которые перешли порог или диапазон порогов, обычно выражаемых как процент самого высокого уровня функций, наблюдаемого в конкретном исследовании (Gamfeldt et al., 2008; Byrnes et al., 2014). Данный подход может быть усовершенствован посредством использования весовых коэффициентов, определяющих важность той или иной функции (Lukina et al., 2020). Анализ синергии и компромиссов между функциями возможен на основе величины и знака коэффициента корреляции между их нормированными значениями.

ПОДХОДЫ К СОХРАНЕНИЮ И ВОССТАНОВЛЕНИЮ БИОРАЗНООБРАЗИЯ

Глобальные изменения климата будут продолжаться, они сложно предсказуемы

или непредсказуемы, поэтому смягчение последствий изменений климата и адаптация к ним становится важнейшей стратегической целью государств. Подход, направленный на сохранение оставшихся ненарушенных или малонарушенных лесов с существующим в них уровнем биоразнообразия и восстановление биоразнообразия («rewilding») в тех нарушенных лесах, где это возможно, будет способствовать адаптации лесов к изменениям климата и смягчению их последствий, поскольку благодаря биоразнообразию эти экосистемы являются саморегулируемыми.

Однако следует учитывать, что из-за длительного природопользования и прошлых антропогенных воздействий восстановление саморегулируемых экосистем не всегда возможно, особенно, в случаях исчезающих видов, например, крупных травоядных (Smirnova, Toropova, 2017; Cromsigt et al., 2018; Vasile et al., 2018; Smirnova, Geraskina, 2019; Lord et al., 2020 и др.) или почвенной фауны (Булавинцев, 1979; Butt, 2008; Moradi et al., 2018; Geraskina, 2019). В этих случаях приемлемым является другой подход, предусматривающий вмешательство человека. Очевидно, что долгая история землепользования, нарушившего естественные процессы и динамику экосистем на Земле, которая определялась биоразнообразием, привела к формированию ландшафтов, которые созданы и могут устойчиво функционировать только с участием человека. При этом, благодаря умеренным антропогенным нарушениям, появились ландшафтные мозаики местообитаний видов, для сохранения которых периодические нарушения очень важны (Feurdean et al., 2018 и др.). Поэтому мы разделяем концепцию, учитывающую оба подхода: «восстановление биоразнообразия, где возможно, и вмешательство человека, где необходимо» (Van Meerbeek et al., 2019).

В научной литературе обсуждается также бинарный подход к сохранению

биоразнообразия и использованию экосистемных услуг лесов: сегрегация или интеграция (Krauss, Krum, 2013; Abruscato et al., 2020 и др.). Для разработки стратегий и мероприятий по сохранению и восстановлению биоразнообразия лесов как механизма их климаторегулирующих функций ключевым вопросом остается выбор подходов к управлению, позволяющих сохранить биоразнообразие и обеспечить всеми экосистемными услугами лесов, включая поддерживающие (почвообразование, сохранение и поддержание местообитаний биоты и др.), регулирующие (регулирование климата, гидрологического режима и др.), обеспечивающие (обеспечение древесиной, волокнами, недревесными продуктами), культурные (образовательные и научные цели, рекреация, реабилитация здоровья, эстетическое наслаждение). Хотя леса России разделены по их целевому назначению (эксплуатационные, защитные, резервные), не только в резервных, но и во всех защитных (не только на ООПТ) и эксплуатационных лесах должны сохраняться и выделяться леса высокой природоохранной ценности (ЛВПЦ) (Дженнингс, 2005; Яницкая, 2008). Наиболее приемлемым, на наш взгляд, является совместное использование элементов обоих подходов на одной территории/ в одной и той же зоне. Однако для такого планирования на разных пространственных уровнях нужны специальные научные исследования, нацеленные на обоснование подходов, применение которых позволит сохранять и восстанавливать биоразнообразие на разных уровнях для адаптации к изменениям климата.

Важнейшую роль в сохранении и восстановлении лесов, их адаптации к изменениям климата играет генетическое разнообразие растений. В 1994 году на основе резолюции, принятой в 1990 году на

первой Министерской конференции процесса «Леса Европы», учреждена Программа по европейским лесным генетическим ресурсам EUFORGEN (<http://www.euforgen.org>). Эта программа способствует сохранению и неистощительному использованию лесных генетических ресурсов в Европе как неотъемлемой части устойчивого управления лесами и выполнения соответствующих решений Конвенции о биологическом разнообразии. Леса России характеризуются небогатым видовым составом древостоев, но значительной внутривидовой изменчивостью, формирующейся в условиях экологически гетерогенных обширных ареалов лесообразующих видов (КПНИ, 2017). Уникальной особенностью лесного фонда России является сохранение обширных участков бореальных лесов с нативной или малонарушенной популяционно-генетической структурой. Для изучения, сохранения и рационального использования лесных генетических ресурсов России необходима реализация разработанной российскими учеными-генетиками программы по лесным генетическим ресурсам (КПНИ, 2017; Концепция..., 2020), которая, наряду с другими задачами, включает изучение естественных механизмов поддержания оптимального (адекватного лесорастительным условиям) генотипического состава популяций и влияния на него различных естественных и антропогенных факторов, а также экспериментальные, аналитические и имитационные исследования по обоснованию предельно допустимых объёмов и правил размещения плантационных лесов, гарантирующих сохранение популяционной структуры и генетического потенциала лесообразующих видов; систематизацию достижений отечественного и мирового опыта в области лесной генетики, геномики, селекции и

биотехнологии с целью модернизации и интеграции программ лесного сортового семеноводства и плантационного лесоводства и разработку методов клонального микроразмножения ценных древесных пород.

Многие животные из-за перепромысла и преследования браконьерами исчезли или стали чрезвычайно редкими в лесах. В связи с этим разрабатываются и реализуются программы не только по их охране, но и реинтродукции (успешный пример – восстановление популяций бобра). Существует природоохранная идеология, основанная на восстановлении характерных для данного региона высокопродуктивных экосистем путем поэтапного возвращения сохранившихся крупных животных в места исконного ареала, где ранее они были полностью истреблены человеком. «Rewilding» (реинтродукция), как новая стратегия сохранения природных ресурсов, направленная на восстановление природных процессов с минимальным вмешательством человека, набирает огромную популярность в современном мире (Donlan et al., 2006; Zimov et al., 2012; Van Klink, 2020). Восстановление популяций зубра европейского в лесных экосистемах служит одним из наиболее ярких современных примеров реинтродукции (Cromsigt et al., 2018; Vasile et al., 2018; Lord et al., 2020 и др.). Популяцию зубра сейчас восстанавливают в разных странах (Cromsigt et al., 2018; Vasile et al., 2018; Lord et al., 2020 и др.). Можно привести несколько примеров восстановления популяций крупных животных в России. Минприроды России ведет активную работу по расселению зубров. В ней принимают участие лесные особо охраняемые природные территории: заповедники «Брянский лес» (Брянская область) и «Калужские засеки» (Калужская область), национальные парки «Орловское полесье»

(Орловская область), «Смоленское Поозерье» (Смоленская область), «Угра» (Калужская область). Общее поголовье зубров на этих территориях на конец 2018 года насчитывало более 650 особей. Широко известен проект «Плейстоценовый парк» в Республике Саха (Якутия), целью которого является создание высокопродуктивной экосистемы, схожей по своей организации с мамонтовыми степями, доминировавшими в Евразии в позднем плейстоцене (pleistocenepark.ru). В парке обитают зубры, якутские лошади, лоси, овцебыки, северные олени и др. копытные. Проведение эксперимента на многих участках привело к доминированию трав и злаков и повышению содержания углерода в почве (Zimov, 2005).

Однако, в современных лесных экосистемах – сильно фрагментированных и нарушенных длительным (с начала голоцена) антропогенным воздействием (Smirnova et al., 2020) в результате утраты групп биоты, формирующих различные функциональные блоки, регулирующие в том числе плотность экосистемных инженеров, проявляются обратные эффекты – вместо повышения биоразнообразия происходит его сокращение и деградация среды обитания. В результате перевыпаса реинтродуцированных северных оленей происходит истощение почв и потери биоразнообразия растительного напочвенного покрова в Норвегии (Hansen et al., 2007); из-за неполноценности комплекса копрофагов и детритофагов выпас реинтродуцированных зубров не приводит к повышению почвенного плодородия, а экскременты зубров накапливаются и длительное время остаются на начальных стадиях разложения, например, в Национальном парке «Орловское Полесье» (Гераськина и др., 2018) повышение плотности бобров в Северной Америке приводит к масштабным средо-преобразующим эффектам и снижению

разнообразия трав и деревьев, в результате чего их называют «вредителями экосистем» (Hacker, Coblenz, 1993). Даже непреднамеренное заселение таких экосистемных инженеров как дождевые черви (европейские виды) в леса Северной Америки, где они формируют популяции очень высокой плотности, по литературным данным, приводит к снижению биологического разнообразия и плотности других групп мезо- и микрофауны за счет гомогенизации, по мнению авторов, среды обитания (Migge-Kleian, 2006; Ferlian et al., 2018), снижения биоразнообразия растительного напочвенного покрова. Поедание червями лесной подстилки является серьезным препятствием для развития подроста древесных видов (Hale et al., 2006; Frelich et al., 2019 и др.). Приведенные примеры негативного влияния экосистемных инженеров на биологическое разнообразие могут свидетельствовать о сильной степени нарушенности лесных экосистем, отсутствии важных функциональных групп биоты, регулирующих плотность и поведение животных на разных трофических уровнях, а также о низком уровне структурного разнообразия экосистем, то есть о слабо выраженной мозаике местообитаний для разных видов и групп животных в управляемых лесах.

Восстановление биологического разнообразия, включая структурное, в современных лесах возможно за счет включения в практику ведения лесного хозяйства некоторых мероприятий, направленных на усиление гетерогенности лесного массива: группово-выборочные и котловинные рубки в сочетании с созданием многовидовых лесных культур с полишахматным размещением посадочного материала и рубками ухода. В очагах усыхания древостоев возможны санитарные рубки с сохранением подроста хвойных и широколиственных видов деревьев (Методические..., 1989;

Коротков, 2016, 2017; Загидуллина, Дробышев, 2017). Окна в пологе леса могут создаваться путем кольцевания коры деревьев (возможна также инъекция арборицидов), вызывающих их усыхание, а также путем искусственных вывалов, когда формирование окон сочетается с созданием ветровально-почвенных комплексов, которые усиливают гетерогенность почвенного покрова (Восточноевропейские..., 1994). Также важно сохранение (и поддержание за счет сенокосения) внутрিলесных полян для умеренного выпаса домашнего скота или диких животных, что значительно повышает биоразнообразие и также создает благоприятные условия для развития светолюбивых видов деревьев и кустарников на опушках леса, поэтому проектирование и создание лесных культур должно быть направлено на формирование куртинно-поляннотипа насаждений (группы деревьев чередуются с полянами и прогалинами) (Коротков, 2016, 2017).

Сочетание лесохозяйственных практик, направленных на восстановление видового и структурного разнообразия, а также разнообразия местообитаний, включая сохранение части сухостоя, валежа, пней, необходимых для жизни грибов, разных групп беспозвоночных, птиц-дуплогнездящих и др., окна для светолюбивой флоры, насекомых-опылителей, птиц и млекопитающих в настоящее время носит название «retention forestry» (лесное хозяйство с сохранением лесной среды) и определяется как наиболее перспективная методология ведения лесного хозяйства (Storch et al., 2019; Augustynczyk et al., 2020; Gustafsson et al., 2020).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ: НАУЧНЫЕ ВОПРОСЫ И ПРОБЕЛЫ В ЗНАНИЯХ

Оценка комбинированного влияния разнообразия биоты разных трофических уровней на климаторегулирующие функции лесов разных типов с учетом их

структурного разнообразия является важнейшей фундаментальной научной проблемой, имеющей огромную практическую значимость. Проведение таких оценок необходимо для сохранения и восстановления биоразнообразия, которое лежит в основе механизмов адаптации лесов и общества к изменениям климата.

Эталоном для оценок влияния биоразнообразия на климаторегулирующие функции являются малонарушенные старовозрастные леса, в которых пока еще сохранились природные механизмы совместного функционирования множества видов.

Для оценок влияния биоразнообразия на климаторегулирующие функции лесов необходимо решение следующих задач:

- **Создание и развитие функциональных классификаций биоты разных трофических уровней и оценка их функционального разнообразия в разных типах лесных биогеоценозов, ландшафтах (геохимически сопряженных биогеоценозах), водосборных бассейнах.** Поскольку уровень функционального биоразнообразия определяет полноту реализации климаторегулирующих экосистемных функций, классификация биоты разных трофических уровней имеет огромное значение. Так, классификация растений по качеству опада позволяет оценивать влияние растений на такие климаторегулирующие функции как регулирование циклов углерода, азота и других элементов минерального питания, формирование плодородия почв. При этом, как показывают наши исследования (Лукина и др., 2018), для оценки влияния древесных растений на климаторегулирующие функции лесов, включая такую их функцию как формирование водного режима, важны и такие характеристики древесных растений как плотность и протяженность крон,

поскольку от этих свойств зависит количество осадков, проникающих под полог, и объем почвенных вод. Таким образом, для оценки влияния растений на экосистемные функции необходима разработка классификаций с использованием соответствующих специфических свойств/черт растений.

Открытым остается вопрос о функциональной классификации позвоночных животных, который необходимо решать для выяснения влияния разных функциональных групп на функционирование лесов, и, следовательно, на возможности адаптации лесных экосистем к изменениям климата.

До сих пор недостаточно прямых полевых измерений и экспериментальных данных по беспозвоночным почвенным сапрофагам в лесах, результаты которых были бы доступны в открытых базах данных. Необходима разработка стандартных протоколов по изучению почвенного биоразнообразия в таких структурно разнообразных экосистемах как лесные, с учетом максимального набора составляющих лесной покров элементов мозаики, включая валеж, которые, как правило не учитываются при проведении полевых исследований. Отсутствует количественная оценка вклада разных элементов пространственной мозаики в разнообразие, плотность и общую биомассу сапрофагов. До сих пор остаются актуальными вопросы о функциональной принадлежности и даже таксономическом статусе беспозвоночных, которые важно установить, так как многие формы различаются горизонтами трофической и локомоторной активности в почве. Большая часть видового богатства грибов в лесных экосистемах остается неизвестной, поэтому эти исследования необходимо активизировать. Определение биоразнообразия почвенных грибов в последние десятилетия активно ведется при помощи молекулярно-

биологических методов, в первую очередь метабаркодинга и метагеномики. Важно применение как молекулярно-генетических методов, так и методов стабильных изотопов для исследования трофических отношений в почве.

- **Сравнительная оценка влияния отдельных видов (species identity) и комбинированного влияния разнообразия биоты разных трофических уровней и групп на полноту реализации климато-регулирующих функций на разных пространственных уровнях в разных временных шкалах.** Для решения этой задачи на уровне типа биогеоценоза целесообразно проведение исследований в монодоминантных и полидоминантных лесах, представляющих собой разные стадии сукцессий, но функционирующих в сходных климатических условиях, формирующиеся на сходных позициях ландшафта и на почвообразующих породах сходного гранулометрического и валового состава. Полнота реализации функций может оцениваться при сравнении с лесами на наиболее продвинутых стадиях сукцессий, то есть со старовозрастными малонарушенными лесами.

Оценка вклада отдельных типов леса в функционирование геохимически сопряженных ландшафтов и водосборных бассейнов с использованием методов дистанционного зондирования позволит оценить влияние биоразнообразия на климаторегулирующие функции лесов на разных пространственных уровнях. Картографирование климаторегулирующих функций лесов является важнейшей научной задачей, имеющей большую ценность как для исследований связей между биоразнообразием и этими функциями, так и для создания систем поддержки принятия решений. Развитие и применение методов имитационного математического моделирования и создание платформ моделей

позволит давать оценки взаимосвязей между функциями и прогнозы динамики климаторегулирующих функций.

- **Оценка влияния структурного разнообразия лесов на климаторегулирующие функции.** Леса, характеризующиеся высоким уровнем мозаичности и сложной структурной организацией, отличаются более высоким уровнем устойчивости к стрессам, включая изменения климата. Однако оценки климаторегулирующих функций лесов, как правило, проводятся без учета их структурного разнообразия. Поэтому весьма актуальной является задача оценки связей между структурным разнообразием лесов и полнотой выполнения ими климаторегулирующих функций.

- **Создание платформ математических моделей, позволяющих оценивать и прогнозировать взаимосвязи между экосистемными функциями и услугами.** Для моделирования экосистемных функций и услуг разработано большое количество компьютерных моделей, различающихся структурой, степенью детализации, пространственной и временной дискретностью, и т.д. Развитие взглядов на структуру и закономерности функционирования лесных экосистем, совершенствование вычислительной техники, технологий программирования и математического аппарата создают предпосылки для широкого применения ансамблей экологических моделей для комплексной оценки широкого спектра экосистемных услуг и взаимосвязей между ними. Соответственно, необходима разработка методических подходов и программно-технических решений по созданию платформы для интеграции системы моделей (Грабарник и др., 2020).

- **Разработка концепций и подходов к управлению лесами с учетом сохранения и восстановления биораз-**

нообразия и экосистемных функций лесов. Научной проблемой, имеющей огромное практическое значение, остается разработка подходов к управлению лесами на разных пространственных уровнях с учетом сохранения и восстановления биоразнообразия и обеспечения людей всеми экосистемными услугами. С нашей точки зрения, бинарные подходы (сегрегация или интеграция) носят условный характер. Наиболее перспективными являются подходы, учитывающие сочетание сегрегационного и интеграционного подходов, сохранение и создание саморегулируемых лесных экосистем путем восстановления биоразнообразия.

Для сохранения лесных генетических ресурсов России необходима реализация разработанной учеными-генетиками программы по лесным генетическим ресурсам в рамках проекта комплексной программы научных исследований «Экологические и социально-экономические угрозы деградации лесов России в условиях глобальных изменений и пути их предотвращения. КПНИ-2017».

В результате своей длительной истории человек преобразует леса, способствуя доминированию одних видов и элиминации других. Деятельность человека, связанная с изменением землепользования и уничтожением хищников может быть прямой или косвенной причиной нарушения баланса между популяциями разных видов, что приводит к перевыпасу травоядных в лесах, вспышкам массового размножения насекомых или массовых усыханий древесных растений в результате грибных болезней (например, при создании монодоминантных лесных насаждений). Необходимы научные исследования, направленные на разработку механизмов регулирования численности популяций разных видов для создания управляемых лесов, способных адаптироваться к

изменениям климата, то есть способных к саморегуляции.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках темы государственного задания ЦЭПЛ РАН № 0110-2018-0007. Авторы выражают глубокую признательность и благодарность рецензенту – Короткову В.Н. за ряд ценных замечаний и дополнений, которые позволили улучшить содержание и структуру статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Aerts R.* Nitrogen partitioning between resorption and decomposition pathways: a trade-off between nitrogen use efficiency and litter decomposability? // *Oikos*. 1997. Vol. 80. No. 3. P. 603-606.
- Alban D.H., Berry E.C.* Effects of earthworm invasion on morphology, carbon, and nitrogen of a forest soil // *Appl. Soil Ecol.* 1994. Vol. 1. P. 243-249.
- Anderegg W., Konings A., Trugman A.Yu.K., Bowling D., Karp D., Pacala S., Sperry J., Sulman B.* Can plant functional diversity buffer forest ecosystem responses to drought? // *Geophysical Research Abstracts*. 2018. Vol. 20. P. 8935.
- Ansink E., Hein L., Hasund K.P.* To value functions or services? An analysis of ecosystem valuation approaches // *Environmental Values*. 2008. Vol. 17. No. 4. P. 489-503.
- Artemkina N.A., Orlova, M.A., Lukina N.V.* Micromosaic Structure of Vegetation and Variability of the Chemical Composition of L Layer of the Litter in Dwarf Shrub–Green Moss Spruce Forests of the Northern Taiga // *Contemporary Problems of Ecology*. 2018. Vol. 11. No. 7. P. 754-761.
- Ashwood F., Vanguelova E.I., Benham S., Butt K.R.* Developing a systematic sampling method for earthworms in and around deadwood // *Forest Ecosystems*. 2019. Vol. 6. No. 33. P. 1-12.
- Augusto L., Ranger J., Binkley D., Rothe A.* Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility // *Annals of Forest Science*. 2002. No. 59. P. 233-253
- Augustynczyk A.L.D., Gutsch M., Basile M., Suckow F., Lasch P., Yousefpour R., Hanewinkel M.* Socially optimal forest management and biodiversity conservation in temperate forests under climate change // *Ecological Economics*. 2020. Vol. 169. Article: 106504.
- Baeten L., Bruelheide H., van der Plas F., Kambach S., Ratcliffe S. ..., & Scherer-Lorenzen M.* Identifying the tree species compositions that maximize ecosystem functioning in European forests // *Journal of Applied Ecology*. 2019. Vol. 56. No. 3. P. 733-744.
- Bagyaraj D.J., Ashwin R.* Soil biodiversity: role in sustainable horticulture // *Biodivers. Hortic. Crops*. 2017. Vol. 5. P. 1-18.
- Bang H.S., Lee J.-H., Kwon O.S., Na Y.E., Jang Y.S., Kim W.H.* Effects of paracoprid dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) on the growth of pasture herbage and on the underlying soil // *Applied soil ecology*. 2005. Vol. 29. P. 165-171.
- Barber N.A., Hosler S.C., Whiston P., Jones H.P.* Initial Responses of Dung Beetle Communities to Bison Reintroduction in Restored and Remnant Tallgrass // *Natural Areas Journal*. 2019. Vol. 39. No. 4. P. 420-428.
- Bauhus J., Baber K., Müller J.* Dead Wood in Forest Ecosystems. Oxford: Oxford University Press, 2018. P. 1-16.
- Baum C., El-Tohamy W., Gruda N.* Increasing the productivity and product quality of vegetable crops using arbuscular mycorrhizal fungi: a review // *Scientia Horticulturae*. 2015. Vol. 187. P. 131-141.
- Begon M., Harper J.L., Townsend C.R.* Ecology: Individuals, Populations and Communities. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1986. 1068 p.

- Bender S.F., Wagg C., van der Heijden M.G.* An underground revolution: biodiversity and soil ecological engineering for agricultural sustainability // Trends in ecology & evolution. 2016. Vol. 31. No. 6. P. 440-452.
- Berg B.* Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils // Forest Ecology and Management. 2000. Vol. 133. P. 13-22.
- Beringer J., Hutley L. B., Hacker J. M., Neining B.* Patterns and processes of carbon, water and energy cycles across northern Australian landscapes: from point to region // Agricultural and Forest Meteorology. 2011. Vol. 151. No. 11. P. 1409-1416.
- Binkley D., Giardina Ch.* Why do trees affect soils? The Warp and Woof of tree-soil interactions // Biogeochemistry. 1998. No. 42. P. 89-106.
- Bobek B., Perzanowski K.* Energy and matter flow through ungulates [in:] *Forest Ecosystems in Industrial Regions* (Eds. W. Grodziriski, J. Weiner, P.F. Maycock). Berlin: Springer-Verlag, 1984. P. 121-125.
- Bognounou F., Hulme P.E., Oksanen L., Suominen O., Olofsson J.* Role of climate and herbivory on native and alien conifer seedling recruitment at and above the Fennoscandian tree line // Journal of Vegetation Science. 2018. Vol. 29. No. 4. P. 573-584.
- Bohlen P.J., Pelletier D.M., Groffman P.M., Fahey T.J., Fisk M.C.* Influence of earthworm invasion on redistribution and retention of soil carbon and nitrogen in northern temperate forests // Ecosystems. 2004. Vol. 7. P. 13-27.
- Bolton B.* Identification guide to the ant genera of the world. Harvard University Press, 1994. 222 p.
- Borges J.G., Nordström E.M., Garcia-Gonzalo J., Hujala T., Trasobares A.* (Eds.). Computer-based tools for supporting forest management. The experience and the expertise world-wide // Report of Cost Action FP 0804 Forest Management Decision Support Systems (FORSYS). Sveriges Lantbruks universitet. Institutionen för skoglig resurshushållning. Umeå, 2014.
- Bottinelli N., Capowiez Y.* Earthworm ecological categories are not functional groups. Biology and Fertility of Soils. 2020. P. 1-3.
- Bouche M.B.* Lombriciens de France: écologie et systématique. Paris: Institut national de la recherche agronomique, 1972. 671 p.
- Boze B.G., Hernandez A.D., Huffman M.A., Moore J.* Parasites and dung beetles as ecosystem engineers in a forest ecosystem // Journal of insect behavior. 2012. Vol. 25. No. 4. P. 352-361.
- Bradford M.A., Wood S.A., Bardgett R.D., Black H.I., Bonkowski M., Eggers T., Jones T.H.* Discontinuity in the responses of ecosystem processes and multifunctionality to altered soil community composition // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2014. Vol. 111. No. 40. P. 14478-14483.
- Brown J., Scholtz C.H., Janeau J.-L., Grellier S., Podwojewski P.* Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) can improve soil hydrological properties // Applied soil ecology. 2010. Vol. 46. P. 9-16.
- Brussaard L.* Soil fauna, guilds, functional groups and ecosystem processes // Applied soil ecology. 1998. Vol. 9. No. 1-3. P. 123-135.
- Bugmann H.* A review of forest gap models // Climatic Change 2001. Vol. 51. P. 259-305.
- Burtelow A.E., Bohlen P.J., Groffman P.M.* Influence of exotic earthworm invasion on soil organic matter, microbial biomass and denitrification potential in forest soils of the northeastern United States // Appl. Soil Ecol. 1998. Vol. 9. P. 197-202.
- Buse J., Ranius T., Assmann T.* An endangered longhorn beetle associated with old oaks and its possible role as an ecosystem

- engineer // Conservation Biology. 2008a. Vol. 22. P. 329-337.
- Buse J., Zabransky P., Assmann T.* The xylobiontic beetle fauna of old oaks colonised by the endangered longhorn beetle *Cerambyx cerdo* Linnaeus, 1758 (Coleoptera: Cerambycidae) // Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Entomol. 2008b. Vol. 16. P. 109-112.
- Butt K.R.* Earthworms in soil restoration: lessons learned from United Kingdom case studies of land reclamation // Restoration Ecology. 2008. Vol. 16. No. 4. P. 637-641.
- Byrnes J., Lefcheck J.S., Gamfeldt L., Griffin J.N., Isbell F., Hector A.* Multifunctionality does not imply that all functions are positively correlated // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2014. Vol. 111. No. 51. P. e5490.
- Cadotte M.W., Carscadden K., Mirotchnick N.* Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services // Journal of Applied Ecology. 2011. Vol. 48. P. 1079-1087.
- Cajander A.K.* The theory of forest types // Acta Philosophica Fennica. 1926. Vol. 29. P. 1-108.
- Cao J., Wang C., Dou Z., Liu M., Ji D.* Hyphospheric impacts of earthworms and arbuscular mycorrhizal fungus on soil bacterial community to promote oxytetracycline degradation // Journal of hazardous materials. 2018. Vol. 341. P. 346-354.
- Cardinale B.J., Matulich K.L., Hooper D.U., Byrnes J.E., Duffy E., Gamfeldt L., ... & Gonzalez A.* The functional role of producer diversity in ecosystems // American journal of botany. 2011. Vol. 98. No. 3. P. 572-592.
- Carlile M.J., Watkinson S.C., Gooday G.W.* Fungal diversity. The fungi. Academic Press, 2001. 2nd ed. P. 11-84.
- Chaer G., Fernandes M., Myrold D., Bottomley P.* Comparative resistance and resilience of soil microbial communities and enzyme activities in adjacent native forest and agricultural soils // Microbial ecology. 2009. Vol. 58. P. 414-424.
- Chambers J.Q., Negron-Juarez R.I., Marra D.M., Di Vittorio A., Tews J., Roberts D., ... & Higuchi N.* The steady-state mosaic of disturbance and succession across an old-growth Central Amazon forest landscape // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2013. Vol. 110. No. 10. P. 3949-3954.
- Chertov O.G., Komarov A.S., Nadporozhskaya M.A., Bykhovets S.S., Zudin S.L.* ROMUL - a model of forest soil organic matter dynamics as a substantial tool for forest ecosystem modelling // Ecological Modelling. 2001. Vol. 138. P. 289-308.
- Chertov O., Komarov A., Shaw C., Bykhovets S., Frolov P., Shanin, V., ... & Shashkov M.* Romul_Hum—a model of soil organic matter formation coupling with soil biota activity. II. Parameterisation of the soil food web biota activity // Ecological Modelling. 2017a. Vol. 345. P. 125-139.
- Chertov O., Shaw C., Shashkov M., Komarov A., Bykhovets S., Shanin V., ... & Zubkova E.* Romul_Hum model of soil organic matter formation coupled with soil biota activity. III. Parameterisation of earthworm activity // Ecological Modelling. 2017b. Vol. 345. P. 140-149.
- Cheynier V., Comte G., Davies K.M., Lattanzio V., Martens S.* Plant phenolics: recent advances on their biosynthesis, genetics, and ecophysiology // Plant physiology and biochemistry. 2013. Vol. 72. P. 1-20.
- Chumachenko S.I., Korotkov V.N., Palenova M.M., Politov D.V.* Simulation modelling of long-term stand dynamics at different scenarios of forest management for conifer - broad-leaved forests // Ecol. Modeling. 2003. Vol. 170. P. 345-361.
- Cornelissen J.H., Lang S.I., Soudzilovskaia N.A., During H.J.* Comparative cryptogam ecology: a review of bryophyte and lichen

- traits that drive biogeochemistry // *Annals of botany*. 2007a. Vol. 99. No. 5. P. 987-1001.
- Cornelissen J.H.C., van Bodegom P.M., Aerts R., Callaghan T.V., van Logtestijn R.S.P., ... & Team M.O.L.* Global negative vegetation feedback to climate warming responses of leaf decomposition rates in cold biomes // *Ecological Letters*. 2007b. Vol. 10. P. 619-627.
- Coulis M., Fromin N., David J.F., Gavinet J., Clet A., Devidal S., ... & Hättenschwiler S.* Functional dissimilarity across trophic levels as a driver of soil processes in a Mediterranean decomposer system exposed to two moisture levels // *Oikos*. 2015. Vol. 12. No. 10. P. 1304-1316.
- Cromsigt J.P., Kemp Y.J., Rodriguez E., Kivitt H.* Rewilding Europe's large grazer community: how functionally diverse are the diets of European bison, cattle, and horses? // *Restoration Ecology*. 2018. Vol. 26. No. 5. P. 891-899.
- Crowther T.W., Todd-Brown K.E.O., Rowe C.W., Wieder W.R., Carey J.C., Machmuller M.B., ... & Bradford M.A.* Quantifying global soil carbon losses in response to warming // *Nature*. 2016. Vol. 540. P.104-108.
- Dauber J., Wolters V.* Microbial activity and functional diversity in the mounds of three different ant species // *Soil Biology & Biochemistry*. 2000. Vol. 32. P. 93-99.
- De Groot R.S., Alkemade R., Braat L., Hein L., Willemen L.* Challenges in integrating the concept of ecosystem services and values in landscape planning, management and decision making // *Ecological complexity*. 2010. Vol. 7. No. 3. P. 260-272.
- Dixon R.A., Paiva N.L.* Stress-Induced Phenylpropanoid Metabolism // *The Plant Cell*. 1995. Vol. 7. P. 1085-1097.
- Donlan J.C., Berger J., Bock C.E., Bock J.H., Burney D.A., Estes J.A., ... & Soule M.E.* Pleistocene rewilding: an optimistic agenda for twenty-first century conservation // *The American Naturalist*, 2006. Vol.168. No. 5. P. 660-681.
- Drake H.L., Horn M.A.* Earthworms as a transient heaven for terrestrial denitrifying microbes: a review // *Engineering in Life Sciences*. 2006. Vol. 6. No. 3. P. 261-265.
- Eisenhauer N., Schielzeth H., Barnes A., Barry K., Bonn A., & Ferlian O.* A multi-trophic perspective on biodiversity–ecosystem functioning research // *Advances in Ecological Research*. 2019. Vol. 61. P. 1-54.
- El-Komy M.H., Saleh A.A., Eranthodi A., Molan Y.Y.* Characterization of novel *Trichoderma asperellum* isolates to select effective biocontrol agents against tomato *Fusarium* wilt // *The Plant Pathology Journal*. 2015. Vol. 31. P. 50-60.
- Ernst G., Henseler I., Felten D., Emmerling C.* Decomposition and mineralization of energy crop residues governed by earthworms // *Soil Biology and Biochemistry*. 2009. Vol. 41. No. 7. P. 1548-1554.
- EUFORGEN – European Forest Genetic Resources Programme.* URL.: <http://www.euforgen.org> (December 14, 2020).
- European Russian forests: Their current state and features of their history.* Smirnova O.V., Bobrovsky M.V., Khanina L.G. (Eds.). *Plant and Vegetation*. Vol. 15. Springer, Dordrecht, 2017. 566 p.
- Evstigneev O.I., Korotkov V.N., Murashev I.A., Voevodin P.V.* Zoochory and peculiarities of forest community formation: a review // *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2017. Vol. 2. No. 1. P. 1-16.
- Evstigneev O.I., Solonina O.V.* Phytocoenotic portrait of the European Badger // *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2020. Vol. 5. No. 1. P. 1-26.
- Ferlian O., Eisenhauer N., Aguirrebengoa M., Camara M., Ramirez-Rojas I., Santos F., ... & Thakur M.P.* Invasive earthworms erode soil biodiversity: A meta-analysis // *Journal*

- of Animal Ecology. 2018. Vol. 87. No. 1. P. 162-172.
- Feuda R., Bannikova A.A., Zemlemerova E.D., Febraro M.D., Loy A. ..., & Colangelo P.* Tracing the evolutionary history of the mole, *Talpa europaea*, through mitochondrial DNA phylogeography and species distribution modelling // *Biological Journal of the Linnean Society*. 2015. Vol. 114. No. 3. P. 495-512.
- Feurdean A., Ruprecht E., Molnar Z., Hutchinson S.M., Hickler T.* Biodiversity-rich European grasslands: Ancient, forgotten ecosystems // *Biological Conservation*. 2018. Vol. 228. P. 224-232.
- Filser J., Faber J.H., Tiunov A.V., Brussaard L., Frouz J., De Deyn G., ... & Jimenez J.J.* Soil fauna: Key to new carbon models // *Soil*. 2016. Vol. 2. P. 565-582.
- Finer L., Jurgensen M.F., Domisch T., Kilpeläinen J., Neuvonen S., Punttila P., ... & Niemelä P.* The role of wood ants (*Formica rufa* group) in carbon and nutrient dynamics of a boreal Norway spruce forest ecosystem // *Ecosystems*. 2013. Vol. 16. No. 2. P. 196-208.
- Frąc M., Hannula S.E., Belka M., Jędrzycka M.* Fungal biodiversity and their role in soil health // *Frontiers in Microbiology*. 2018. Vol. 9. P. 707.
- Framstad E.* Biodiversity, Carbon Storage and Dynamics of Old Northern Forests. Copenhagen: Nordic Council of Ministers, 2013. 130 p.
- Frelich L.E., Blossey B., Cameron E.K., Davalos A., Eisenhauer N., Fahey T., ... & Maerz J.C.* Side-swiped: ecological cascades emanating from earthworm invasions // *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2019. Vol. 17. No. 9. P. 502-510.
- Freschet G.T., Cornwell W.K., Wardle D.A., Elumeeva T.G., Liu W., Jackson B.G., Onipchenko V.G., Soudzilovskaia N.A., Tao J., Cornelissen J.H.C.* Linking litter decomposition of above- and below-ground organs to plant–soil feedbacks worldwide // *Journal of Ecology*. 2013. Vol. 101. P. 943-952.
- Freschet G.T., Roumet C., Comas L.H., Weemstra M., Bengough A.G., Rewald B., ... & Lukac M.* Root traits as drivers of plant and ecosystem functioning: current understanding, pitfalls and future research needs // *New Phytologist*. 2020. in press.
- Frouz J., Livečková M., Albrechtová J., Chroňáková A., Cajthaml T., Pižl V., ... & Šimačková H.* Is the effect of trees on soil properties mediated by soil fauna? A case study from post-mining sites // *Forest Ecology and Management*. 2013. Vol. 309. P. 87-95.
- Gadd G.M.* Geomycology: biogeochemical transformations of rocks, minerals, metals and radionuclides by fungi, bioweathering and bioremediation // *Mycological research*. 2007. Vol. 111. No. 1. P. 3-49.
- Gamfeldt L., Hillebrand H., Jonsson P.R.* Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning // *Ecology*. 2008. Vol. 89. No. 5. P. 1223-1231.
- Gamfeldt L., Snäll T., Bagchi R., Jonsson M., Gustafsson L., Kjellander P., ... & Mikusiński G.* Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species // *Nature communications*. 2013. Vol. 4. No. 1. P. 1-8.
- Gardi C., Jeffery S.* Soil Biodiversity. Brussels: European Commission, 2009. P. 27.
- Gehr B., Hofer E.J., Ryser A., Vimercati E., Vogt K., Keller L.F.* Evidence for nonconsumptive effects from a large predator in an ungulate prey? // *Behavioral Ecology*. 2018. Vol. 29. No. 3. P. 724-735. doi:10.1093/beheco/ary031
- Geraskina A.P.* Restoration of earthworms community (Oligochaeta: Lumbricidae) at sand quarries (Smolensk oblast, Russia) //

- Ecological Questions. 2019. Vol. 30. No. 3. P. 7-15.
- Geraskina A.P., Smirnova O.V., Korotkov V.N., Kudrevatykh I.Yu.* Productivity and content of macro- and microelements in the phytomass of ground vegetation of typical and unique taiga forests of the Northern Urals (example of spruce-fir forests of the Pechora Ilych Nature Reserve) // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2020. Vol. 5. No. 2. P. 1-13.
- Gleixner G.* Soil organic matter dynamics: a biological perspective derived from the use of compound-specific isotopes studies // Ecological Research. 2013. Vol. 28. No. 5. P.683-695.
- Grafius D.R., Corstanje R., Siriwardena G.M., Plummer K.E., Harris J.A.* A bird's eye view: using circuit theory to study urban landscape connectivity for birds // Landscape Ecology. 2017. Vol. 32. P. 1771-1787.
- Greenfacts.* URL:<https://www.greenfacts.org/glossary/def/ecosystem-processes.htm> (December 14, 2020).
- Gustafsson L., Bauhus J., Asbeck T., Augustynczyk A.L.D., Basile M., Frey J., ... & Knuff A.* Retention as an integrated biodiversity conservation approach for continuous-cover forestry in Europe // *Ambio*, 2020. Vol. 49. No. 1. P. 85-97.
- Hacker A.L., Coblenz B.E.* Habitat selection by mountain beavers recolonizing Oregon coast range clearcuts // The Journal of wildlife management. 1993. Vol. 57. No. 4. P. 847-853.
- Hale C.M., Frelich L.E., Reich P.B.* Changes in hardwood forest understory plant communities in response to European earthworm invasions // *Ecology*. 2006. Vol. 87. No. 7. P. 1637-1649.
- Hannula S.E., Morrien E., de Hollander M.* Shifts in rhizosphere fungal community during secondary succession following abandonment from agriculture // The ISME journal. 2017. Vol. 11. No. 10. P. 2294-2304.
- Hansen B.B., Henriksen S., Aanes R., Sæther B.E.* Ungulate impact on vegetation in a two-level trophic system // *Polar Biology*. 2007. Vol. 30. No. 5. P. 549-558.
- Hansson K.* Impact of tree species on carbon in forest soils. Doctoral Thesis. Swedish University of Agricultural Sciences. Uppsala, 2011. 56 p.
- Hättenschwiler S., Tiunov A.V., Scheu S.* Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems // *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. 2005. Vol. 36. P.191-218.
- Hawksworth D.L., Lücking R.* Fungal diversity revisited: 2.2 to 3.8 million species [in:] The fungal kingdom (eds. J. Heitman, B.J. Howlett, P.W. Crous, E.H. Stukenbrock, T.Y. James, N.A.R. Gow). Washington: ASM Press, 2017. P. 79-95.
- Hedwall P.O., Brunet J.* Trait variations of ground flora species disentangle the effects of global change and altered land-use in Swedish forests during 20 years // *Global change biology*. 2016. Vol. 22. No. 12. P. 4038-4047.
- Hobbie S.E.* Effects of plant species on nutrient cycling // *Trends in ecology & evolution*. 1992. Vol. 7. P. 336-339.
- Högberg M.N., Högberg P.* Extramatrical ectomycorrhizal mycelium contributes one-third of microbial biomass and produces, together with associated roots, half the dissolved organic carbon in a forest soil // *New Phytologist*. 2002. Vol. 154. No. 3. P. 791-795.
- Holbrook K.M.* Home Range and Movement Patterns of Toucans: Implications for Seed Dispersal // *Biotropica*. 2011. Vol. 3. No. 3. P. 357-364.
- Hölldobler B.* The ant fauna of Finnish Lapland // *Waldhygiene*. 1960. Vol. 3. No. 8. P. 229-238.
- Hölldobler B., Wilson E.O.* The ants. 1990. Harvard University Press.

- Hooper D.U., Chapin F.S., Ewel J.J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., Lawton J.H., Lodge D.M., Loreau M., Naeem S., Schmid B., Setälä H., Symstad A.J., Vandermeer J., Wardle D.A.* Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge // *Ecological Monographs*. 2005. Vol. 75. No. 1. P. 3-35.
- Huang W., Gonzalez G., Zou X.* Earthworm abundance and functional group diversity regulate plant litter decay and soil organic carbon level: A global meta-analysis // *Applied Soil Ecology*. 2020. Vol. 150. P. 1-15.
- Integrating Scientific Knowledge in Mixed Forests.* EuMIXFOR Final Conference. COST Action FP 1206. 5–7 October 2016, Prague, Czech Republic. 73 p.
- IPCC.* Climate Change and Land: an IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems. P.R. Shukla, J. Skea, E. Calvo Buendia, V. Masson-Delmotte, H.-O. Pörtner..., & J. Malley (eds.). 2019. 874 p. <https://www.ipcc.ch/srccl/> (December 14, 2020).
- Isaev A.S., Sukhovolsky V.G., Tarasova O.V., Palnikova E.N., Kovalev A.V.* Forest insect population dynamics, outbreaks and global warming effects. John Wiley & Sons. 2017. P. 304.
- Jacob M., Viedenz K., Polle A., Thomas F.M.* Leaf litter decomposition in temperate deciduous forest stands with a decreasing fraction of beech (*Fagus sylvatica*) // *Oecologia*. 2010. Vol. 164. No. 4. P. 1083-1094.
- Jacobsen R.M., Burner R.C., Olsen S.L., Skarpaas O., Sverdrup-Thygeson A.* Near-natural forests harbor richer saproxylic beetle communities than those in intensively managed forests // *Forest Ecology and Management*. 2020. Vol. 466. P. 118-124.
- Jastrow J.D., Amonette J.E., Bailey V.L.* Mechanisms controlling soil carbon turnover and their potential application for enhancing carbon sequestration // *Climatic Change*. 2007. Vol. 80. No. 1-2. P. 5-23.
- Jayne B., Quigley M.* Influence of arbuscular mycorrhiza on growth and reproductive response of plants under water deficit: a meta-analysis // *Mycorrhiza*. 2014. Vol. 24. P. 109-119.
- Jenny H.* Role of the plant factor in the pedogenic functions // *Ecology*. 1958. Vol. 39. No. 1. P. 5-16.
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M.* Organisms as ecosystem engineers [in:] *Ecosystem management*. (eds. F.B. Samson, F.L. Knopf). New York: Springer, 1994. P. 130-147.
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M.* Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers // *Ecology*. 1997. Vol. 78. No. 7. P. 1946-1957.
- Jurgensen M.F., Finer L., Domisch T., Kilpeläinen J., Punttila P., ... & Risch A.C.* Organic mound-building ants: their impact on soil properties in temperate and boreal forests // *Journal of Applied Entomology*. 2008. Vol. 132. No. 4. P. 266-275.
- Khanina L.G., Bobrovsky M.V., Komarov A.S., Mikhajlov A.V.* Modeling dynamics of forest ground vegetation diversity under different forest management regimes // *Forest Ecology & Management*. 2007. Vol. 248. P. 80-94.
- Khelifa R., Paquette A., Messier C., Reich P.B., Munson A.D.* Do temperate tree species diversity and identity influence soil microbial community function and composition? // *Ecology and evolution*. 2017. Vol. 7. No. 19. P. 7965-7974.
- Khelifa R., Angers D.A., Munson A.D.* Understory Species Identity Rather than Species Richness Influences Fine Root Decomposition in a Temperate Plantation // *Forests*. 2020. Vol. 11. No. 10. P. 1091.

- Komarov A.S., Chertov O.G., Zudin S.L., Nadporozhskaya M.A., Mikhailov A.V., Bykhovets S.S., Zudina E.V., Zoubkova E.V.* EFIMOD 2 - A model of growth and elements cycling of boreal forest ecosystems // *Ecological Modelling*. 2003. Vol. 170. P. 373-392.
- Komarov A., Chertov O., Bykhovets S., Shaw C., Nadporozhskaya M., Frolov P., ... & Zubkova E.* Romul_Hum model of soil organic matter formation coupled with soil biota activity. I. Problem formulation, model description, and testing // *Ecological Modelling*. 2017. Vol. 345. P. 113-124.
- Kraus D., Krumm F.* (eds.) Integrative approaches as an opportunity for the conservation of forest biodiversity. Germany: European Forest Institute, 2013. 284 p.
- Kuijper D.P.J., Sahlén E., Elmhagen B., Chamaillé-Jammes S., Sand H., Lone K., Cromsigt, J.P.G.M.* Paws without claws? Ecological effects of large carnivores in anthropogenic landscapes. // *Proceedings. Biological Sciences*. 2016. Vol. 283 Article: 1841.
- Kurakov A.V., Kharin S.A., Byzov B.A.* Changes in the composition and physiological and biochemical properties of fungi during passage through the digestive tract of earthworms // *Biological Bulletin*. 2016. Vol. 43. P. 290-299.
- Kurek P., Kapusta P., Holeksa J.* Burrowing by badgers (*Meles meles*) and foxes (*Vulpes vulpes*) changes soil conditions and vegetation in a European temperate forest // *Ecological Research*. 2014. Vol. 29. No. 1. P. 1-11.
- Kurek P.* Topsoil mixing or fertilization? Forest flora changes in the vicinity of badgers' (*Meles meles* L.) setts and latrines // *Plant and Soil*. 2019. Vol. 437. P. 1-2. P. 327-340.
- Kurz W.A., Dymond C.C., White T.M., Stinson G., Shaw C.H., Rampley G.J., Smyth C., Simpson B.N., Neilson E.T., Trofymow J.A., Metsaranta J., Apps M.J.* CBM-CFS3: A model of carbon-dynamics in forestry and land-use change implementing IPCC standards // *Ecological Modelling*. 2009. Vol. 220. P. 480-504.
- Kuuluvainen T.* Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review // *Annales Zoologici Fennici*. Finnish Zoological Publishing Board, formed by the Finnish Academy of Sciences, Societas Biologica Fennica Vanamo, Societas pro Fauna et Flora Fennica, and Societas Scientiarum Fennica. 1994. P. 35-51.
- Lacey E.A., James L.P., Cameron G.N.* (Eds.). Life Underground. The biology of subterranean rodents. The University of Chicago Press Book, 2000. 479 p.
- Lachat T., Wermelinger B., Gossner M., Bussler H., Isacson G., Müller J.* Saproxyllic beetles as indicator species for dead-wood amount and temperature in European beech forests // *Ecological Indicators*. 2012. Vol. 23. P. 323-331.
- Laganriere J., Paré D., Bergeron Y., Chen H.Y., Brassard B.W., Cavard X.* Stability of soil carbon stocks varies with forest composition in the Canadian boreal biome // *Ecosystems*. 2013. Vol. 16. P. 852-865.
- Laine K.J., Niemelä P.* The influence of ants on the survival of mountain birches during an *Oporinia autumnata* (Lep. Geometridae) outbreak // *Oecologia*. 1980. Vol. 47. No. 1. P. 39-42.
- Lang S.I., Cornelissen J.H.C., Klahn T., van Logtestijn R.S.P., Broekman R., Schweikert W., Aerts R.* An experimental comparison of chemical traits and litter decomposition rates in a diverse range of subarctic bryophyte, lichen and vascular plant species // *Journal of Ecology*. 2009. Vol. 97. No. 5. P. 886-900.
- Le Bayon R.C., Bullinger-Weber G., Schomburg A., Turberg P., Schlaepfer R., Guenat C.* Earthworms as ecosystem engineers: a review. [in:] *Earthworms:*

- Types, Roles and Research. C.G. Horton (ed.). New York: Nova Science Publishers. 2017. P. 129-178.
- Lee K.E. Earthworms. Their ecology and relationships with soils and land use // Academic press (Harcourt Brace Jovanovich, Publishers). 1985. P. 211-221.
- Lee S.-G., Kim C., Kuprin A.V., Kang J.-H., Lee B.-W., Oh S.H., Lim J. Survey research on the habitation and biological information of *Callipogon relictus* Semenov in Gwangneung forest, Korea and Ussurisky nature reserve, Russia (Coleoptera, Cerambycidae, Prioninae) // ZooKeys. 2018. No. 792. P. 45-68.
- Lee S.Y., Foster R.C. Soil fauna and soil structure // Australian Journal of Soil Research. 1991. Vol. 29. P. 745-775.
- Liang J., Crowther T.W., Picard N., Wiser S., Zhou M., Alberti G., ... & De-Miguel S. Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests // Science. 2016. Vol. 354. No. 6309. P. 1-15.
- Lord C.M., Wirebach K.P., Tompkins J., Bradshaw-Wilson C., Shaffer C.L. Reintroduction of the European bison (*Bison bonasus*) in central-eastern Europe: a case study // International Journal of Geographical Information Science. 2020. Vol. 34. No. 8. P. 1628-1647.
- Louman B., Cifuentes M., Chacón M. REDD+, RFM, Development, and Carbon Markets // Forests. 2011. Vol. 2. No. 1. P. 357-372.
- Lubbers I.M., Brussaard L., Otten W., Van Groenigen J.W. Earthworm-induced N mineralization in fertilized grassland increases both N₂O emission and crop-N uptake // European Journal of Soil Science. 2011. Vol. 62. No. 1. P. 152-161.
- Lubbers I.M., Gonzalez E.L., Hummelink E.W.J., Van Groenigen J.W. Earthworms can increase nitrous oxide emissions from managed grassland: a field study // Agriculture, ecosystems & environment. 2013. Vol. 174. P. 40-48.
- Lubbers I.M., Pulleman M.M., Van Groenigen J.W. Can earthworms simultaneously enhance decomposition and stabilization of plant residue carbon? // Soil Biology and Biochemistry. 2017. Vol. 105. P. 12-24.
- Lubbers I.M., Berg M.P., De Deyn G.B., van der Putten W.H., van Groenigen J.W. Soil fauna diversity increases CO₂ but suppresses N₂O emissions from soil // Global change biology. 2020. Vol. 26. No. 3. P. 1886-1898.
- Lugovaya D.L., Smirnova O.V., Zaprudina M.V., Aleynikov A.A., Smirnov V.E. Micromosaic structure and phytomass of ground vegetation in main types of dark conifer forests in the pechora-ilych state nature reserve // Russian Journal of Ecology. 2013. Vol. 44. No. 1. P. 3-10.
- Lukina N.V., Orlova M.A., Steinnes E., Artemkina N.A., Gorbacheva T.T., Smirnov V.E., Belova E.A. Mass-loss rates from decomposition of plant residues in spruce forests near the northern tree line subject to strong air pollution // Environmental Science and Pollution Research. 2017. Vol. 24. No. 24. P. 19874-19887.
- Lukina N.V., Tikhonova E.V., Orlova M.A., Bakhmet O.N., Kryshen A.M. ...& Zukert N.V. Associations between forest vegetation and the fertility of soil organic horizons in northwestern Russia // Forest ecosystems. 2019. Vol. 6. No.1. P. 34.
- Lukina N., Kuznetsova A., Tikhonova E., Smirnov V., Danilova M., Gornov A., Bakhmet O., Kryshen A., Tebenkova D., Shashkov M., Knyazeva S. Linking Forest Vegetation and Soil Carbon Stock in Northwestern Russia // Forests. 2020. Vol. 11. No. 9. P. 979.
- Maes S.L., Perring M.P., Depauw L., Bernhardt-Römermann M., Blondeel H., ... & Verheyen K. Plant functional trait response to environmental drivers across European temperate forest understorey communities // Plant Biology, 2020. Vol. 22. No. 3. P. 410-424.

- Maestre F.T., Quero J.L., Gotelli N.J., Escudero A., Ochoa V., Delgado-Baquerizo M., García-Palacios P.* Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands // *Science*. 2012. Vol. 335. No. 6065. P. 214-218.
- Makarov M.I., Buzin I.S., Tiunov A.V., Malysheva T.I., Kadulin M.S., Koroleva N.E.* Nitrogen isotopes in soils and plants of tundra ecosystems in the Khibiny Mountains // *Eurasian Soil Science*. 2019. Vol. 52. No. 10. P. 1195-1206.
- Makeschin F.* Earthworms (Lumbricidae: Oligochaeta): Important promoters of soil development and soil fertility [in:] *Fauna in soil ecosystems. Recycling processes, nutrient fluxes and agricultural production*. Benckiser G. (ed.). 1997. P. 173-223.
- Makkonen M., Berg M.P., Handa I.T., Hättenschwiler S., van Ruijven J., van Bodegom P.M., Aerts R.* Highly consistent effects of plant litter identity and functional traits on decomposition across a latitudinal gradient // *Ecology Letters*. 2012. Vol. 15. P. 1033-1041.
- Mamkin V., Kurbatova J., Avilov V., Ivanov D., Kuricheva O., A., Yaseneva I., Olchev A.* Energy and CO₂ exchange in an undisturbed spruce forest and clear-cut in the Southern Taiga // 2019. Vol. 265. P. 252-268.
- Manning P., Plas F., Soliveres S., Allan E., Maestre F.T., Mace G., Fischer M.* Redefining ecosystem multifunctionality // *Nature ecology & evolution*. 2018. Vol. 3. P. 427.
- McCarthy J.W.* Gap dynamics of forest trees: A review with particular attention to boreal forests // *Environmental Reviews*. 2001. Vol. 9. No. 1. P. 1-59.
- McDaniel J.P., Stromberger M.E., Barbarick K.A., Cranshaw W.* Survival of *Aporrectodea caliginosa* and its effects on nutrient availability in biosolids amended soil // *Applied soil ecology*. 2013. Vol. 71. P. 1-6.
- Migge-Kleian S., McLean M.A., Maerz J.C., Heneghan L.* The influence of invasive earthworms on indigenous fauna in ecosystems previously uninhabited by earthworms // *Biological Invasions*. 2006. Vol. 8. No. 6. P. 1275-1285.
- Moradi J., Vicentini F., Šimačková H., Pižl V., Tajovský K., Stary J., Frouz J.* An investigation into the long-term effect of soil transplant in bare spoil heaps on survival and migration of soil meso and macrofauna // *Ecological Engineering*. 2018. Vol. 110. P. 158-164.
- Mori A.S., Isbell F., Fujii S., Makoto K., Matsuoka S., Osono T.* Low multifunctional redundancy of soil fungal diversity at multiple scales // *Ecology letters*. 2016. Vol. 19. P. 249-259.
- Mori A.S., Lertzman K.P., Gustafsson L.* Biodiversity and ecosystem services in forest ecosystems: a research agenda for applied forest ecology // *Journal of Applied Ecology*. 2017. Vol. 54. No. 1. P. 12-27.
- Mouillot D., Villéger S., Scherer-Lorenzen M., Mason N.W.* Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality // *PloS one*. 2011. Vol. 6. No. 3. P. e17476.
- Mueller K.E., Eissenstat D.M., Hobbie S.E., Oleksyn J., Jagodzinski A.M., Reich P.B., Chawick O.A., Chorover J.* Tree species effects on coupled cycles of carbon, nitrogen and acidity in mineral soils at a common garden experiment // *Biogeochemistry*. 2015. Vol. 111. No. 1-3. P. 601-614.
- Muller R.N.* Nutrient relations of the herbaceous layer in deciduous forest ecosystems [in:] *The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America*. F.S. Gilliam, M.R. Roberts (eds.). New York: Oxford University Press, 2003. P. 15-37.
- Musco A., Bagnato S., Sidari M., Mercurio R.* A review of the roles of forest canopy gaps // *Journal of Forestry Research*. 2014. Vol. 25. No. 4. P. 725-736.
- Naeem S., Loreau M., Inchausti P.* Biodiversity and ecosystem functioning: the emergence

- of a synthetic ecological framework // Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives. 2002. P. 3-11.
- Ndiade-Bourobou D., Hardy O.J., Favreau B., Moussavou H., Nzengue E., Mignot A., Bouvet J.M.* Long-distance seed and pollen dispersal inferred from spatial genetic structure in the very low-density rainforest tree, *Baillonella toxisperma* Pierre, in Central Africa // *Molecular Ecology*. 2010. Vol. 19. No. 22. P. 4949-4962.
- Nebert L.D., Bloem J., Lubbers I.M., van Groenigen J.W.* Association of earthworm-denitrifier interactions with increased emission of nitrous oxide from soil mesocosms amended with crop residue // *Applied and Environmental Microbiology*. 2011. Vol. 77. No. 12. P. 4097-4104.
- Nichols E., Spector S., Louzada J., Larsen T., Amezcua S., Favila M.E., Network T.S.R.* Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles // *Biological Conservation*. 2008. Vol. 141. No. 6. P. 1461-1474.
- Niklasson M., Granström A.* Numbers and sizes of fires: long-term spatially explicit fire history in a Swedish boreal landscape // *Ecology* 2000. Vol. 81. P. 1484-1499.
- Novara A., Rühl J., La Mantia, T., Gristina L., La Bella, S., Tuttolomondo T.* Litter contribution to soil organic carbon in the processes of agriculture abandon // *Solid Earth*. 2015. Vol. 6. No. 2. P. 425-432.
- Nummi P., Kattainen S., Ulander P., Hahtola A.* Bats benefit from beavers: a facilitative link between aquatic and terrestrial food webs // *Biodiversity and Conservation*. 2011. Vol. 20. No. 4. P. 851-859.
- Nummi P., Holopainen S.* Restoring wetland biodiversity using research: Whole-community facilitation by beaver as framework // *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 2020. Vol. 30. No. 9. P. 1798-1802.
- Nygaard P.H., Strand L.T., Stuanes A.O.* Gap formation and dynamics after long-term steady state in an old-growth *Picea abies* stand in Norway: Above-and belowground interactions // *Ecology and evolution*. 2018. Vol. 8. No. 1. P. 462-476.
- O'Connor M.I., Gonzalez A., Byrnes J.E.K., Cardinale B.J., Duffy J.E., Gamfeldt L. ..., & Thompson P.L.* A general biodiversity-function relationship is mediated by trophic level // *Oikos*. 2017. Vol. 126. P. 18-31.
- Orlova M., Lukina N., Tutubalina O., Smirnov V., Isaeva G., Hofgaard F.* Soil nutrient's spatial variability in forest-tundra ecotones on the Kola Peninsula, Russia // *Biogeochemistry*. 2013. Vol. 113. P. 283-305.
- Osono T., Takeda H.* Accumulation and release of nitrogen and phosphorus in relation to lignin decomposition in leaf litter of 14 tree species // *Ecological Research*. 2004. Vol. 19. No. 6. P. 593-602.
- Paine R.T.* The *Pisaster-Tegula* interaction: Prey patches, predator food preference, and intertidal community structure // *Ecology*. 1969. Vol. 50. No. 6. P. 950-961.
- Paustian K., Lehmann J., Ogle S., Reay D., Robertson G.P., Smith P.* Climate-smart soils // *Nature*. 2016. Vol. 532. P. 49-57.
- pleistocenepark.ru (December, 12, 2020).
- Poeydebat C., Jactel H., Moreira X., Koricheva J., Barsoum N., Bauhu, J., ... & Gravel D.* Climate affects neighbour-induced changes in leaf chemical defences and tree diversity-herbivory relationships // *Functional Ecology*. 2020. P. 1-15.
- Pollierer M.M., Scheu S., Tiunov A.V.* Isotope analyses of amino acids in fungi and fungal feeding Diptera larvae allow differentiating ectomycorrhizal and saprotrophic fungi-based food chains // *Functional Ecology*. 2020. Vol. 34. No. 11. P. 2375-2388.
- Potapov A.M., Semenyuk I.I., Tiunov A.V.* Seasonal and age-related changes in the stable isotope composition ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) of millipedes and collembolans

- in a temperate forest soil // *Pedobiologia*. 2014. Vol. 57. No. 4-6. P. 215-222
- Potapov A.M., Tiunov A.V., Scheu S., Larsen T., Pollierer M.M.* Combining bulk and amino acid stable isotope analyses to quantify trophic level and basal resources of detritivores: a case study on earthworms // *Oecologia*. 2019. Vol. 189. No. 2. P. 447-460.
- Pretzsch H., Steckel M., Heym M., Biber P., Ammer C., Ehbrecht M., ... & Vast F.* Stand growth and structure of mixed-species and monospecific stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Q. robur* L., *Quercus petraea* (M att.) L ieb.) analysed along a productivity gradient through Europe // *European Journal of Forest Research*. 2020. Vol. 139. No. 3. P. 349-367.
- Pugnaire F.I., Morillo J.A., Peñuelas J., Reich P.B., Bardgett R.D., Gaxiola A., ... & Van Der Putten W.H.* Climate change effects on plant-soil feedbacks and consequences for biodiversity and functioning of terrestrial ecosystems // *Science advances*. 2019. Vol. 5. No. 11. P. eaaz1834.
- Pukkala T.* Instructions for optimal any-aged forestry, *Forestry* // *An International Journal of Forest Research*. 2018. Vol. 91. No. 5. P. 563-574.
- Pulleman M.M., Six J., Uyl A., Marinissen J.C.Y., Jongmans A.G.* Earthworms and management affect organic matter incorporation and microaggregate formation in agricultural soils // *Appl. Soil Ecol*. 2005. Vol. 29. P. 1-15.
- Pülzl H., Kleinschmit D., Arts B.* Bioeconomy – an emerging meta-discourse affecting forest discourses? // *Scandinavian Journal of Forest Research*. 2014. Vol. 29. No. 4. P. 386-393.
- Punttila P., Kilpeläinen J.* Distribution of mound-building ant species (*Formica* spp., Hymenoptera) in Finland: preliminary results of a national survey // *Annales Zoologici Fennici. – Finnish Zoological and Botanical Publishing Board*. 2009. Vol. 46. No. 1. P. 1-15.
- Rämö J., Tahvonen O.* Optimizing the harvest timing in continuous cover forestry // *Environmental and Resource Economics*. 2017. Vol. 67. P. 853-868.
- Rampino M.R., Shen S.Z.* The end-Guadalupian (259.8 Ma) biodiversity crisis: the sixth major mass extinction? // *Historical Biology*. 2019. P. 1-7.
- Reich P.B., Oleksyn J., Modrzyński J., Mrozinski P., Hobbie S.E., Eissenstat D.M., Tjoelker M.G.* Linking litter calcium, earthworms and soil properties: a common garden test with 14 tree species // *Ecology letters*. 2005. Vol. 8. No. 8. P. 811-818.
- Rooney T.P.* Deer impacts on forest ecosystems: a North American perspective // *Forestry: An International Journal of Forest Research*. 2001. Vol. 74. No. 3. P. 201-208.
- Roseberry J.L., Woolf A.* Habitat-population density relationships for white-tailed deer in Illinois // *Wildlife Society Bulletin*. 1998. P. 252-258.
- Rosenfeld E.J.* Assessing the ecological significance of linkage and connectivity for avian populations in urban areas. PhD thesis. University of Birmingham, 2012. 146 p.
- Saikkonen T., Vahtera V., Koponen S., Suominen O.* Effects of reindeer grazing and recovery after cessation of grazing on the ground-dwelling spider assemblage in Finnish Lapland // *PeerJ*. 2019. Vol. 7. P. e7330.
- Salemaa M., Derome J., Nojd P.* Response of boreal forest vegetation to the fertility status of the organic layer along a climatic gradient // *Boreal Environment Research*. 2008. Vol. 13. P. 48-66.
- Sandor M., Schrader S.* Earthworms affect mineralization of different organic amendments in a microcosm study // *Bulletin of University of Agricultural Sciences*

- and Veterinary Medicine Cluj-Napoca. Agriculture. 2007. Vol. 63. P. 442-447.
- Sauvadet M., Chauvat M., Brunet N., Bertrand I.* Can changes in litter quality drive soil fauna structure and functions? // *Soil Biology and Biochemistry*. 2017. Vol. 107. P. 94-103.
- Scharenbroch B.C., Bockheim J.G.* Impacts of forest gaps on soil properties and processes in old growth northern hardwood-hemlock forests // *Plant and soil*. 2007. Vol. 294. No. 1-2. P. 219-233.
- Scheller R.M., Mladenoff D.J.* An ecological classification of forest landscape simulation models: tools and strategies for understanding broad-scale forested ecosystems // *Landscape Ecology*. 2007. Vol. 22. No. 4. P. 491-505.
- Scherer-Lorenzen M.* The functional role of biodiversity in the context of global change [in:] *Forests and global change* (eds. D.A. Coomes, D.F.R.P. Burslem, W.D. Simonson). Cambridge: Cambridge University Press. 2013. P. 195-237.
- Schlick-Steiner B.C., Steiner F.M., Moder K., Seifert B., Sanetra M., Dyreson E., ... & Christian E.* A multidisciplinary approach reveals cryptic diversity in Western Palearctic Tetramorium ants (Hymenoptera: Formicidae) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2006. Vol. 40. No. 1. P. 259-273.
- Schliemann S.A., Bockheim J.G.* Methods for studying treefall gaps: a review // *Forest ecology and management*. 2011. Vol. 261. No. 7. P. 1143-1151.
- Schliemann S.A., Bockheim J.G.* Influence of gap size on carbon and nitrogen biogeochemical cycling in Northern hardwood forests of the Upper Peninsula, Michigan // *Plant and soil*. 2014. Vol. 377. No. 1-2. P. 323-335.
- Schmidt M.W., Torn M.S., Abiven S., Dittmar T., Guggenberger G., Janssens I. A., ... & Nannipieri P.* Persistence of soil organic matter as an ecosystem property // *Nature*. 2011. Vol. 478. No. 7367. P. 49.
- Schneider A.K., Hohenbrink T.L., Reck A., Zangerlé A., Schröder B., Zehe E., van Schaik L.* Variability of earthworm-induced biopores and their hydrological effectiveness in space and time // *Pedobiologia*. 2018. Vol. 71. P. 8-19.
- Schuldt A., Assmann T., Brezzi M., Buscot F., Eichenberg D., Gutknecht J., ... & Liu X.* Biodiversity across trophic levels drives multifunctionality in highly diverse forests // *Nature communications*. 2018. Vol. 9. No. 1. P. 2989.
- Seidl R., Fernandes P.M., Fonseca T.F., Gillet F., Jönsson A.M., ... & Mohren F.* Modelling natural disturbances in forest ecosystems: a review // *Ecological Modelling*. 2011. Vol. 222. No. 4. P. 903-924.
- Shanin V.N., Komarov A.S., Mikhailov A.V., Bykhovets S.S.* Modelling carbon and nitrogen dynamics in forest ecosystems of Central Russia under different climate change scenarios and forest management regimes // *Ecological Modelling*. 2011. Vol. 222. No. 14. P. 2262-2275.
- Shanin V., Mäkipää R., Shashkov M., Ivanova N., Shestibratov K., Moskalenko S., ... & Osipov A.* New procedure for the simulation of belowground competition can improve the performance of forest simulation models // *European Journal of Forest Research*. 2015. Vol. 134. No. 6. P. 1055-1074.
- Shanin V., Grabarnik P., Shashkov M., Ivanova N., Bykhovets S., Frolov P., Stamenov M.* Crown asymmetry and niche segregation as an adaptation of trees to competition for light: conclusions from simulation experiments in mixed boreal stands // *Mathematical and Computational Forestry and Natural-Resource Sciences*. 2020. Vol. 12. No. 1. P. 26-49.
- Shekhovtsov S.V., Rapoport I.B., Poluboyarova T.V., Geraskina A.P., Golovanova E.V., Peltek S.E.* Morphotypes and genetic diversity of *Dendrobaena*

- schmidti (Lumbricidae, Annelida) // Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2020. Vol. 24. No. 1. P. 48-54.
- Siemann E., Carrillo J.A., Gabler C.A., Zipp R., Rogers W.E. Experimental test of the impacts of feral hogs on forest dynamics and processes in the southeastern US // Forest Ecology and Management. 2009. Vol. 248. P. 546-533.
- Simmons L.W., Ridsdill-Smith T.J. (eds.). Ecology and evolution of dung beetles. Oxford: Blackwell Publishing, 2011. P. 1-20.
- Six J., Bossuyt H., Degryze S., Denef K.A. History of research on the link between (micro) aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics // Soil and Tillage Research. 2004. Vol. 79. No. 1. P. 7-31.
- Smirnova O.V., Toropova N.A. Potential vegetation and potential ecosystem cover // Biology Bulletin Reviews. 2017. Vol. 7. No. 2. P. 139-149.
- Smirnova O.V., Geraskina A.P. Current northern Eurasia forest condition: methods of analysis and restoration of natural biota in protected areas. literature review and recommendations for required research in protected areas // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2019. Vol. 4. No. 1. P. 1-12.
- Smirnova O.V., Shevchenko N.E., Khanina L.G., Bobrovsky M.V. Refugium of the boreal forests of the circumpolar Urals // Biology Bulletin. 2018. Vol. 45. No. 2. P. 223-229.
- Smirnova O.V., Geraskina A.P., Korotkov V.N. Natural zonality of the forest belt of Northern Eurasia: myth or reality? Part 1 (literature review) // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2020. Vol. 5. No. 1. P. 19-38.
- Sobek S., Tschardt T., Scherber C., Schiele S., Steffan-Dewenter I. Canopy vs. understory: Does tree diversity affect bee and wasp communities and their natural enemies across forest strata? // Forest Ecology and Management. 2009. Vol. 258. No. 5. P. 609-615.
- Söderbergh I., Ledermann T. Algorithms for simulating thinning and harvesting in five European individual-tree growth simulators: a review // Computers and Electronics in Agriculture. 2003. Vol. 39. No. 2. P. 115-140.
- Spurgeon D.J., Keith A.M., Schmidt O., Lammertsma D.R., Faber J.H. Land-use and land-management change: relationships with earthworm and fungi communities and soil structural properties // BMC ecology. 2013. Vol. 13. No. 1. P. 46.
- Steckel M., del Río M., Heym M., Aldea J., Bielak K., Brazaitis G., ... & Jansons A. Species mixing reduces drought susceptibility of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) – Site water supply and fertility modify the mixing effect // Forest Ecology and Management. 2020. Vol. 461. P. 117908.
- Storch D., Bohdalkova E., Okie J. The more-individuals hypothesis revisited: the role of community abundance in species richness regulation and the productivity–diversity relationship // Ecology Letters. 2018. Vol. 21. No. 6. P. 920-937.
- Sundqvist M.K., Wardle D.A., Olofsson E., Giesler R., Gundale M.J. Chemical properties of plant litter in response to elevation: subarctic vegetation challenges phenolic allocation theories // Functional Ecology. 2012. Vol. 26. No. 3. P. 1090-1099.
- Suominen O., Olofsson J. Impacts of semi-domesticated reindeer on structure of tundra and forest communities in Fennoscandia: a review // Annales Zoologici Fennici. 2000. Vol. 37. No. 4. P. 233-249.
- Swift M.J. Human impacts on biodiversity and ecosystem services: an overview [in:] The Fungal Community its Organization and Role in Ecosystems (eds. J. Dighton, J.F.

- White, P. Oudemans). Boca Raton, FL: CRC Press, 2005. P. 627-641.
- Symstad A.J., Tilman D., Willson, J., Knops J.M.* Species loss and ecosystem functioning: effects of species identity and community composition // *Oikos*. 1998. Vol. 81. P. 389-397.
- Talashilkar S.C., Bhangarath P.P., Mehta V.B.* Changes in chemical properties during composting of organic residues as influenced by earthworm activity // *Journal of the Indian Society of Soil Science*. 1999. Vol. 47. P. 50-53.
- TEEB: The Economics of Ecosystems and Biodiversity: Mainstreaming the Economics of Nature.* A synthesis of the approach, conclusions and recommendations of TEEB. Malta: Progress Press, 2010. 49 p.
- The afterlife of a tree.* Ed.: Bobiec A. WWF Poland, 2005. 248 p.
- Tobner C.M., Paquette A., Gravel D., Reich P.B., Williams L.J., Messier C.* Functional identity is the main driver of diversity effects in young tree communities // *Ecology letters*. 2016. Vol. 19. No. 6. P. 638-647.
- Tresch S., Frey D., Le Bayon R.C., Zanetta A., Rasche F., Fliessbach A., Moretti M.* Litter decomposition driven by soil fauna, plant diversity and soil management in urban gardens // *Science of the Total Environment*. 2019. Vol. 658. P. 1614-1629.
- Treseder K.K., Lennon J.T.* Fungal traits that drive ecosystem dynamics on land // *Microbiology and Molecular Biology Reviews*. 2015. Vol. 79. P. 243-262.
- Ulanova N.G.* The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review // *Forest ecology and management*, 2000. Vol. 135. No. 1-3. P. 155-167.
- Urban A.V., Prokushkin A.S., Korets M.A., Panov A.V., Gerbig C., Heimann M.* Influence of the Underlying Surface on Greenhouse Gas Concentrations in the Atmosphere Over Central Siberia // *Geography and Natural Resources*. 2019. Vol. 40. No. 3. P. 221-229.
- Van Breemen N., Finzi A.C.* Plant-soil interactions: ecological aspects and evolutionary implications // *Biogeochemistry*. 1998. Vol. 42. P. 1-19.
- Van der Plas F.* Biodiversity and ecosystem functioning in naturally assembled communities // *Biological Reviews*. 2019. Vol. 94. No. 4. P. 1220-1445.
- Van der Plas F., Manning P., Allan E., Scherer-Lorenzen M., Verheyen K., Wirth C., ... & Barbaro L.* Jack-of-all-trades effects drive biodiversity–ecosystem multifunctionality relationships in European forests // *Nature communications*. 2016. Vol. 7. No. 1. P. 1-11.
- Van der Plas F., Ratcliffe S., Ruiz-Benito P., Scherer-Lorenzen M., Verheyen K., Wirth C., ... & Bastias C.C.* Continental mapping of forest ecosystem functions reveals a high but unrealised potential for forest multifunctionality // *Ecology letters*. 2018. Vol. 21. No. 1. P. 31-42.
- Van Groenigen J.W., Lubbers I.M., Vos H.M., Brown G.G., De Deyn G.B., Van Groenigen K.J.* Earthworms increase plant production: a meta-analysis // *Scientific report*. 2014. Vol. 4. P. 63-65.
- Van Groenigen J.W., Van Groenigen K.J., Koopmans G.F., Stokkermans L., Vos H.M., Lubbers I.M.* How fertile are earthworm casts? A meta-analysis // *Geoderma*. 2019. Vol. 338. P. 525-535.
- Van Klink R., van Laar-Wiersma J., Vorst O., Smit C.* Rewilding with large herbivores: Positive direct and delayed effects of carrion on plant and arthropod communities // *PloS one*. 2020. Vol. 15. No. 1. P. e0226946.
- Van Meerbeek K., Muys B., Schowanek S.D., Svenning J.C.* Reconciling Conflicting Paradigms of Biodiversity Conservation: Human Intervention and Rewilding

- // BioScience. 2019. Vol. 69. No. 12. P. 997-1007.
- Vasile M. The vulnerable bison: practices and meanings of rewilding in the Romanian Carpathians // Conservation and Society. 2018. Vol. 16. No. 3. P. 217-231.
- Veen G.F.C., Olff H. Interactive effects of soil-dwelling ants, ant mounds and simulated grazing on local plant community composition // Basic and Applied Ecology. 2011. Vol. 12. No. 8. P. 703-712.
- Verheyen K., Vanhellemont M., Auge H., Baeten L., Baraloto C., Barsoum N., ... & Haase J. Contributions of a global network of tree diversity experiments to sustainable forest plantations // Ambio. 2016. Vol. 45. No. 1. P. 29-41.
- Vesterdal L., Clarke N., Sigurdsson B.D., Gundersen P. Do tree species influence soil carbon stocks in temperate and boreal forests? // Forest Ecology and Management. 2013. Vol. 309. P. 4-18.
- Vicente-Silva J., Bergamin R. S., Zanini K.J., Pillar V.D., Mülle S.C. Assembly patterns and functional diversity of tree species in a successional gradient of Araucaria forest in Southern Brazil // Natureza & Conservação. 2016. Vol. 14. No. 2. P. 67-73.
- Wagg C., Bender S.F., Widmer F., Van der Heijden M.G.A. Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2014. Vol. 11. No.14. P. 5266-5270.
- Wall D. Soil ecology and ecosystem services. Oxford, UK: Oxford University Press, 2012. 424 p.
- Wardle D.A. Communities and Ecosystems: Linking Aboveground and Belowground Components. New Jersey: Princeton Univ. Press, Princeton, 2002. 391 p.
- Whelan C.J., Şekercioğlu Ç.H., Wenny D.G. Why birds matter: from economic ornithology to ecosystem services // Journal of Ornithology. 2015. Vol. 156. No. 1. P. 227-238.
- Wikström P., Edenius L., Elfving B., Eriksson L., Lämas T., Sonesson J., Öhman K., Wallerman J., Waller C., Klintebäck F. The Heureka Forestry Decision Support System: An Overview // Mathematical & Computational Forestry & Natural Resource Sciences. 2011. Vol. 3. No. 2. P. 87-95.
- Wirthner S. The role of wild boar (*Sus scrofa* L.) rooting in forest ecosystems in Switzerland. A dissertation for the degree of doctor in science. Zurich, 2011. 103 p.
- Wright J.P., Jones C.G., Flecker A.S. An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness and the landscape scale // Oecologia. 2002. Vol. 132. P. 96-101.
- Wright J.P., Jones C.G. The concept of organisms as ecosystem engineers ten years on: progress, limitations, and challenges // BioScience. 2006. Vol. 56. No. 3. P. 203-209.
- Yamamoto S.-I. Forest Gap Dynamics and Tree Regeneration // Journal of Forest Research. 2012. Vol. 5. No. 4. P. 223-229.
- Yang X., Chen J. Plant litter quality influences the contribution of soil fauna to litter decomposition in humid tropical forests, southwestern China // Soil Biology and Biochemistry. 2009. Vol. 41. No. 5. P. 910-918.
- Yatso K.N., Lilleskov E.A. Effects of tree leaf litter, deer fecal pellets, and soil properties on growth of an introduced earthworm (*Lumbricus terrestris*): implications for invasion dynamics // Soil Biology and Biochemistry. 2016. Vol. 94. P. 181-190.
- Yokoyama K., Kai H., Koga T., Kawaguchi S. Effect of dung beetle, *Onthophagus lenzii* H. on nitrogen transformation in cow dung and dung balls // Soil Science and Plant Nutrition. 1991. Vol. 37. No. 2. P. 341-345.
- Zhang D.Q., Hui D., Luo Y., Zhou G. Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors // Journal of Plant Ecology. 2008. Vol. 1. No. 2. P. 85-93.

- Zhu J., Lu D., Zhang W. Effects of gaps on regeneration of woody plants: a meta-analysis // *Journal of Forestry Research*. 2014. Vol. 25. No. 3. P. 501-510.
- Zhang C., Mora P., Dai J., Chen X., Giusti-Miller S., Ruiz-Camach N., ... & Lavelle P. Earthworm and organic amendment effects on microbial activities and metal availability in a contaminated soil from China // *Applied Soil Ecology*. 2016. Vol. 104. P. 54-66.
- Zhang B., Jiang J., DeAngelis D.L., Fu Z., Zhang J. Similarity of plant functional traits and aggregation pattern in a subtropical forest // *Ecology and Evolution*. 2017. Vol. 7. No. 12. P. 4086-4098.
- Zimov S.A. Pleistocene park: return of the mammoths ecosystem // *Science*. 2005. Vol. 308. No. 5723. P. 796-798.
- Zimov S.A., Zimov N.S., Tikhonov A.N., Chapin III F.S. Mammoth steppe: a high-productivity phenomenon // *Quaternary Science Reviews*. 2012. Vol. 57. P. 26-45.
- Абатуров Б.Д. Млекопитающие как компонент экосистем (на примере растительных млекопитающих в полупустыне). М.: Наука, 1984. 288 с.
- Абатуров Б.Д., Смирнов К.А. Формирование древостоев на вырубках в лесах с разной плотностью популяции лося // *Бюллетень МОИП. Отдел биологический*. 1992. Т. 97. Вып. 3. С. 3-12.
- Алейников А.А. Состояние популяции и средообразующая деятельность бобра европейского на территории заповедника «Брянский лес» и его охранной зоны. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти: Институт экологии Волжского бассейна РАН, 2010. 22 с.
- Алексеев Е.В. Типы украинского леса. Правобережье. Киев, 1925. 64 с.
- Ананьева Н.Д., Полянская Л.М., Стольникова Е.В., Звягинцев Д.Г. Соотношение биомассы грибов и бактерий в профиле лесных почв // *Известия Российской академии наук. Серия биологическая*. 2010. № 3. С. 308-317.
- Антонец Н.В. Особенности роющей деятельности дикого кабана в поемных дубравах лесостепной и степной зон // *Заповідна справа в Україні*. 1998. Т. 4. Вып. 2. С. 18-24.
- Балодис М.М. Лесозоологические аспекты бобрового хозяйства в антропогенном ландшафте // *Лесоведение*. 1990. № 1. С. 29-37.
- Бахмет О.Н. Запасы углерода в почвах сосновых и еловых лесов Карелии // *Лесоведение*. 2018. № 1. С. 48-55.
- Битюцкий Н.П., Соловьева А.Н., Лукина Е.И., Олейник А.С., Завгородняя Ю.А., Демин В.В., Бызов Б.А. Экскреты дождевых червей – стимулятор минерализации соединений азота в почве // *Почвоведение*. 2007. № 4. С. 468-473.
- Бобкова К.С., Осипов А.Ф. Круговорот углерода в системе «фитоценоз-почва» в чернично-сфагновых сосняках средней тайги Республики Коми // *Лесоведение*. 2012. № 2. С. 11-18.
- Бобровский М.В. Лесные почвы Европейской России: биотические и антропогенные факторы формирования. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 359 с.
- Булавинцев В.И. Формирование населения мелких позвоночных на территориях, нарушенных открытыми разработками полезных ископаемых // *Зоологический журнал*. 1979. Т. 58. № 3. С. 1884-1887.
- Бызов Б.А. Зоомикробные взаимодействия в почве. М.: ГЕОС, 2005. 213 с.
- Быховец С.С., Комаров А.С. Простой статистический имитатор климата почвы с месячным шагом // *Почвоведение*. 2002. № 4. С. 443-452.
- Верещагин Н.К., Русаков О.С. Копытные Северо-Запада СССР (история, образ

- жизни и хозяйственное использование).
Л.: Наука, 1979. 309 с.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность* / Под ред. О.В. Смирновой. 2004. Кн. 1. М.: Наука. 479 с.
- Восточноевропейские широколиственные леса* / Под ред. О.В. Смирновой. М.: Наука, 1994. 364 с.
- Галушин В.М., Костин А.Б., Кубарева Н.Ю., Мечникова С.А., Романов М.С.* Значение микрофрагментов лесной растительности для сохранения разнообразия хищных птиц в агроценозах правобережья верхнего Дона // Редкие виды птиц Нечернозёмного центра России. Материалы совещания. М.: МПГУ, 1998. С. 174-179.
- Гераськина А.П.* Проблемы количественной оценки и учета фаунистического разнообразия дождевых червей в лесных сообществах // *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016. Vol. 2. No. 2. P. 1-9.
- Гераськина А.П., Киселева Л.Л., Карпачев А.П., Абадонова М.Н.* Влияние реинтродукции зубров на комплексы дождевых червей национального парка «Орловское Полесье» // *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2018. Vol. 3. No. 4. P. 1-21.
- Гераськина А.П.* Влияние дождевых червей разных морфо-экологических групп на аккумуляцию углерода в лесных почвах // *Вопросы лесной науки*. 2020. Т. 3. № 2. С. 1-20.
- Гиляров М.С.* Роль степных грызунов в происхождении энтомофауны и сорнополевой растительности // Докл. АН СССР. 1951. Т. 79. № 4. С. 69-71.
- Гиляров М.С., Криволицкий Д.А.* Жизнь в почве. М.: Молодая гвардия. 1985. 191 С.
- Голиченков М.В., Новосёлов А.Л., Марфенина О.Е., Добровольская Т.Г., Закалюкина Ю.В., Лапыгина Е.В., Замолодчиков Д.Г.* Микробиологическая характеристика муравейников *Lasius niger* // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. 2011. № 3. С. 334-339.
- Гончаров А.А.* Структура трофических ниш в сообществах почвенных беспозвоночных (мезофауна) лесных экосистем. Дис. ... канд. биол. наук. Москва: ИПЭЭ РАН им. Северцова А.Н., 2014. 177 с.
- Горнов А.В.* Зоогенная и фитогенная мозаичность и флористическое разнообразие влажных лугов Неруссо-Деснянского полесья // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 2011. Т. 116. Вып. 6. С. 64-69.
- Горнов А.В.* Роль роющих животных в поддержании флористического разнообразия лесных сообществ // Разнообразие и динамика лесных экосистем России. Под редакцией А.С. Исаева. Книга 2. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2013. С. 265-276.
- Горнов А.В.* Роль кабанов в поддержании популяций некоторых видов луговых растений в Неруссо-Деснянском полесье // Бюллетень Брянского отделения Русского ботанического общества. 2014. № 2 (4). С. 25-30.
- Гусев А.А.* Питание лося и изменение растительности в лесостепных дубравах // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 1983. Т. 88. Вып. 6. С. 46-50.
- Гусев А.А.* Функциональная роль диких копытных животных в заповедных биогеоценозах // Роль крупных хищников и копытных в биоценозах заповедников. М., 1986. С. 94-105.
- Дежкин В.В., Дьяков Ю.В., Сафонов В.Г.* Бобр. М.: Агропромиздат, 1986. 256 с.
- Демаков Ю.П.* Диагностика устойчивости лесных экосистем: методологические и методические аспекты. Йошкар-Ола, 2000. 416 с.

- Дженнингс С., Нуссбаум Р., Джадд Н., Эванс Т. Леса высокой природоохранной ценности: Практик. руководство / Пер. с англ. М., 2005. С. 48.
- Динесман Л.Г. Влияние диких млекопитающих на формирование древостоев. М.: АН СССР, 1961. 165 с.
- Дмитриенко В.К., Людвиг Н.Л. Влияние северного лесного муравья (*Formica aquilonia* Yagrov.) на видовой состав и развитие растений возле муравейника // Материалы 12 Всероссийского мирмекологического симпозиума. Новосибирск, 2005. С. 219-222.
- Дылис Н.В. Структура лесного биогеоценоза // Комаровские чтения. М.: Наука, 1969. Т. 21. 28 с.
- Дымина Г.Д. Луга Дальнего Востока (Зейско-Буреинское Приамурье). Новосибирск: Наука, 1985. 193 с.
- Евстигнеев О.И., Беляков К.В. Влияние деятельности бобра на динамику растительности малых рек (на примере заповедника «Брянский лес») // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 1997. Т. 102. Вып. 6. С. 34-41.
- Евстигнеев О.И., Воеводин П.В., Коротков В.Н., Мурашев И.А. Зоохория и дальность разноса семян в хвойно-широколиственных лесах Восточной Европы // Успехи современной биологии. 2013. Т. 133. № 4. С. 392-400.
- Евстигнеев О.И., Коротков В.Н., Браславская Т.Ю. Кабан и циклические микросукцессии в травяном покрове широколиственных лесов // Биогеоценотический покров Неруссо-Деснянского полесья: механизмы поддержания биологического разнообразия. Брянск: Заповедник «Брянский лес», 1999. С.131-142.
- Евстигнеев О.И., Рубашко Г.Е. Черный садовый муравей и циклические сукцессии в травяном покрове внутривисельных полях // Биогеоценотический покров Неруссо-Деснянского полесья: механизмы поддержания биологического разнообразия. Брянск: Заповедник «Брянский лес», 1999. С.143-161.
- Евстигнеев О.И., Солонина О.В. Зубр и поддержание биоразнообразия лугов (на примере заповедника Брянский лес) // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 2016. Т. 121. Вып. 2. С. 59-65.
- Завьялов Н.А., Крылов А.В., Бобров А.А., Иванов В.К., Дгебуадзе Ю.Ю. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. М.: Наука, 2005. 186 с.
- Завьялов Н.А. Бобры (*Castor fiber*, *C. canadensis*) – средообразователи и фитофаги // Успехи современной биологии. 2013. Т. 133. № 5. С. 502-528.
- Завьялова Л.Ф. Биогеоценотическая роль кабана в Дарвинском заповеднике и его значение в соседних сельхозугодьях // Научные исследования в заповедниках и национальных парках России (федеральный отчет за 1992–1993 годы). М., 1997. С. 99-100.
- Загидуллина А., Дробышев И. Сохранение и имитация естественного динамического разнообразия лесного покрова: обзор концепций и методических подходов // Устойчивое лесопользование. 2017. Т. 50. № 2. С. 22-31.
- Замолодчиков Д.Г., Коровин Г.Н., Уткин А.И., Честных О.В., Сонген Б. Углерод в лесном фонде и сельскохозяйственных угодьях России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. 212 с.
- Заугольнова Л.Б., Мартыненко В.Б. Определитель типов леса Европейской России. 2012. URL: <http://www.cepl.rssi.ru/bio/forest/> (дата обращения 14.12.2020).
- Заугольнова Л.Б. Типологического разнообразия лесной растительности. Мониторинг биологического разнообразия

- разия лесов России / Отв. ред. А.С. Исаев. М.: Наука, 2008. С. 174-179.
- Заугольнова Л.Б., Морозова О.В. Типология и классификация лесов европейской России: методические подходы и возможности их реализации // Лесоведение. 2006. № 1. С. 34-48.
- Захаров А.А. Муравей, семья, колония. М.: Наука, 1978. 144 с.
- Зенякин С.А., Онинченко В.Г. Опыт оценки масштабов роющей деятельности кавказского крота (*Talpa caucasica* Satunin) на альпийском лугу Тебердинского заповедника // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 1997. Т. 102. Вып. 3. С. 52-53.
- Злотин Р.И. Ходашева К.И. Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. М.: Наука, 1974. 217 с.
- Зрянин В.А. Влияние муравьев рода *Lasius* на почвы луговых биогеоценозов // Успехи современной биологии. 2003. Т. 123. № 3. С. 278-287.
- Исаев А.С., Гирс Г.И. Взаимодействие дерева и насекомых-ксилофагов. Новосибирск: Наука, 1975. 347 с.
- Исаев А.С., Киселев В.В., Ветрова В.Н. Влияние массового размножения большого черного хвойного усача на состояние лесных биогеоценозов // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеиздат, 1981. Т. 4. С. 20-31.
- Исаев А.С., Пальникова Е.Н., Суховольский В.Г., Тарасова О.В. Динамика численности лесных насекомых-филлофагов: модели и прогнозы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2015. 226 с.
- Казимиров Н.И., Волков А.Д., Зябченко С.С., Иванчиков А.А., Морозова Р.М. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера. Л.: Наука, 1977. 304 с.
- Казимиров Н.И., Морозова Р.М. Биологический круговорот веществ в ельниках Карелии. Л.: Наука, 1973. 175 с.
- Казьмин В.Д., Смирнов К.А. Зимнее питание, кормовые ресурсы и трофическое воздействие зубров на лесные фитоценозы Центрального Кавказа // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 1992. Т. 97. № 2. С. 26-35.
- Калякин В.Н., Турубанова С.А. Изменение видового состава и распространения ключевых видов (эдификаторов) мамонтового комплекса Восточной Европы с позднего плейстоцена до позднего голоцена // Восточно-европейские леса: история в голоцене и современность. 2004. Кн. 1. С. 96-117.
- Карпачевский Л.О. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1977. 312 с.
- Карпачевский Л.О., Дмитриев Е.А., Скворцова Е.А., Басевич В.Ф. Роль вывалов в формировании структуры почвенного покрова // Структура почвенного покрова и использование почвенных ресурсов. М.: Наука, 1978. С. 37-42.
- Карпачевский М., Аксенов Д., Есипова Е., Владимирова Н., Данилова И., Кобяков К., Журавлева И. Малонарушенные лесные территории России: современное состояние и утраты за последние 13 лет // Устойчивое лесопользование. 2015. Т. 42. № 2. С. 2-7.
- Карпечко Ю.В. Гидрологическая оценка антропогенного воздействия на водосборы в таежной зоне Европейского Севера России. Дис. ... докт. геогр. наук. СПб, 2004. 303 с.
- Карпечко Ю.В., Кондратьев С.А., Родионов В.З., Шмакова М.В. Особенности формирования испарения в различных по возрасту, условиям произрастания и продуктивности лесах // Гидрометеорология и экология. 2020. № 58. С. 49-67.

- Ковалев И.В., Ковалева Н.О. Пул лигниновых фенолов в почвах лесных экосистем // Лесоведение. 2016. № 2. С. 148-160.
- Ковалева Н.О., Ковалев И.В. Лигниновые фенолы в почвах как биомаркеры палеорастворимости // Почвоведение. 2015. № 9. С. 1073-1086.
- Козло П.Г., Ставровская Л.А. Влияние роющей деятельности кабана (*Sus scrofa* L.) на травяную растительность // Заповедники Белоруссии. Минск, 1974. Вып. 3. С.91-99.
- Козловская Л.С., Белоус А.П. Изменение органической части растительных остатков под влиянием олигохет // Взаимоотношения леса и болота. Под ред. Н.И. Пьявченко. М.: Наука, 1967. С. 43-55.
- Кондратьев С.А., Карпечко Ю.В., Шмакова М.В. Влияние вырубок леса на сток и вынос биогенных элементов с лесных водосборов Карелии (по данным математического моделирования) // Гидрометеорология и экология. 2020. № 59. С. 51-66.
- Концепция научно-технологической программы Союзного государства «Оценка и пути предотвращения рисков возникновения кризисных ситуаций в лесах при интенсификации лесного хозяйства». 2019 (www.cepl.rssi.ru).
- Коротков В.Н. Восстановление природных разновозрастных лесов // Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования. 2016. С. 373-376.
- Коротков В.Н. Основные концепции и методы восстановления природных лесов Восточной Европы // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2017. Vol. 2. No. 1. DOI:10.21685/2500-0578-2017-1-1.
- Корочкина Л.Н. Древесная растительность в питании зубров Беловежской Пуши // Беловежская Пуша. Минск, 1969а. С. 120-126.
- Корочкина Л.Н. Видовой состав лесной травянистой растительности в питании зубров Беловежской Пуши // Беловежская Пуша. Минск, 1969б. С. 204-221.
- Корочкина Л.Н. Район обитания и стациональное размещение зубров в Беловежской пуше // Беловежская пуша. Исследования. Минск: Ураджай, 1973. Вып. 7. С. 148-165.
- КПНИ-2017: Комплексный план научных исследований «Экологические и социально-экономические угрозы деградации лесов России в условиях глобальных изменений и пути их предотвращения» (www.cepl.rssi.ru).
- Кудеяров В.Н., Заварзин Г.А., Благодатский С.А., Борисов А.В., Воронин П.Ю. ... & Чертов О.Г. Пулы и потоки углерода в наземных экосистемах России. М.: Наука, 2007. 315 с.
- Кузьмина Е.В., Ольчев А.В., Розинкина И.А., Ривин Г.С., Никитин М.А. Применение климатической версии модели cosmo для оценки влияния изменения лесистости центральных районов Европейской территории России на региональные метеорологические условия // Метеорология и гидрология. 2017. № 9. С. 48-58.
- Куркин К.А. Системные исследования динамики лугов. М.: Наука, 1976. 284 с.
- Курчева Г.Ф. Роль почвенных животных в разложении и гумификации растительных остатков. М.: Наука, 1971. 156 с.
- Кутюва О.В. Влияние дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) на биоту и органическое вещество дерново-подзолистых почв при разных системах землепользования. Автореф. дис. ... канд. с-х. наук. М., 2012. 27 с.
- Левина Р.Е. Способы распространения плодов и семян. М., 1957. 360 с.

- Логофет Д.О., Евстигнеев О.И., Алейников А.А., Морозова А.О. Сукцессия, вызванная жизнедеятельностью бобра (*Castor fiber* L.): I. Уроки калибровки простой марковской модели // Журнал общей биологии. 2014. Т. 75. № 2. С. 95-103.
- Логофет Д.О., Евстигнеев О.И., Алейников А.А., Морозова А.О. Сукцессия, вызванная жизнедеятельностью бобра (*Castor fiber* L.): II. Уточненная марковская модель // Журнал общей биологии. 2015. Т. 76. № 2. С. 126-145.
- Лукина Н.В., Никонов В.В. Биогеохимические циклы в лесах Севера в условиях аэротехногенного загрязнения. В 2-х ч. Ч. 1. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 1996. 213 с. Ч. 2. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 1996. 192 с.
- Лукина Н.В., Никонов В.В. Питательный режим лесов северной тайги: природные и техногенные аспекты. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 1998. 316 с.
- Лукина Н.В., Орлова М.А., Исаева Л.Г. Плодородие лесных почв как основа взаимосвязи почва-растительность // Лесоведение. 2010. №5. С. 45-56.
- МЕА: Millennium Ecosystem Assessment. Ecosystems and Human Wellbeing: Synthesis. Washington, DC: Island Press. 2005. (URL:<http://www.millenniumassessment.org/en/Reports.aspx#>) (дата обращения 13.12.2020).
- Манаков К.Н., Никонов В.В. Биологический круговорот минеральных элементов и почвообразование в ельниках Крайнего Севера. Л.: Наука, 1981. 196 с.
- Методические рекомендации по воспроизводству разновозрастных широколиственных лесов европейской части СССР (на основе популяционного анализа) / Под ред. О.В. Смирнова, Р.В. Попадюк, А.А. Чистякова и др. М.: ВАСХНИЛ, 1989. 19 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Метод классификации растительности по Браун-Бланке в России // Журнал общей биологии. 2009. Том 70. № 1. С. 66-77.
- Млекопитающие в наземных экосистемах / Отв. ред. В.Е. Соколов, Г.В. Кузнецов. М.: Наука, 1985. 289 с.
- Наконечный Н.В. Экологическое значение ходов обыкновенного крота (*Talpa europaea* L., 1758) в формировании фаунистических комплексов в лесной зоне Западной Сибири. Дис. ... канд. биол. наук. Сургут: СурГУ, 2013. 176 с.
- Немцев А.С., Раутиан Г.С., Пузаченко А.Ю., Сипко Т.П., Калабушкин Б.А., Мироненко И.В. Зубр на Кавказе. Майкоп: Качество, 2003. 292 с.
- Никонов В.В., Лукина Н.В. Биогеохимические функции лесов на северном пределе распространения. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 1994. 315 с.
- Онучин А.А. Влагооборот горных лесов Сибири: Локальные и региональные особенности. Дис. ... докт. бил. наук. Красноярск, 2003. 222 с.
- Орлова М.А. Элементарная единица лесного биогеоценологического покрова для оценки экосистемных функций лесов // Труды Карельского научного центра. Серия Экологические исследования. 2013. № 6. С. 126-132.
- Орлова М.А., Лукина Н.В., Камаев И.О., Смирнов В.Э., Кравченко Т.В. Мозаичность лесных биогеоценозов и продуктивность почв // Лесоведение. 2011. № 6. С. 39-48.
- Орлова М.А., Лукина Н.В., Смирнов В.Э., Артемкина Н.А. Влияние ели на кислотность и содержание элементов питания в почвах северотаежных ельников кустарничково-зеленомошных // Почвоведение. 2016. № 11. С. 1355-1367.

- Осипов А.Ф.* Эмиссия диоксида углерода с поверхности почвы сосняка чернично-сфагнового средней тайги // Почвоведение. 2013. № 5. С. 619-626.
- Осипов А.Ф.* Эмиссия диоксида углерода с поверхности почвы спелого сосняка черничного в средней тайге Республики Коми // Лесоведение. 2015. № 5. С. 356-366.
- Осипов А.Ф., Бобкова К.С.* Биологическая продуктивность и фиксация углерода среднетаежными сосняками при переходе из средневозрастных в спелые // Лесоведение. 2016. № 5. С. 346-354.
- Пахомов А.Е.* Формирование почвенной мезофауны под воздействием роющих млекопитающих в байрачных дубравах Присамарья // Вестник зоологии. 2003. Т. 37. № 1. С. 41-48.
- Пахомов А.Е., Булахов В.Л., Бобылев Ю.П.* Характер, величина и масштабы роющей деятельности крота в долинных лесах степной Украины // Охрана и рациональное использование защитных лесов степной зоны. Днепропетровск, 1987. С. 106-114.
- Перель Т.С.* Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. М., Наука, 1979. 272 с.
- Погребняк П.С.* Основы лесной типологии. Киев: АН УССР, 1955. 456 с.
- Полянская Л.М., Юмаков Д.Д., Тюгай З.Н., Степанов А.Л.* Соотношение грибов и бактерий в темногумусовой лесной почве // Почвоведение. 2020. № 9. С. 1094-1099.
- Раменский Л.Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. Л.: Сельхозгиз, 1938. 620 с.
- Растительноядные животные в биогеоценозах суши:* Материалы всесоюз. совещ., Валдай, 3-6 июня 1984 г. / Отв. ред. Б.Д. Абатуров, А.А. Тишков. М.: Наука, 1986. 189 с.
- Рафес П.М.* Роль и значение растительноядных насекомых в лесу. М.: Наука, 1968. 233 с.
- Ремезов Н.П.* О роли леса в почвообразовании // Почвоведение. 1953. № 12. С. 74-83.
- Ремезов Н.П.* Еще о роли леса в почвообразовании // Почвоведение. 1956. № 4. С. 70-79.
- Рожков А.С.* Дерево и насекомое. Новосибирск: Наука, 1981. 194 с.
- Романов М.С., Евстигнеев О.И.* Местообитания хищных птиц и черного аиста в связи с пространственной структурой лесного покрова // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2016. Т. 1. № 3. С. 1-20.
- Рубашко Г.Е., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э.* Динамика растительности группировок муравейников *Formica rufa* // Зоологический журнал. 2010. Т. 89. № 12. С. 1448-1455.
- Саблина Т.Б.* Копытные Беловежской Пути. М.: Наука, 1955. 192 с.
- Семенов М.В.* Метабаркодинг и метагеномика в почвенно-экологических исследованиях: успехи, проблемы и возможности // Журнал общей биологии. 2019. Т. 80. № 6. С. 403-417.
- Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Басевич В.Ф.* Экологическая роль ветровалов. М.: «Лесная промышленность», 1983. 192 с.
- Скляр Г.А.* К вопросу о деятельности кротов в почвах дерново-подзолистой зоны // Почвоведение. 1953. № 8. С. 51-57.
- Смирнов В.Э.* Функциональная классификация растений методами многомерной статистики // Математическая биология и биоинформатика. 2007. Т. 2. № 1. С. 1-17.
- Смирнова О.В.* Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 207 с.
- Смирнова О.В.* Популяционная организация биоценологического покрова

- лесных ландшафтов // Успехи современной биологии. 1998. Т. 118. № 2. С. 148-165.
- Смирнова О.В. Природная организация биогеоценологического покрова лесного пояса Восточной Европы. Теоретические представления биогеоценологии и популяционной биологии // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука, 2004. Кн. 1. С. 14-25.
- Смирнова О.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э. Эколого-ценологические группы в растительном покрове лесного пояса Восточной Европы // Восточно-Европейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука, 2004. Кн. 1. С. 165-175.
- Соловьев В.А. Биология и хозяйственное значение барсуков Вятско-Камского междуречья. Дис. ... канд. биол. наук. Киров, 2007. 162 с.
- Средообразующая деятельность животных: материалы к совещанию 17-18 дек. 1970 г. / Отв. ред. Ю.А. Исаков и др. М.: Наука, 1970. 101 с.
- Стриганова Б.Р. Исследование роли мокриц и дождевых червей в процессах гумификации разлагающейся древесины // Почвоведение. 1968. № 8. С. 85-90.
- Стриганова Б.Р. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука, 1980. 244 с.
- Стриганова Б.Р. Структура и функции сообществ почвообитающих животных // Структурно-функциональная роль почв и почвенной биоты в биосфере. Добровольский Г.В. (ред.). М.: Наука, 2003. С. 151-173.
- Сукачев В.Н. Динамика лесных биогеоценозов. Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964. С. 458-486.
- Сукачев В.Н. Растительные сообщества. М.: Книга, 1928. 232 с.
- Сукачев В.Н. Терминология основных понятий фитоценологии // Современная ботаника. 1935. Vol. 5. P. 11-21.
- Сукачев В.Н. Основы лесной типологии и биогеоценологии. Избранные труды. Л.: Наука, 1972. 418 с.
- Тиунов А.В., Кузнецова Н.А. Средообразующая деятельность норных дождевых червей (*Lumbricus terrestris* L.) и пространственная организация почвенной биоты // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. 2000. № 5. С. 606-617.
- Тиунов А.В. Метабиоз в почвенной системе: влияние дождевых червей на структуру и функционирование почвенной биоты. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИПЭЭ, 2007. 44 с.
- Тихомирова Л.Г. О влиянии роющей деятельности крота на растительность лугов Московской области // Структура и функционально-биогеоценологическая роль животного населения суши. Материалы совещания МОИП. Секция зоологии. М.: Наука, 1967. С. 97-99.
- Толкач В.Н., Дворак Л.Е. Изменение надземной фитомассы живого напочвенного покрова под влиянием диких копытных // Беловежская пуца. 1980. Вып. 4. С. 29-38.
- Торопова Н.А. Роль гетеротрофов в формировании мозаично-ярусной структуры лесов // Восточноевропейские широколиственные леса. М.: Наука, 1994. С. 228-241.
- Удра И.Ф. Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии. Киев: АН УССР, 1988. 197 с.
- Формозов А.Н. Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания. М.: Наука, 1976. 309 с.
- Формозов А.Н. Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания. М.: ЛКИ, 2010. 312 с.

- Фридланд В.М. Проблемы географии генезиса и классификации почв. М.: Наука, 1986. 243 с.
- Фридман В.С., Еремкин Г.С., Захарова Н.Ю. Возвратная урбанизация-последний шанс на спасение уязвимых видов птиц Европы? // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2016. Т. 1. № 4. С. 1-58.
- Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Смирнов В.Э., Грозовская И.С., Романов М.С., Лукина Н.В., Исаева Л.Г. Функциональные группы видов и микрогруппировки лесного напочвенного покрова для моделирования его динамики // Математическая биология и биоинформатика. 2015. № 1. С. 15-33.
- Ходашева К.С., Елисеева В.И. Роль позвоночных животных – потребителей ветошных кормов в круговороте зольных элементов (на примере лесостепных дубров) // Средаобразующая деятельность животных. М.: Изд-во МГУ, 1970. С. 52-54.
- Холодова М.В., Белоусова И.П. Потребление и усвоение питательных веществ и энергии зубрами (*Bison bonasus*) // Зоологический журнал. 1989. Т. 68. Вып. 12. С. 107-117.
- Чернов И.Ю., Марфенина О.Е. Адаптивные стратегии грибов в связи с освоением наземных местообитаний // Палеопочвы и индикаторы континентального выветривания в истории биосферы. М.: ПИН РАН, 2010. С. 95-111.
- Чернова Н.М. Экологические сукцессии при разложении растительных остатков. М.: Наука, 1977. 199 с.
- Чумаченко С.И., Смирнова О.В. Моделирование сукцессионной динамики насаждений // Лесоведение. 2009. № 6. С. 3-17.
- Шанин В.Н., Грабарник П.Я., Быховец С.С., Чертов О.Г., Припутина И.В., Шашков М.П., ... & Ручинская Е.В. Параметризация модели продукционного процесса для доминирующих видов деревьев Европейской части РФ в задачах моделирования динамики лесных экосистем // Математическая биология и биоинформатика. 2019. Т. 14. № 1. С. 54-76.
- Шевченко Н.Е. Роль *Bison bonasus* (Linnaeus, 1758) в формировании мозаики природного лесного покрова Восточной Европы. Сообщение первое. Динамика ареала и особенности трофической и топической деятельности европейского зубра в позднем голоцене на территории Восточной Европы // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2016. Т. 1. № 2. С. 1-41.
- 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. № 3. С. 163-176.
- Яницкая Т. Практическое руководство по выделению лесов высокой природоохранной ценности. Всемирный фонд дикой природы (WWF). М., 2008. 136 с.

REFERENCES

- Abaturov B.D., *Mlekovpitayushchie kak komponent ekosistem (na primere rastitel'noyadnyh mlekovpitayushchih v polupustyne)* (Mammals as a component of ecosystems (on the example of herbivorous mammals in a semi-desert), Moscow: Nauka, 1984, 288 p.
- Abaturov B.D., Smirnov K.A., *Formirovanie drevostoev na vyrubkah v lesah s raznoj plotnost'yu populjacji losya* (Formation of stands in clearings in forests with different densities of elk populations), *Vyulleten' MOIP. Otdel biologicheskij*, 1992, Vol. 97, No. 3, pp. 3-12.
- Aerts R., Nitrogen partitioning between resorption and decomposition pathways: a

- trade-off between nitrogen use efficiency and litter decomposibility? *Oikos*, 1997, Vol. 80, No 3, pp. 603-606.
- Alban D.H., Berry E.C., Effects of earthworm invasion on morphology, carbon, and nitrogen of a forest soil, *Appl. Soil Ecol.*, 1994, Vol. 1, pp. 243-249.
- Alejnikov A.A., *Sostoyanie populyacii i sredopreobrazuyushchaya deyatel'nost' bobra evropejskogo na territorii zapovednika «Bryanskij les» i ego ohrannoj zony* (The state of the population and the environment-transforming activity of the European beaver on the territory of the reserve "Bryansk Les" and its buffer zone, Candidate's biol. sci. thesis), Tol'yatti: Institut ekologii Volzhskogo bassejna RAN, 2010, 22 p.
- Alekseev E.V., *Tipy ukrainskogo lesa. Pravoberezh'e* (Types of Ukrainian forest. Right bank), Kiev, 1925, 64 p.
- Anan'eva N.D., Polyanskaya L.M., Stol'nikova E.V., Zvyagincev D.G., Sootnoshenie biomassy gribov i bakterij v profile lesnyh pochv (Fungal to bacterial biomass ratio in the forest soil profile), *Izvestiya Rossijskoj akademii nauk. Seriya biologicheskaya*, 2010, No. 3, pp. 308-317.
- Anderegg W., Konings A., Trugman A.Yu.K., Bowling D., Karp D., Pacala S., Sperry J., Sulman B., Can plant functional diversity buffer forest ecosystem responses to drought? *Geophysical Research Abstracts*, 2018, Vol. 20, p. 8935.
- Ansink E., Hein L., Hasund K.P., To value functions or services? An analysis of ecosystem valuation approaches, *Environmental Values*, 2008, Vol. 17, No 4, pp. 489-503.
- Antonec N.V., Osobennosti royushchej deyatel'nosti dikogo kabana v poemnyh dubravah lesostepnoj i stepnoj zon (Features of burrowing activity of wild boar in the floodplain oak forests of the forest-steppe and steppe zones), *Zapovidna sprava v Ukraini*, 1998, Vol. 4, Issue 2, pp. 18-24.
- Artemkina N.A., Orlova, M.A., Lukina N.V. Micromosaic Structure of Vegetation and Variability of the Chemical Composition of L Layer of the Litter in Dwarf Shrub-Green Moss Spruce Forests of the Northern Taiga, *Contemporary Problems of Ecology*, 2018, Vol. 11, No 7, pp. 754-761.
- Ashwood F., Vanguelova E.I., Benham S., Butt K.R., Developing a systematic sampling method for earthworms in and around deadwood, *Forest Ecosystems*, 2019, Vol. 6, No 33, pp. 1-12.
- Augusto L., Ranger J., Binkley D., Rothe A., Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility, *Annals of Forest Science*, 2002, No 59, pp. 233-253
- Augustynczyk A.L.D., Gutsch M., Basile M., Suckow F., Lasch P., Yousefpour R., Hanewinkel M., Socially optimal forest management and biodiversity conservation in temperate forests under climate change, *Ecological Economics*, 2020, Vol. 169, Article: 106504.
- Baeten L., Bruelheide H., van der Plas F., Kambach S., Ratcliffe S. ..., & Scherer-Lorenzen M., Identifying the tree species compositions that maximize ecosystem functioning in European forests, *Journal of Applied Ecology*, 2019, Vol. 56, No 3, pp. 733-744.
- Bagyaraj D.J., Ashwin R., Soil biodiversity: role in sustainable horticulture, *Biodivers. Hortic. Crops.*, 2017, Vol. 5, pp. 1-18.
- Bahmet O.N., Zapasy ugleroda v pochvah osnovnyh i elovyh lesov Karelii (Carbon storages in soils of pine and spruce forests in Karelia), *Lesovedenie*, 2018, No. 1, pp. 48-55.
- Balodis M.M., Lesoekologicheskie aspekty bobrovogo hozyajstva v antropogennom landshafte (Forest-ecological aspects of beaver farming in the anthropogenic landscape), *Lesovedenie*, 1990, No. 1, pp. 29-37.

- Bang H.S., Lee J.-H., Kwon O.S., Na Y.E., Jang Y.S., Kim W.H. Effects of paracoprid dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) on the growth of pasture herbage and on the underlying soil, *Applied soil ecology*, 2005, Vol. 29, pp. 165-171.
- Barber N.A., Hosler S.C., Whiston P., Jones H.P., Initial Responses of Dung Beetle Communities to Bison Reintroduction in Restored and Remnant Tallgrass, *Natural Areas Journal*, 2019, Vol. 39, No 4, pp. 420-428.
- Bauhus J., Baber K., Müller J., *Dead Wood in Forest Ecosystems*, Oxford: Oxford University Press, 2018, pp. 1-16.
- Baum C., El-Tohamy W., Gruda N., Increasing the productivity and product quality of vegetable crops using arbuscular mycorrhizal fungi: a review, *Scientia Horticulturae*, 2015, Vol. 187, pp. 131-141.
- Begon M., Harper J.L., Townsend C.R., *Ecology: Individuals, Populations and Communities*, Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1986, 1068 p.
- Bender S.F., Wagg C., van der Heijden M.G., An underground revolution: biodiversity and soil ecological engineering for agricultural sustainability, *Trends in ecology & evolution*, 2016, Vol. 31, No. 6, pp. 440-452.
- Berg B., Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils, *Forest Ecology and Management*, 2000, Vol. 133, pp. 13-22.
- Beringer J., Hutley L.B., Hacker J.M., Neining B. Patterns and processes of carbon, water and energy cycles across northern Australian landscapes: from point to region, *Agricultural and Forest Meteorology*, 2011, Vol. 151, No 11, pp. 1409-1416.
- Binkley D., Giardina Ch., Why do trees affect soils? The Warp and Woof of tree-soil interactions, *Biogeochemistry*, 1998, No 42, pp. 89-106.
- Bityuckij N.P., Solov'eva A.N., Lukina E.I., Olejnik A.S., Zavgorodnyaya Yu.A., Demin V.V., Byzov B.A., Ekskrety dozhdevykh chervej – stimulyator mineralizacii soedinenij azota v pochve (Stimulating effect of earthworm excreta on the mineralization of nitrogen compounds in soil), *Pochvovedenie*, 2007, No. 4, pp. 468-473.
- Bobek B., Perzanowski K., Energy and matter flow through ungulates [in:] *Forest Ecosystems in Industrial Regions*, W. Grodziriski, J. Weiner, P.F. Maycock (Eds.), Berlin: Springer-Verlag, 1984, pp. 121-125.
- Bobkova K.S., Osipov A.F., Krugovorot ugleroda v sisteme “fitocenoz-pochva” v chernichno-sfagnovykh sosnyakah srednej tajgi Respubliki Komi (Carbon cycling in system “phytocenosis-soil” in bilberry-sphagnum pine forests of the middle taiga (Republic of Komi), *Lesovedenie*, 2012, No. 2, pp. 11-18.
- Bobrovskij M.V., *Lesnye pochvy Evropejskoj Rossii: bioticheskie i antropogennye faktory formirovaniya* (Forest soils in European Russia: biotic and anthropogenic factors in pedogenesis), Moscow: Tovarishhestvo nauchnyh izdanij KMK, 2010, 359 p.
- Bognounou F., Hulme P.E., Oksanen L., Suominen O., Olofsson J., Role of climate and herbivory on native and alien conifer seedling recruitment at and above the Fennoscandian tree line, *Journal of Vegetation Science*, 2018, Vol. 29, No 4, pp. 573-584.
- Bohlen P.J., Pelletier D.M., Groffman P.M., Fahey T.J., Fisk M.C., Influence of earthworm invasion on redistribution and retention of soil carbon and nitrogen in northern temperate forests, *Ecosystems*, 2004, Vol. 7, pp. 13-27.
- Bolton B., *Identification guide to the ant genera of the world*, Harvard University Press, 1994, 222 p.

- Borges J.G., Nordström E.M., Garcia-Gonzalo J., Hujala T., Trasobares A. (Eds.), Computer-based tools for supporting forest management. The experience and the expertise world-wide, Report of Cost Action FP 0804 Forest Management Decision Support Systems (FORSYS), Sveriges Lantbruks universitet. Institutionen för skoglig resurshushållning, Umeå, 2014.
- Bottinelli N., Capowiez Y., Earthworm ecological categories are not functional groups, *Biology and Fertility of Soils*, 2020, pp. 1-3.
- Bouche M.B., *Lombriciens de France: écologie et systématique*, Paris: Institut national de la recherche agronomique, 1972, 671 p.
- Boze B.G., Hernandez A.D., Huffman M.A., Moore J., Parasites and dung beetles as ecosystem engineers in a forest ecosystem, *Journal of insect behavior*, 2012. Vol. 25, No 4, pp. 352-361.
- Bradford M.A., Wood S.A., Bardgett R.D., Black H.I., Bonkowski M., Eggers T., Jones T.H., Discontinuity in the responses of ecosystem processes and multifunctionality to altered soil community composition, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2014, Vol. 111, No 40, pp. 14478-14483.
- Brown J., Scholtz C.H., Janeau J.-L., Grellier S., Podwojewski P., Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) can improve soil hydrological properties, *Applied soil ecology*, 2010, Vol. 46, pp. 9-16.
- Brussaard L., Soil fauna, guilds, functional groups and ecosystem processes, *Applied soil ecology*, 1998, Vol. 9, No 1-3, pp. 123-135.
- Bugmann H., A review of forest gap models, *Climatic Change*, 2001, Vol. 51, pp. 259-305.
- Bulavincev V.I., Formirovanie naseleniya melkih pozvonochnyh na territoriyah, narushennyh otkrytymi razrabotkami poleznyh iskopaemyh (Formation of the population of small vertebrates in territories disturbed by opencast mining of minerals), *Zoologicheskij zhurnal*, 1979, Vol. 58, No. 3, pp. 1884-1887.
- Burtelow A.E., Bohlen P.J., Groffman P.M., Influence of exotic earthworm invasion on soil organic matter, microbial biomass and denitrification potential in forest soils of the northeastern United States, *Appl. Soil Ecol.*, 1998, Vol. 9, pp. 197-202.
- Buse J., Ranius T., Assmann T., An endangered longhorn beetle associated with old oaks and its possible role as an ecosystem engineer, *Conservation Biology*, 2008a, Vol. 22, pp. 329-337.
- Buse J., Zabransky P., Assmann T., The xylobiontic beetle fauna of old oaks colonised by the endangered longhorn beetle *Cerambyx cerdo* Linnaeus, 1758 (Coleoptera: Cerambycidae), *Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Entomol.*, 2008b, Vol. 16, pp. 109-112.
- Butt K.R., Earthworms in soil restoration: lessons learned from United Kingdom case studies of land reclamation, *Restoration Ecology*, 2008, Vol. 16, No 4, pp. 637-641.
- Byhovec S.S., Komarov A.S., Prostož statisticheskij imitator klimata pochvy s mesyachnym shagom (Simple statistical simulator of soil climate with a monthly step), *Pochvovedenie*, 2002, No. 4, pp. 443-452.
- Byrnes J., Lefcheck J.S., Gamfeldt L., Griffin J.N., Isbell F., Hector A., Multifunctionality does not imply that all functions are positively correlated, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, Vol. 111, No 51, pp. e5490.
- Byzov B.A., *Zoomikrobnnye vzaimodejstviya v pochve* (Zoomicrobial interactions in soil), Moscow: GEOS, 2005, 213 p.
- Cadotte M.W., Carscadden K., Mirotchnick N., Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological

- processes and services, *Journal of Applied Ecology*, 2011, Vol. 48, pp. 1079-1087.
- Cajander A.K., The theory of forest types, *Acta Philosophica Fennica*, 1926, Vol. 29, pp. 1-108.
- Cao J., Wang C., Dou Z., Liu M., Ji D., Hyphospheric impacts of earthworms and arbuscular mycorrhizal fungus on soil bacterial community to promote oxytetracycline degradation, *Journal of hazardous materials*, 2018, Vol. 341, pp. 346-354.
- Cardinale B.J., Matulich K.L., Hooper D.U., Byrnes J.E., Duffy E., Gamfeldt L., ... & Gonzalez A., The functional role of producer diversity in ecosystems, *American journal of botany*, 2011, Vol. 98, No 3, pp. 572-592.
- Carlile M.J., Watkinson S.C., Gooday G.W., Fungal diversity, *The fungi*, Academic Press, 2001, 2nd ed., pp. 11-84.
- Chaer G., Fernandes M., Myrold D., Bottomley P., Comparative resistance and resilience of soil microbial communities and enzyme activities in adjacent native forest and agricultural soils, *Microbial ecology*, 2009, Vol. 58, pp. 414-424.
- Chambers J.Q., Negron-Juarez R.I., Marra D.M., Di Vittorio A., Tews J., Roberts D., ... & Higuchi N., The steady-state mosaic of disturbance and succession across an old-growth Central Amazon forest landscape, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2013. Vol. 110, No 10, pp. 3949-3954.
- Chernov I.YU., Marfenina O.E., Adaptivnye strategii gribov v svyazi s osvoeniem nazemnyh mestoobitanij (Adaptive strategies of fungi in connection with the development of terrestrial habitats), In: *Paleopochvy i indikatory kontinental'nogo vyvetrivaniya v istorii biosfery* (Fossil soil and indicators of continental weathering in the history of the biosphere), Moscow: PIN RAN, 2010, pp. 95-111.
- Chernova N.M., *Ekologicheskie sukcesii pri razlozhenii rastitel'nyh ostatkov* (Ecological successions during decomposition of plant residues), Moscow: Nauka, 1977, 199 p.
- Chertov O.G., Komarov A.S., Nadporozhskaya M.A., Bykhovets S.S., Zudin S.L., ROMUL - a model of forest soil organic matter dynamics as a substantial tool for forest ecosystem modelling, *Ecological Modelling*, 2001, Vol. 138, pp. 289-308.
- Chertov O., Komarov A., Shaw C., Bykhovets S., Frolov P., Shanin, V., ... & Shashkov M., Romul_Hum—a model of soil organic matter formation coupling with soil biota activity. II. Parameterisation of the soil food web biota activity, *Ecological Modelling*, 2017a, Vol. 345, pp. 125-139.
- Chertov O., Shaw C., Shashkov M., Komarov A., Bykhovets S., Shanin V., ... & Zubkova E., Romul_Hum model of soil organic matter formation coupled with soil biota activity. III. Parameterisation of earthworm activity, *Ecological Modelling*, 2017b, Vol. 345, pp. 140-149.
- Cheynier V., Comte G., Davies K.M., Lattanzio V., Martens S., Plant phenolics: recent advances on their biosynthesis, genetics, and ecophysiology, *Plant physiology and biochemistry*, 2013, Vol. 72, pp. 1-20.
- Chumachenko S.I., Korotkov V.N., Palenova M.M., Politov D.V., Simulation modelling of long-term stand dynamics at different scenarios of forest management for conifer - broad-leaved forests, *Ecol. Modeling.*, 2003, Vol. 170, pp. 345-361.
- Chumachenko S.I., Smirnova O.V., Modelirovanie sukcesionnoj dinamiki nasazhdenij (Modeling of succession dynamics of forest stands), *Lesovedenie*, 2009, No. 6, pp. 3-17.
- Cornelissen J.H., Lang S.I., Soudzilovskaia N.A., During H.J., Comparative cryptogam ecology: a review of bryophyte and lichen

- traits that drive biogeochemistry, *Annals of botany*, 2007a, Vol. 99, No. 5, pp. 987-1001.
- Cornelissen J.H.C., van Bodegom P.M., Aerts R., Callaghan T.V., van Logtestijn R.S.P., ... & Team M.O.L., Global negative vegetation feedback to climate warming responses of leaf decomposition rates in cold biomes, *Ecological Letters*, 2007b, Vol. 10, pp. 619-627.
- Coulis M., Fromin N., David J.F., Gavinet J., Clet A., Devidal S., ... & Hättenschwiler S., Functional dissimilarity across trophic levels as a driver of soil processes in a Mediterranean decomposer system exposed to two moisture levels, *Oikos*, 2015, Vol. 12, No 10, pp. 1304-1316.
- Cromsigt J.P., Kemp Y.J., Rodriguez E., Kivitt H., Rewilding Europe's large grazer community: how functionally diverse are the diets of European bison, cattle, and horses? *Restoration Ecology*, 2018, Vol. 26, No 5, pp. 891-899.
- Crowther T.W., Todd-Brown K.E.O., Rowe C.W., Wieder W.R., Carey J.C., Machmuller M.B., ... & Bradford M.A., Quantifying global soil carbon losses in response to warming, *Nature*. 2016, Vol. 540, pp.104-108.
- Dauber J., Wolters V., Microbial activity and functional diversity in the mounds of three different ant species, *Soil Biology & Biochemistry*, 2000, Vol. 32, pp. 93-99.
- De Groot R.S., Alkemade R., Braat L., Hein L., Willemsen L., Challenges in integrating the concept of ecosystem services and values in landscape planning, management and decision making, *Ecological complexity*, 2010, Vol. 7, No 3, pp. 260-272.
- Demakov Yu.P., *Diagnostika ustojchivosti lesnyh ekosistem: metodologicheskie i metodicheskie aspekty* (Diagnostics of sustainability of forest ecosystems: methodological and methodical aspects), Yoshkar-Ola, 2000, 416 p.
- Dezhkin V.V., D'yakov Yu.V., Safonov V.G., *Bobr* (Beaver), Moscow: Agropromizdat, 1986, 256 c.
- Dinesman L.G., *Vliyanie dikih mlekopitayushchih na formirovanie drevostoev* (The influence of wild mammals on the formation of forest stands), Moscow: AN SSSR, 1961, 165 p.
- Dixon R.A., Paiva N.L., Stress-Induced Phenylpropanoid Metabolism, *The Plant Cell*, 1995, Vol. 7, pp. 1085-1097.
- Dmitrienko V.K., Lyudvig N.L., Vliyanie severnogo lesnogo murav'ya (*Formica aquilonia* Yarrov.) na vidovoj sostav i razvitie rastenij vozle muravejnika (Influence of the northern forest ant (*Formica aquilonia* Yarrov.) on the species composition and development of plants near the anthill), *Materialy 12 Vserossijskogo mirmekologicheskogo simpoziuma* (Materials of the 12th All-Russian Mirmecological Symposium), Novosibirsk, 2005, pp. 219-222.
- Donlan J.C., Berger J., Bock C.E., Bock J.H., Burney D.A., Estes J.A., ... & Soule M.E., Pleistocene rewilding: an optimistic agenda for twenty-first century conservation, *The American Naturalist*, 2006, Vol. 168, No 5, pp. 660-681.
- Drake H.L., Horn M.A., Earthworms as a transient heaven for terrestrial denitrifying microbes: a review, *Engineering in Life Sciences*, 2006, Vol. 6, No 3, pp. 261-265.
- Dylis N.V., Struktura lesnogo biogeocenoza (The structure of the forest biogeocenosis) *Komarovskie chteniya*, Moscow: Nauka, 1969, Vol. 21, 28 p.
- Dymina G.D., *Luga Dal'nego Vostoka (Zejsko-Bureinskoe Priamur'e)* (Meadows of the Far East (Zejsko-Bureinskoe Priamurye)), Novosibirsk: Nauka, 1985, 193 p.
- Dzhennings S., Nussbaum P., Dzhadd H., Evans T., *Lesa vysokoj prirodohrannoj cennosti: prakticheskoe rukovodstvo* (High Conservation Value Forests: A Practical Guide), Moscow, 2005, p. 48.

- Eisenhauer N., Schielzeth H., Barnes A., Barry K., Bonn A., & Ferlian O., A multi-trophic perspective on biodiversity–ecosystem functioning research, *Advances in Ecological Research*, 2019, Vol. 61, pp. 1-54.
- El-Komy M.H., Saleh A.A., Eranthodi A., Molan Y.Y., Characterization of novel *Trichoderma asperellum* isolates to select effective biocontrol agents against tomato *Fusarium wilt*, *The Plant Pathology Journal*, 2015, Vol. 31, pp. 50-60.
- Ernst G., Henseler I., Felten D., Emmerling C., Decomposition and mineralization of energy crop residues governed by earthworms, *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, Vol. 41, No 7, pp. 1548-1554.
- EUFORGEN – European Forest Genetic Resources Programme, URL.: <http://www.euforgen.org> (December 14, 2020).
- European Russian forests: Their current state and features of their history. Smirnova O.V., Bobrovsky M.V., Khanina L.G. (Eds.), *Plant and Vegetation*, Vol. 15, Springer, Dordrecht, 2017, 566 p.
- Evstigneev O.I., Belyakov K.V., Vliyanie deyatel'nosti bobra na dinamiku rastitel'nosti mal'nykh rek (na primere zapovednika "Bryanskij les") (Influence of beaver activity on the dynamics of vegetation of small rivers (on the example of the "Bryansky forest")) *Byulleten' MOIP. Otdel biologicheskij*, 1997, Vol. 102, Issue 6, pp. 34-41.
- Evstigneev O.I., Korotkov V.N., Braslavskaya T.Yu., Kaban i ciklicheskie mikrosukcessii v travyanom pokrove shirokolistvennykh lesov (Wild boar and cyclic micro-successions in the grass cover of broad-leaved forests), In: *Biogeocenoticheskij pokrov Nerusso-Desnyanskogo poles'ya: mekhanizmy podderzhaniya biologicheskogo raznoobraziya* (Biogeocenotic cover of the Nerusso-Desnyanskogo polesia: mechanisms for maintaining biological diversity), Bryansk: Zapovednik "Bryanskij les", 1999, pp.131-142.
- Evstigneev O.I., Rubashko G.E., Chernyj sadovyy muravej i ciklicheskie sukcesii v travyanom pokrove vnutrileznykh polyan (Black garden ant and cyclic successions in the grass cover of in-forest glades), In: *Biogeocenoticheskij pokrov Nerusso-Desnyanskogo poles'ya: mekhanizmy podderzhaniya biologicheskogo raznoobraziya* (Biogeocenotic cover of the Nerusso-Desnyanskogo polesia: mechanisms for maintaining biological diversity), Bryansk: Zapovednik "Bryanskij les", 1999, pp. 143-161.
- Evstigneev O.I., Solonina O.V., Zubr i podderzhanie bioraznoobraziya lugov (na primere zapovednika Bryanskij les) (European bison and maintenance of biodiversity of meadows (on the example of nature reserve Bryansky forest)), *Byulleten' MOIP. Otdel biologicheskij*, 2016, Vol. 121, Issue 2, pp. 59-65.
- Evstigneev O.I., Voevodin Evstigneev O.I., Korotkov V.N., Murashev I.A., Voevodin P.V., Zoochory and peculiarities of forest community formation: a review, *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2017, Vol. 2, No. 1, pp. 1-16.
- Evstigneev O.I., Solonina O.V., Phytocoenotic portrait of the European Badger, *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2020, Vol. 5, No 1, pp. 1-26.
- P.V., Korotkov V.N., Murashev I.A., Zoochoriya i dal'nost' raznosa semyan v hvojno-shirokolistvennykh lesah Vostochnoj Evropy (Zoochory and distance of seeds dissemination in coniferous-broad-leaved forests of Eastern Europe), *Uspekhi sovremennoj biologii*, 2013, Vol. 133, No. 4, pp. 392-400.
- Ferlian O., Eisenhauer N., Aguirrebengoa M., Camara M., Ramirez-Rojas I., Santos F., ... & Thakur M.P., Invasive earthworms erode soil biodiversity: A meta-analysis, *Journal*

- of Animal Ecology*, 2018, Vol. 87, No 1, pp. 162-172.
- Feuda R., Bannikova A.A., Zemlemerova E.D., Febbraro M.D., Loy A. ..., & Colangelo P., Tracing the evolutionary history of the mole, *Talpa europaea*, through mitochondrial DNA phylogeography and species distribution modelling, *Biological Journal of the Linnean Society*, 2015, Vol. 114, No 3, pp. 495-512.
- Feurdean A., Ruprecht E., Molnar Z., Hutchinson S.M., Hickler T., Biodiversity-rich European grasslands: Ancient, forgotten ecosystems, *Biological Conservation*, 2018, Vol. 228, pp. 224-232.
- Filser J., Faber J.H., Tiunov A.V., Brussaard L., Frouz J., De Deyn G., ... & Jimenez J.J., Soil fauna: Key to new carbon models, *Soil*, 2016, Vol. 2, pp. 565-582.
- Finer L., Jurgensen M.F., Domisch T., Kilpeläinen J., Neuvonen S., Puntila P., ... & Niemelä P., The role of wood ants (*Formica rufa* group) in carbon and nutrient dynamics of a boreal Norway spruce forest ecosystem, *Ecosystems*, 2013, Vol. 16, No 2, pp. 196-208.
- Formozov A.N., *Zveri, pticy i ih vzaimosvyazi so sredoj obitaniya* (Mammals and birds and their interrelations with the environment), Moscow: Nauka, 1976, 309 p.
- Formozov A.N., *Zveri, pticy i ih vzaimosvyazi so sredoj obitaniya* (Mammals and birds and their interrelations with the environment), Moscow: LKI, 2010, 312 p.
- Fraç M., Hannula S.E., Bełka M., Jędrzycka M., Fungal biodiversity and their role in soil health, *Frontiers in Microbiology*, 2018, Vol. 9, p. 707.
- Framstad E., Biodiversity, *Carbon Storage and Dynamics of Old Northern Forests*, Copenhagen: Nordic Council of Ministers, 2013, 130 p.
- Frelich L.E., Blossey B., Cameron E.K., Davalos A., Eisenhauer N., Fahey T., ... & Maerz J.C., Side-swiped: ecological cascades emanating from earthworm invasions // *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2019. Vol. 17. No. 9. P. 502-510.
- Freschet G.T., Cornwell W.K., Wardle D.A., Elumeeva T.G., Liu W., Jackson B.G., Onipchenko V.G., Soudzilovskaia N.A., Tao J., Cornelissen J.H.C. Linking litter decomposition of above- and below-ground organs to plant–soil feedbacks worldwide, *Journal of Ecology*, 2013, Vol. 101, pp. 943-952.
- Freschet G.T., Roumet C., Comas L.H., Weemstra M., Bengough A.G., Rewald B., ... & Lukac M., Root traits as drivers of plant and ecosystem functioning: current understanding, pitfalls and future research needs, *New Phytologist*, 2020, in press.
- Fridland V.M., *Problemy geografii genezisa i klassifikacii pochv* (Problems of the geography of genesis and classification of soils), Moscow: Nauka, 1986, 243 p.
- Fridman V.S., Eremkin G.S., Zaharova N.Yu., Vozvratnaya urbanizaciya-poslednij shans na spasenie uyazvimykh vidov ptic Evropy? (Return urbanization – the last chance to endangered species of birds in Europe and others high-urbanised regions?), *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2016, Vol. 1, No. 4, pp. 1-58.
- Frouz J., Livečková M., Albrechtová J., Chroňáková A., Cajthaml T., Pižl V., ... & Šimačková H., Is the effect of trees on soil properties mediated by soil fauna? A case study from post-mining sites, *Forest Ecology and Management*, 2013, Vol. 309, pp. 87-95.
- Gadd G.M., Geomycology: biogeochemical transformations of rocks, minerals, metals and radionuclides by fungi, bioweathering and bioremediation, *Mycological research*, 2007, Vol. 111, No 1, pp. 3-49.

- Galushin V.M., Kostin A.B., Kubareva N.YU., Mechnikova S.A., Romanov M.S., Znachenie mikrofragmentov lesnoj rastitel'nosti dlya sohraneniya raznoobraziya hishchnyh ptic v agrocenozah pravoberezh'ya verhnego Dona (Importance of micro-fragments of forest vegetation for preserving the diversity of birds of prey in agrocenoses of the right bank of the upper Don), *Redkie vidy ptic Nechernozomnogo centra Rossii* (Rare bird species of the Non-Black Earth Center of Russia, Proc. Conf. Title), Moscow: MPGU, 1998, pp. 174-179.
- Gamfeldt L., Hillebrand H., Jonsson P.R., Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning, *Ecology*, 2008, Vol. 89, No 5, pp. 1223-1231.
- Gamfeldt L., Snäll T., Bagchi R., Jonsson M., Gustafsson L., Kjellander P., ... & Mikusiński G., Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species, *Nature communications*, 2013, Vol. 4, No 1, pp. 1-8.
- Gardi C., Jeffery S., *Soil Biodiversity*, Brussels: European Commission, 2009, p. 27.
- Gehr B., Hofer E.J., Ryser A., Vimercati E., Vogt K., Keller L.F., Evidence for nonconsumptive effects from a large predator in an ungulate prey? *Behavioral Ecology*, 2018, Vol. 29, No. 3, pp. 724-735.
- Geraskina A.P., Problemy kolichestvennoj ocenki i ucheta faunisticheskogo raznoobraziya dozhdevykh chervej v lesnykh soobshchestvakh (Problems of quantification and accounting faunal diversity of earthworms in forest communities), *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2016, Vol. 2, No. 2, pp. 1-9.
- Geraskina A.P., Kiseleva L.L., Karpachev A.P., Abadonova M.N., Vliyanie reintrodukcii zubrov na komplekсы dozhdevykh chervej nacional'nogo parka "Orlovskoe Poles'e" (Bison reintroduction influence on the earthworms complexes of the national park "Orlovskoe Polesye"), *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2018, Vol. 3, No. 4, pp. 1-21.
- Geraskina A.P., Restoration of earthworms community (Oligochaeta: Lumbricidae) at sand quarries (Smolensk oblast, Russia), *Ecological Questions*, 2019, Vol. 30, No 3, pp. 7-15.
- Geraskina A.P., Smirnova O.V., Korotkov V.N., Kudrevatykh I.Yu., Productivity and content of macro- and microelements in the phytomass of ground vegetation of typical and unique taiga forests of the Northern Urals (example of spruce-fir forests of the Pechora Ilych Nature Reserve), *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2020, Vol. 5, No 2, pp. 1-13.
- Geras'kina A.P., Vliyanie dozhdevykh chervej raznykh morfo-ekologicheskikh grupp na akkumulyaciyu ugleroda v lesnykh pochvakh (Impact of earthworms of different morpho-ecological groups on carbon accumulation in forest soils), *Voprosy lesnoj nauki*, 2020, Vol. 3. No. 2, pp. 1-20.
- Gilyarov M.S., Krivoluckij D.A., *Zhizn' v pochve* (Life in soil), Moscow: Molodaya gvardiya, 1985, 191 p.
- Gilyarov M.S., Rol' stepnykh gryzunov v proiskhozhdenii entomofauny i sornopolevoj rastitel'nosti (The role of steppe rodents in the origin of entomofauna and weed-field vegetation), *Dokl. AN SSSR*, 1951, Vol. 79, No. 4, pp. 69-71.
- Gleixner G., Soil organic matter dynamics: a biological perspective derived from the use of compound-specific isotopes studies, *Ecological Research*, 2013, Vol. 28, No 5, pp. 683-695.
- Golichenkov M.V., Novosyolov A.L., Marfenina O.E., Dobrovolskaya T.G., Zakalyukina YU.V., Lapygina E.V., Zamolodchikov D.G., Mikrobiologicheskaya karakteristika muravejnikov *Lasius niger* (Microbiological characteristic of anthills of *Lasius niger*), *Izvestiya*

- Rossijskoj akademii nauk. *Seriya biologicheskaya*, 2011, No. 3, pp. 334-339.
- Goncharov A.A., *Struktura troficheskikh nish v soobshchestvah pochvennykh bespozvonochnykh (mezofauna) lesnykh ekosistem, Dis. kand. biol. nauk* (The structure of trophic niches in the communities of soil invertebrates (mesofauna) of forest ecosystems. Candidate's thesis), Moscow: IPEE RAN im. Severcova A.N., 2014, 177 p.
- Gornov A.V., Zoogennaya i fitogennaya mozaichnost' i floristicheskoe raznoobrazie vlazhnykh lugov Nerusso-Desnyanskogo poles'ya (Zoogenic and phytogenic patterns and floristic diversity of wet meadows in the Nerusso-Desnyanskoe polesye), *Byulleten' MOIP. Otdel biologicheskij*, 2011, Vol. 116, Issue 6, p. 64-69.
- Gornov A.V., Rol' royushchih zhivotnykh v podderzhanii floristicheskogo raznoobraziya lesnykh soobshchestv (The role of burrowing animals in maintaining the floristic diversity of forest communities), In: *Raznoobrazie i dinamika lesnykh ekosistem Rossii* (Diversity and dynamics of forest ecosystems in Russia), Vol. 2, Moscow: Tovarišhestvo nauchnykh izdanij KMK, 2013, pp. 265-276.
- Gornov A.V., Rol' kabanov v podderzhanii populyacij nekotorykh vidov lugovykh rastenij v Nerusso-Desnyanskom poles'e (The role of wild boars in reproduction populations of some species of meadow plants in the Nerusso-Desnyanskoye Polesye) *Byulleten' Bryanskogo otdeleniya Russkogo botanicheskogo obshchestva*, 2014, No. 2 (4), pp. 25-30.
- Grafius D.R., Corstanje R., Siriwardena G.M., Plummer K.E., Harris J.A., A bird's eye view: using circuit theory to study urban landscape connectivity for birds, *Landscape Ecology*, 2017, Vol. 32, pp. 1771-1787.
- Greenfacts, URL: <https://www.greenfacts.org/glossary/def/ecosystem-processes.htm> (December 14, 2020).
- Gusev A.A., Pitaniye losya i izmenenie rastitel'nosti v lesostepnykh dubravah (Moose nutrition and changes in vegetation in forest-steppe oak forests), *Byulleten' MOIP. Otdel biologicheskij*, 1983, Vol. 88, Issue 6, pp. 46-50.
- Gusev A.A., Funkcional'naya rol' dikih kopytnykh zhivotnykh v zapovednykh biogeocenozah (The functional role of wild hoofed mammals in reserved biogeocenoses), In: *Rol' krupnykh hishchnikov i kopytnykh v biocenozah zapovednikov* (The role of large predators and hoofed mammals in biocenoses of reserves), Moscow, 1986, pp. 94-105.
- Gustafsson L., Bauhus J., Asbeck T., Augustynczyk A.L.D., Basile M., Frey J., ... & Knuff A., Retention as an integrated biodiversity conservation approach for continuous-cover forestry in Europe, *Ambio*, 2020, Vol. 49, No 1, pp. 85-97.
- Hacker A.L., Coblentz B.E., Habitat selection by mountain beavers recolonizing Oregon coast range clearcuts, *The Journal of wildlife management*, 1993, Vol. 57, No 4, pp. 847-853.
- Hale C.M., Frelich L.E., Reich P.B., Changes in hardwood forest understory plant communities in response to European earthworm invasions, *Ecology*, 2006, Vol. 87, No 7, pp. 1637-1649.
- Hanina L.G., Bobrovskij M.V., Smirnov V.E., Grozovskaya I.S., Romanov M.S., Lukina N.V., Isaeva L.G., Funkcional'nye gruppy vidov i mikrogruppirovki lesnogo napochvennogo pokrova dlya modelirovaniya ego dinamiki (Ground vegetation modeling through functional species groups and patches in the forest floor), *Matematicheskaya biologiya i bioinformatika*, 2015, No. 1, pp. 15-33.
- Hannula S.E., Morrien E., de Hollander M., Shifts in rhizosphere fungal community during secondary succession following abandonment from agriculture, *The ISME*

- journal, 2017, Vol. 11, No 10, pp. 2294-2304.
- Hansen B.B., Henriksen S., Aanes R., Sæther B.E., Ungulate impact on vegetation in a two-level trophic system, *Polar Biology*, 2007, Vol. 30, No 5, pp. 549-558.
- Hansson K., *Impact of tree species on carbon in forest soils*, Doctoral Thesis, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, 2011, 56 p.
- Hättenschwiler S., Tiunov A.V., Scheu S., Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems, *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 2005, Vol. 36, pp. 191-218.
- Hawksworth D.L., Lücking R., Fungal diversity revisited: 2.2 to 3.8 million species [in:] *The fungal kingdom*, J. Heitman, B.J. Howlett, P.W. Crous, E.H. Stukenbrock, T.Y. James, N.A.R. Gow (Eds.), Washington: ASM Press, 2017, pp. 79-95.
- Hedwall P.O., Brunet J., Trait variations of ground flora species disentangle the effects of global change and altered land-use in Swedish forests during 20 years, *Global change biology*, 2016, Vol. 22, No 12, pp. 4038-4047.
- Hobbie S.E., Effects of plant species on nutrient cycling, *Trends in ecology & evolution*, 1992, Vol. 7, pp. 336-339.
- Hodasheva K.S., Eliseeva V.I., Rol' pozvonochnyh zhivotnyh – potrebitelej vetoshnyh kormov v krugovorote zol'nyh elementov (na primere lesostepnyh dubrov) (The role of vertebrates – consumers of waste fodder in the cycle of ash elements (on the example of forest-steppe oak trees)), In: *Sredoobrazuyushchaya deyatel'nost' zhivotnyh* (Environment-forming activity of animals), Moscow: Izd-vo MGU, 1970, pp. 52-54.
- Högberg M.N., Högberg P., Extramatrical ectomycorrhizal mycelium contributes one-third of microbial biomass and produces, together with associated roots, half the dissolved organic carbon in a forest soil, *New Phytologist*, 2002, Vol. 154, No 3, pp. 791-795.
- Holbrook K.M., Home Range and Movement Patterns of Toucans: Implications for Seed Dispersal, *Biotropica*, 2011, Vol. 3, No 3, pp. 357-364.
- Hölldobler B., The ant fauna of Finnish Lapland, *Waldhygiene*, 1960, Vol. 3, No 8, pp. 229-238.
- Hölldobler B., Wilson E.O., *The ants*, 1990, Harvard University Press.
- Holodova M.V., Belousova I.P., Potreblenie i usvoenie pitatel'nyh veshchestv i energii zubrami (*Bison bonasus*) (Consumption and assimilation of nutrients and energy by bison (*Bison bonasus*)), *Zoologicheskij zhurnal*, 1989, Vol. 68, Issue 12, pp. 107-117.
- Hooper D.U., Chapin F.S., Ewel J.J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., Lawton J.H., Lodge D.M., Loreau M., Naeem S., Schmid B., Setälä H., Symstad A.J., Vandermeer J., Wardle D.A., Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge, *Ecological Monographs*, 2005, Vol. 75, No 1, pp. 3-35.
- Huang W., Gonzalez G., Zou X., Earthworm abundance and functional group diversity regulate plant litter decay and soil organic carbon level: A global meta-analysis, *Applied Soil Ecology*, 2020, Vol. 150, pp. 1-15.
- Integrating Scientific Knowledge in Mixed Forests, *EuMIXFOR Final Conference*. COST Action FP 1206. 5–7 October 2016, Prague, Czech Republic, 73 p.
- IPCC, *Climate Change and Land: an IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems*, P.R. Shukla, J. Skea, E. Calvo Buendia, V. Masson-Delmotte, H.-O. Pörtner..., & J. Malley (Eds.), 2019, 874 p., <https://www.ipcc.ch/srccl/> (December 14, 2020).

- Isaev A.C., Girs G.I., *Vzaimodejstvie dereva i nasekomyh-ksilofagov* (Interaction between tree and xylophagous insects), Novosibirsk: Nauka, 1975, 347 p.
- Isaev A.C., Kiselev V.V., Vetrova V.N., Vliyanie massovogo razmnozheniya bol'shogo chernogo hvojnogo usacha na sostoyanie lesnyh biogeocenozov (Influence of mass reproduction of the great black coniferous barbel on the state of forest biogeocenoses), *Problemy ekologicheskogo monitoringa i modelirovaniya ekosistem*, Leningrad: Gidrometeoizdat, 1981, Vol. 4, pp. 20-31.
- Isaev A.S., Pal'nikova E.N., Suhovol'skij V.G., Tarasova O.V., Dinamika chislennosti lesnyh nasekomyh-fillofagov: modeli i prognozy (Dynamics of the number of forest phyllophagous insects: models and forecasts), Moscow: KMK, 2015, 226 p.
- Isaev A.S., Sukhovolsky V.G., Tarasova O.V., Palnikova E.N., Kovalev A.V., Forest insect population dynamics, outbreaks and global warming effects, John Wiley & Sons, 2017, p. 304.
- Jacob M., Viedenz K., Polle A., Thomas F.M., Leaf litter decomposition in temperate deciduous forest stands with a decreasing fraction of beech (*Fagus sylvatica*), *Oecologia*, 2010, Vol. 164, No 4, pp. 1083-1094.
- Jacobsen R.M., Burner R.C., Olsen S.L., Skarpaas O., Sverdrup-Thygeson A., Near-natural forests harbor richer saproxylic beetle communities than those in intensively managed forests, *Forest Ecology and Management*, 2020, Vol. 466, pp. 118-124.
- Jastrow J.D., Amonette J.E., Bailey V.L., Mechanisms controlling soil carbon turnover and their potential application for enhancing carbon sequestration, *Climatic Change*, 2007, Vol. 80. No 1-2, pp. 5-23.
- Jayne B., Quigley M., Influence of arbuscular mycorrhiza on growth and reproductive response of plants under water deficit: a meta-analysis, *Mycorrhiza*, 2014, Vol. 24, pp. 109-119.
- Jenny H., Role of the plant factor in the pedogenic functions, *Ecology*, 1958, Vol. 39, No 1, pp. 5-16.
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M., Organisms as ecosystem engineers [in:] *Ecosystem management*, F.B. Samson, F.L. Knopf (Eds.), New York: Springer, 1994, pp. 130-147.
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M., Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers, *Ecology*, 1997, Vol. 78, No 7, pp. 1946-1957.
- Jurgensen M.F., Finer L., Domisch T., Kilpeläinen J., Punttila P., Ohashi M., ... & Risch A.C., Organic mound-building ants: their impact on soil properties in temperate and boreal forests, *Journal of Applied Entomology*, 2008, Vol. 132, No 4, pp. 266-275.
- Kalyakin V.N., Turubanova S.A., Izmenenie vidovogo sostava i rasprostraneniya klyuchevykh vidov (edifikatorov) mamontovogo kompleksa Vostochnoj Evropy s pozdnego plejstocena do pozdnego golocena (Changes in the species composition and distribution of key species (edificators) of the mammoth complex of Eastern Europe from the late pleistocene to the late holocene), In: *Vostochnoevropskie lesa: istoriya v golocene i sovremennost'* (Eastern European forests: history in Holocene and contemporaneity), Moscow: Nauka, 2004, Vol. 1, pp. 96-117.
- Karpachevskij L.O., *Pestrota pochvennogo pokrova v lesnom biogeocenoze* (Heterogeneity of soil cover in forest biogeocenosis), Moscow: Izd-vo Mosk. unta, 1977, 312 p.
- Karpachevskij L.O., Dmitriev E.A., Skvorcova E.A., Basevich V.F., Rol' vyvalov v formirovanii struktury pochvennogo pokrova (The role of treefalls in the formation of the soil cover structure), *Struktura pochvennogo pokrova i*

- ispol'zovanie pochvennyh resursov*, Moscow: Nauka, 1978, pp. 37-42.
- Karpachevskij M., Aksenov D., Esipova E., Vladimirova N., Danilova I., Kobayakov K., Zhuravleva I., Malonarushennye lesnye territorii Rossii: sovremennoe sostoyanie i utraty za poslednie 13 let (Intact forest areas of Russia: current state and losses over the past 13 years) *Ustojchivoe lesopol'zovanie*, 2015, Vol. 42, No. 2, pp. 2-7.
- Karpechko Yu.V., *Gidrologicheskaya ocenka antropogenogo vozdejstviya na vodosbory v taezhnoj zone Evropejskogo Severa Rossii*, Dis. dokt. geogr. nauk (Hydrological assessment of anthropogenic impact on catchments in the taiga zone of the European North of Russia. Doktor's thesis), Saint Petersburg, 2004, 303 p.
- Karpechko Yu.V., Kondrat'ev S.A., Rodionov V.Z., SHmakova M.V., Osobennosti formirovaniya ispareniya v razlichnyh po vozrastu, usloviyam proizrastaniya i produktivnosti lesah (Evaporation patterns in forests of different ages, site conditions and productivity levels), *Gidrometeorologiya i ekologiya*, 2020, No. 58, pp. 49-67.
- Kazimirov N.I., Morozova R.M., *Biologicheskij krugovorot veshchestv v el'nikah Karelii* (Biological circulation of substances in the spruce forests of Karelia), Leningrad: Nauka, 1973, 175 p.
- Kazimirov N.I., Volkov A.D., Zybchenko S.S., Ivanchikov A.A., Morozova R.M., *Obmen veshchestv i energii v osnovnykh lesah Evropejskogo Severa* (Exchange of matters and energy in pine forests of the European North), Leningrad: Nauka, 1977, 304 p.
- Kaz'min V.D., Smirnov K.A., Zimnee pitanie, kormovye resursy i troficheskoe vozdejstvie zubrov na lesnye fitocenozy Central'nogo Kavkaza (Winter food, forage resources and trophic impact of bison on forest phytocenoses of the Central Caucasus), *Byulleten' MOIP. Otdel biologicheskij*, 1992, Vol. 97, No. 2, pp. 26-35.
- Khanina L.G., Bobrovsky M.V., Komarov A.S., Mikhajlov A.V., Modeling dynamics of forest ground vegetation diversity under different forest management regimes, *Forest Ecology & Management*, 2007, Vol. 248, pp. 80-94.
- Khelifa R., Paquette A., Messier C., Reich P.B., Munson A.D., Do temperate tree species diversity and identity influence soil microbial community function and composition? *Ecology and evolution*, 2017, Vol. 7, No 19, pp. 7965-7974.
- Khelifa R., Angers D.A., Munson A.D., Understory Species Identity Rather than Species Richness Influences Fine Root Decomposition in a Temperate Plantation, *Forests*, 2020, Vol. 11, No 10, pp. 1091.
- Komarov A.S., Chertov O.G., Zudin S.L., Nadporozhskaya M.A., Mikhailov A.V., Bykhovets S.S., Zudina E.V., Zoubkova E.V., EFIMOD 2 - A model of growth and elements cycling of boreal forest ecosystems, *Ecological Modelling*, 2003, Vol. 170, pp. 373-392.
- Komarov A., Chertov O., Bykhovets S., Shaw C., Nadporozhskaya M., Frolov P., ... & Zubkova E., Romul_Hum model of soil organic matter formation coupled with soil biota activity. I. Problem formulation, model description, and testing, *Ecological Modelling*, 2017, Vol. 345, pp. 113-124.
- Koncepciya nauchno-tehnologicheskoy programmy Soyuznogo gosudarstva «Ocenka i puti predotvrashcheniya riskov vznikoveniya krizisnyh situacij v lesah pri intensivizacii lesnogo hozyajstva» (The concept of the scientific and technological program of the Union State "Assessment and ways of preventing the risks of crisis situations in forests during the intensification of forestry"), 2019 (www.cepl.rssi.ru).
- Kondrat'ev S.A., Karpechko Yu.V., SHmakova M.V., Vliyanie vyrubok lesa na

- сток и вынос биогенных элементов с лесных водосборов Карелии (по данным математического моделирования) (Impact of forest cutting down on runoff and nutrient removal from forest catchments of Karelia (according to mathematical modeling)), *Gidrometeorologiya i ekologiya*, 2020, No. 59, pp. 51-66.
- Korochkina L.N., Drevesnaya rastitel'nost' v pitanii zubrov Belovezhskoj Pushchi (Woody vegetation in the diet of bison of Belovezhskaya Pushcha), *Belovezhskaya Pushcha*. Minsk, 1969a, pp. 120-126.
- Korochkina L.N., Rajon obitaniya i stacial'noe razmeshchenie zubrov v Belovezhskoj pushche (Habitat and stationary distribution of bison in Belovezhskaya Pushcha), *Belovezhskaya pushcha. Issledovaniya*, Minsk: Uradzhaj, 1973, Issue 7, pp. 148-165.
- Korochkina L.N., Vidovoj sostav lesnoj travyanistoj rastitel'nosti v pitanii zubrov Belovezhskoj Pushchi (Species composition of forest herbaceous vegetation in the diet of bison in Belovezhskaya Pushcha), *Belovezhskaya Pushcha*, Minsk, 1969b, pp. 204-221.
- Korotkov V.N., Vosstanovlenie prirodnyh raznovozrastnyh lesov (Restoration of natural forests of different ages) *Sovremennye koncepcii ekologii biosistem i ih rol' v reshenii problem sohraneniya prirody i prirodopol'zovaniya*, 2016, pp. 373-376.
- Korotkov V.N., Osnovnye koncepcii i metody vosstanovleniya prirodnyh lesov Vostochnoj Evropy (Basic concepts and methods of restoration of natural forests in Eastern Europe), *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2017, Vol. 2, No. 1, DOI:10.21685/2500-0578-2017-1-1.
- Kovalev I.V., Kovaleva N.O., Pul ligninovyh fenolov v pochvah lesnyh ekosistem (Pool of lignin phenols in soils of forest ecosystems), *Lesovedenie*, 2016, No. 2, pp. 148-160.
- Kovaleva N.O., Kovalev I.V., Ligninovyje fenoly v pochvah kak biomarkery paleorastitel'nosti (Lignin phenols in soils as biomarkers of paleovegetation), *Pochvovedenie*, 2015, No. 9, pp. 1073-1086.
- Kozlo P.G., Stavrovskaya L.A., Vliyanie royushchej deyatel'nosti kabana (*Sus scrofa* L.) na travyanuyu rastitel'nost' (Influence of burrowing activity of wild boar (*Sus scrofa* L.) on herbaceous vegetation), *Zapovedniki Belorussii*, Minsk, 1974, Issue 3, pp. 91-99.
- Kozlovskaya L.S., Belous A.P., Izmenenie organicheskoy chasti rastitel'nyh ostatkov pod vliyaniem oligohet (Change of organic matter of plants rests under the influence of Oligochaetes), In: *Vzaimootnosheniya lesa i bolota* (The relationship between forest and swamp), Moscow: Nauka, 1967, pp. 43-55.
- KPNI-2017: *Kompleksnyj plan nauchnyh issledovanij «Ekologicheskie i social'no-ekonomicheskie ugrozy degradacii lesov Rossii v usloviyah global'nyh izmenenij i puti ih predotvrashcheniya»* (Comprehensive research plan "Environmental and socio-economic threats to forest degradation in Russia in the context of global changes and ways to prevent them") (www.cepl.rssi.ru).
- Kraus D., Krumm F., (Eds.) Integrative approaches as an opportunity for the conservation of forest biodiversity, Germany: European Forest Institute, 2013, 284 p.
- Kudeyarov V.N., Zavarzin G.A., Blagodatskij S.A., Borisov A.V., Voronin P.YU. ... & Chertov O.G., *Puly i potoki ugleroda v nazemnyh ekosistemah Rossii* (Pools and fluxes of carbon in terrestrial ecosystems in Russia), Moscow: Nauka, 2007, 315 p.
- Kuijper D.P.J., Sahlén E., Elmhagen B., Chamailé-Jammes S., Sand H., Lone K., Cromsigt, J.P.G.M., Paws without claws?

- Ecological effects of large carnivores in anthropogenic landscapes. Proceedings, *Biological Sciences*, 2016, Vol. 283, Article: 1841.
- Kurakov A.V., Kharin S.A., Byzov B.A., Changes in the composition and physiological and biochemical properties of fungi during passage through the digestive tract of earthworms, *Biological Bulletin*, 2016, Vol. 43, pp. 290-299.
- Kurcheva G.F., *Rol' pochvennyh zivotnyh v razlozhenii i gumifikacii rastitel'nyh ostatkov* (The role of soil animals in the decomposition and humification of plant residues), Moscow: Nauka, 1971, 156 p.
- Kurek P., Kapusta P., Holeksa J., Burrowing by badgers (*Meles meles*) and foxes (*Vulpes vulpes*) changes soil conditions and vegetation in a European temperate forest, *Ecological Research*, 2014, Vol. 29, No 1, pp. 1-11.
- Kurek P., Topsoil mixing or fertilization? Forest flora changes in the vicinity of badgers' (*Meles meles* L.) setts and latrines, *Plant and Soil*, 2019, Vol. 437, pp. 1-2, pp. 327-340.
- Kurkin K.A., *Sistemnye issledovaniya dinamiki lugov* (System studies of meadow dynamics), Moscow: Nauka, 1976, 284 p.
- Kurz W.A., Dymond C.C., White T.M., Stinson G., Shaw C.H., Rampley G.J., Smyth C., Simpson B.N., Neilson E.T., Trofymow J.A., Metsaranta J., Apps M.J., CBM-CFS3: A model of carbon-dynamics in forestry and land-use change implementing IPCC standards, *Ecological Modelling*, 2009, Vol. 220, pp. 480-504.
- Kutovaya O.V., *Vliyanie dozhdevykh chervej (Oligochaeta, Lumbricidae) na biotu i organicheskoe veshchestvo dernovo-podzolistykh pochv pri raznykh sistemakh zemlepol'zovaniya*, *Avtoref. dis. kand. s-h. nauk* (Influence of earthworms (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) on biota and organic matter of sod-podzolic soils under different land use system, Extended abstract of Candidate's thesis), Moscow, 2012, 27 p.
- Kuuluvainen T., Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review, *Annales Zoologici Fennici*, Finnish Zoological Publishing Board, formed by the Finnish Academy of Sciences, Societas Biologica Fennica Vanamo, Societas pro Fauna et Flora Fennica, and Societas Scientiarum Fennica, 1994, pp. 35-51.
- Kuz'mina E.V., Ol'chev A.V., Rozinkina I.A., Rivin G.S., Nikitin M.A., *Primenenie klimaticheskoy versii modeli cosmo dlya ocenki vliyaniya izmeneniya lesistosti central'nykh rajonov Evropejskoj territorii Rossii na regional'nye meteorologicheskie usloviya* (Application of the climatic version of the cosmo model to assess the impact of changes in forest cover in the central regions of the European territory of Russia on regional meteorological conditions) *Meteorologiya i gidrologiya*, 2017, No. 9, pp. 48-58.
- Lacey E.A., James L.P., Cameron G.N., (Eds). *Life Underground, The biology of subterranean rodents*, The University of Chicago Press Book, 2000, 479 p.
- Lachat T., Wermelinger B., Gossner M., Bussler H., Isacson G., Müller J., Saproxyllic beetles as indicator species for dead-wood amount and temperature in European beech forests, *Ecological Indicators*, 2012, Vol. 23, pp. 323-331.
- Laganiere J., Paré D., Bergeron Y., Chen H.Y., Brassard B.W., Cavard X., Stability of soil carbon stocks varies with forest composition in the Canadian boreal biome, *Ecosystems*, 2013, Vol. 16, pp. 852-865.
- Laine K.J., Niemelä P., The influence of ants on the survival of mountain birches during an *Oporinia autumnata* (Lep. Geometridae) outbreak, *Oecologia*, 1980, Vol. 47, No 1, pp. 39-42.

- Lang S.I., Cornelissen J.H.C., Klahn T., van Logtestijn R.S.P., Broekman R., Schweikert W., Aerts R., An experimental comparison of chemical traits and litter decomposition rates in a diverse range of subarctic bryophyte, lichen and vascular plant species, *Journal of Ecology*, 2009, Vol. 97, No 5, pp. 886-900.
- Le Bayon R.C., Bullinger-Weber G., Schomburg A., Turberg P., Schlaepfer R., Guenat C., Earthworms as ecosystem engineers: a review [in:] *Earthworms: Types, Roles and Research* (Ed. C.G. Horton). New York: Nova Science Publishers, 2017, pp. 129-178.
- Lee K.E., *Earthworms. Their ecology and relationships with soils and land use*, Academic press (Harcourt Brace Jovanovich, Publishers), 1985, pp. 211-221.
- Lee S.-G., Kim C., Kuprin A.V., Kang J.-H., Lee B.-W., Oh S.H., Lim J., Survey research on the habitation and biological information of *Callipogon relictus* Semenov in Gwangneung forest, Korea and Ussurisky nature reserve, Russia (Coleoptera, Cerambycidae, Prioninae), *ZooKeys*, 2018, No 792, pp. 45-68.
- Lee S.Y., Foster R.C., Soil fauna and soil structure, *Australian Journal of Soil Research*, 1991, Vol. 29, pp. 745-775.
- Levina R.E., Sposoby rasprostraneniya plodov i semyan (Distribution of fruits and seeds), Moscow, 1957, 360 p.
- Liang J., Crowther T.W., Picard N., Wiser S., Zhou M., Alberti G., ... & De-Miguel S., Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests, *Science*, 2016, Vol. 354, No 6309, pp. 1-15.
- Logofet D.O., Evstigneev O.I., Alejnikov A.A., Morozova A.O., Sukcessiya, vyzvannaya zhiznedeyatel'nost'yu bobra (*Castor fiber* L.): I. Uroki kalibrovki prostoj markovskoj modeli (Succession caused by beaver (*Castor fiber* L.) life activity: I. What is learnt from the calibration of a simple Markov model), *Zhurnal obshchej biologii*, 2014, Vol. 75, No. 2, pp. 95-103.
- Logofet D.O., Evstigneev O.I., Alejnikov A.A., Morozova A.O., Sukcessiya, vyzvannaya zhiznedeyatel'nost'yu bobra (*Castor fiber* L.): II. Utochnennaya markovskaya model' (Succession caused by beaver (*Castor fiber* L.) life activity: II. A refined Markov model), *Zhurnal obshchej biologii*, 2015, Vol. 76, No. 2, pp. 126-145.
- Lord C.M., Wirebach K.P., Tompkins J., Bradshaw-Wilson C., Shaffer C.L., Reintroduction of the European bison (*Bison bonasus*) in central-eastern Europe: a case study, *International Journal of Geographical Information Science*, 2020, Vol. 34, No 8, pp. 1628-1647.
- Louman B., Cifuentes M., Chacón M., REDD+, RFM, Development, and Carbon Markets, *Forests*, 2011, Vol. 2, No 1, pp. 357-372.
- Lubbers I.M., Brussaard L., Otten W., Van Groenigen J.W., Earthworm-induced N mineralization in fertilized grassland increases both N₂O emission and crop-N uptake, *European Journal of Soil Science*, 2011, Vol. 62, No 1, pp. 152-161.
- Lubbers I.M., Gonzalez E.L., Hummelink E.W.J., Van Groenigen J.W., Earthworms can increase nitrous oxide emissions from managed grassland: a field study, *Agriculture, ecosystems & environment*, 2013, Vol. 174, pp. 40-48.
- Lubbers I.M., Pulleman M.M., Van Groenigen J.W., Can earthworms simultaneously enhance decomposition and stabilization of plant residue carbon? *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, Vol. 105, pp. 12-24.
- Lubbers I.M., Berg M.P., De Deyn G.B., van der Putten W.H., van Groenigen J.W., Soil fauna diversity increases CO₂ but suppresses N₂O emissions from soil, *Global change biology*, 2020, Vol. 26, No 3, pp. 1886-1898.
- Lugovaya D.L., Smirnova O.V., Zaprudina M.V., Alejnikov A.A., Smirnov V.E.,

- Micromosaic structure and phytomass of ground vegetation in main types of dark conifer forests in the pechora–ilych state nature reserve, *Russian Journal of Ecology*, 2013, Vol. 44, No 1, pp. 3-10.
- Lukina N.V., Nikonov V.V., *Biogeoхимические циклы в лесах Севера в условиях аэротехногенного загрязнения* (Biogeochemical cycles in the forests of the North under conditions of airborne industrial pollution), In 2 parts, Part 1, Apatity: Izd-vo Kol'skogo nauchnogo centra RAN, 1996, 213 p. Part 2, Apatity: Izd-vo Kol'skogo nauchnogo centra RAN, 1996, 192 p.
- Lukina N.V., Nikonov V.V., *Pitatel'nyj rezhim lesov severnoj tajgi: prirodnye i tekhnogennye aspekty* (Nutrient regime of northern taiga forests: natural and technogenic aspects), Apatity: Izd-vo Kol'skogo nauchnogo centra RAN, 1998, 316 p.
- Lukina N.V., Orlova M.A., Isaeva L.G., *Plodorodie lesnyh pochv kak osnova vzaimosvyazi pochva-rastitel'nost'* (Forest soil fertility: the base of relationships between soil and vegetation), *Lesovedenie*, 2010, No. 5, pp. 45-56.
- Lukina N.V., Orlova M.A., Steinnes E., Artemkina N.A., Gorbacheva T.T., Smirnov V.E., Belova E.A., Mass-loss rates from decomposition of plant residues in spruce forests near the northern tree line subject to strong air pollution, *Environmental Science and Pollution Research*, 2017, Vol. 24, No 24, pp. 19874-19887.
- Lukina N.V., Tikhonova E.V., Orlova M.A., Bakhmet O.N., Kryshen A.M. ...& Zukert N.V., Associations between forest vegetation and the fertility of soil organic horizons in northwestern Russia, *Forest ecosystems*, 2019, Vol. 6, No 1, p. 34.
- Lukina N., Kuznetsova A., Tikhonova E., Smirnov V., Danilova M., Gornov A., Bakhmet O., Kryshen A., Tebenkova D., Shashkov M., Knyazeva S., Linking Forest Vegetation and Soil Carbon Stock in Northwestern Russia, *Forests*, 2020, Vol. 11, No 9, p. 979.
- Maccarthy J.W. Gap dynamics of forest trees: A review with particular attention to boreal forests, *Environmental Reviews*, 2001, Vol. 9, No 1, pp. 1-59.
- Maes S.L., Perring M.P., Depauw L., Bernhardt-Römermann M., Blondeel H., ... & Verheyen K., Plant functional trait response to environmental drivers across European temperate forest understorey communities, *Plant Biology*, 2020, Vol. 22, No 3, pp. 410-424.
- Maestre F.T., Quero J.L., Gotelli N.J., Escudero A., Ochoa V., Delgado-Baquerizo M., García-Palacios P., Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands, *Science*, 2012, Vol. 335, No 6065, pp. 214-218.
- Makarov M.I., Buzin I.S., Tiunov A.V., Malysheva T.I., Kadulin M.S., Koroleva N.E., Nitrogen isotopes in soils and plants of tundra ecosystems in the Khibiny Mountains, *Eurasian Soil Science*, 2019, Vol. 52, No 10, pp. 1195-1206.
- Makeschin F., Earthworms (Lumbricidae: Oligochaeta): Important promoters of soil development and soil fertility [in:] *Fauna in soil ecosystems. Recycling processes, nutrient fluxes and agricultural production*. (Ed. G. Benckiser), 1997, pp. 173-223.
- Makkonen M., Berg M.P., Handa I.T., Hättenschwiler S., van Ruijven J., van Bodegom P.M., Aerts R., Highly consistent effects of plant litter identity and functional traits on decomposition across a latitudinal gradient, *Ecology Letters*, 2012, Vol. 15, pp. 1033-1041.
- Mamkin V., Kurbatova J., Avilov V., Ivanov D., Kuricheva O., Varlagin A., Yaseneva I., Olchev A. Energy and CO₂ exchange in an undisturbed spruce forest and clear-cut in

- the Southern Taiga, *Agricultural and Forest Meteorology*, 2019, Vol. 265, pp. 252-268.
- Manakov K.N., Nikonov V.V., *Biologicheskij krugovorot mineral'nyh elementov i pochvoobrazovanie v el'nikah Krajnego Severa* (Biological cycle of mineral elements and pedogenesis in the spruce forests of the Far North), Leningrad: Nauka, 1981, 196 p.
- Manning P., Plas F., Soliveres S., Allan E., Maestre F.T., Mace G., Fischer M., Redefining ecosystem multifunctionality, *Nature ecology & evolution*, 2018, Vol. 3, p. 427.
- McDaniel J.P., Stromberger M.E., Barbarick K.A., Cranshaw W., Survival of *Aporrectodea caliginosa* and its effects on nutrient availability in biosolids amended soil, *Applied soil ecology*, 2013, Vol. 71, pp. 1-6.
- Metodicheskie rekomendacii po vosproizvodstvu raznovozrastnyh shirokolistvennyh lesov evropejskoj chasti SSSR (na osnove populyacionnogo analiza) (Methodological recommendations for the reproduction of broad-leaved forests of different ages in the European part of the USSR (based on population analysis), O.V. Smirnova, R.V. Popadyuk, A.A. Chistyakova et al. (Eds.), Moscow: VASKHNIL, 1989, 19 p.
- Migge-Kleian S., McLean M.A., Maerz J.C., Heneghan L., The influence of invasive earthworms on indigenous fauna in ecosystems previously uninhabited by earthworms, *Biological Invasions*, 2006, Vol. 8, No 6, pp. 1275-1285.
- Millennium Ecosystem Assessment. Ecosystems and Human Wellbeing: Synthesis*. Washington, DC: Island Press. 2005. (URL: <http://www.millenniumassessment.org/en/Reports.aspx#>) (13.12.2020).
- Mirkin B.M., Naumova L.G., Metod klassifikacii rastitel'nosti po Braun-Blanke v Rossii (Braun-Blanquet method of vegetation classification in Russia), *ZHurnal obshchej biologii*, 2009, Vol. 70, No. 1, pp. 66-77.
- Mlekopitayushchie v nazemnyh ekosistemah* (Mammals in terrestrial ecosystems), Moscow: Nauka, 1985, 289 p.
- Moradi J., Vicentini F., Šimačková H., Pižl V., Tajovský K., Stary J., Frouz J., An investigation into the long-term effect of soil transplant in bare spoil heaps on survival and migration of soil meso and macrofauna, *Ecological Engineering*, 2018, Vol. 110, pp. 158-164.
- Mori A.S., Isbell F., Fujii S., Makoto K., Matsuoka S., Osono T., Low multifunctional redundancy of soil fungal diversity at multiple scales, *Ecology letters*, 2016, Vol. 19, pp. 249-259.
- Mori A.S., Lertzman K.P., Gustafsson L., Biodiversity and ecosystem services in forest ecosystems: a research agenda for applied forest ecology, *Journal of Applied Ecology*, 2017, Vol. 54, No 1, pp. 12-27.
- Mouillot D., Villéger S., Scherer-Lorenzen M., Mason N.W., Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality, *PloS one*, 2011, Vol. 6, No 3, p. e17476.
- Mueller K.E., Eissenstat D.M., Hobbie S.E., Oleksyn J., Jagodzinski A.M., Reich P.B., Chawick O.A., Chorover J., Tree species effects on coupled cycles of carbon, nitrogen and acidity in mineral soils at a common garden experiment, *Biogeochemistry*, 2015, Vol. 111, No 1-3, pp. 601-614.
- Muller R.N., Nutrient relations of the herbaceous layer in deciduous forest ecosystems [in:] *The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America*, F.S. Gilliam, M.R. Roberts (Eds.), New York: Oxford University Press, 2003, pp. 15-37.
- Muscolo A., Bagnato S., Sidari M., Mercurio R., A review of the roles of forest canopy gaps, *Journal of Forestry Research*, 2014, Vol. 25, No 4, pp. 725-736.

- Naeem S., Loreau M., Inchausti P., Biodiversity and ecosystem functioning: the emergence of a synthetic ecological framework, *Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives*, 2002, pp. 3-11.
- Nakonechnyj N.V., *Ekologicheskoe znachenie hodov obyknovennogo krota (Talpa europaea L., 1758) v formirovanii faunisticheskikh kompleksov v lesnoj zone Zapadnoj Sibiri, Dis. kand. biol. nauk* (The ecological significance of the passages of the common mole (*Talpa europaea* L., 1758) in the formation of faunal complexes in the forest zone of Western Siberia. Candidate's thesis), Surgut: SurGU, 2013, 176 p.
- Ndiade-Bourobou D., Hardy O.J., Favreau B., Moussavou H., Nzengue E., Mignot A., Bouvet J.M., Long-distance seed and pollen dispersal inferred from spatial genetic structure in the very low-density rainforest tree, *Baillonella toxisperma* Pierre, in Central Africa, *Molecular Ecology*, 2010, Vol. 19, No 22, pp. 4949-4962.
- Nebert L.D., Bloem J., Lubbers I.M., van Groenigen J.W., Association of earthworm-denitrifier interactions with increased emission of nitrous oxide from soil mesocosms amended with crop residue, *Applied and Environmental Microbiology*, 2011, Vol. 77, No 12, pp. 4097-4104.
- Nemcev A.S., Rautian G.S., Puzachenko A.YU., Sipko T.P., Kalabushkin B.A., Mironenko I.V., *Zubr na Kavkaze* (Bison in the Caucasus), Majkop: Kachestvo, 2003, 292 p.
- Nichols E., Spector S., Louzada J., Larsen T., Amezcua S., Favila M.E., Network T.S.R., Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles, *Biological conservation*, 2008, Vol. 141, No 6, pp. 1461-1474.
- Niklasson M., Granström A., Numbers and sizes of fires: long-term spatially explicit fire history in a Swedish boreal landscape, *Ecology*, 2000, Vol. 81, pp. 1484-1499.
- Nikonov V.V., Lukina N.V., *Biogeohimicheskie funktsii lesov na severnom predele rasprostraneniya* (Biogeochemical functions of forests at the northern limit of distribution), Apatity: Izd-vo Kol'skogo nauchnogo centra RAN, 1994, 315 p.
- Novara A., Rühl J., La Mantia, T., Gristina L., La Bella, S., Tuttolomondo T., Litter contribution to soil organic carbon in the processes of agriculture abandon, *Solid Earth*, 2015, Vol. 6, No 2, pp. 425-432.
- Nummi P., Kattainen S., Ulander P., Hahtola A., Bats benefit from beavers: a facilitative link between aquatic and terrestrial food webs, *Biodiversity and Conservation*, 2011, Vol. 20, No 4, pp. 851-859.
- Nummi P., Holopainen S., Restoring wetland biodiversity using research: Whole-community facilitation by beaver as framework, *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 2020, Vol. 30, No 9, pp. 1798-1802.
- Nygaard P.H., Strand L.T., Stuanes A.O., Gap formation and dynamics after long-term steady state in an old-growth *Picea abies* stand in Norway: Above-and belowground interactions, *Ecology and evolution*, 2018, Vol. 8, No 1, pp. 462-476.
- O'Connor M.I., Gonzalez A., Byrnes J.E.K., Cardinale B.J., Duffy J.E., Gamfeldt L. ..., & Thompson P.L., A general biodiversity-function relationship is mediated by trophic level, *Oikos*, 2017, Vol. 126, pp. 18-31.
- Onuchin A.A., *Vlagooborot gornyh lesov Sibiri: Lokal'nye i regional'nye osobennosti, Dis. dokt. bil. nauk* (Moisture rotation of mountain forests of Siberia: Local and regional features. Doctor's thesis), Krasnoyarsk, 2003, 222 p.
- Orlova M.A., Lukina N.V., Kamaev I.O., Smirnov V.E., Kravchenko T.V., *Mozaichnost' lesnyh biogeocенозов i*

- produktivnost' pochv (Forest ecosystem mosaics and soil fertility), *Lesovedenie*, 2011, No. 6, pp. 39-48.
- Orlova M.A., Elementarnaya edinica lesnogo biogeocenoticheskogo pokrova dlya ocenki ekosistemnyh funkcij lesov (Elementary unit of the forest biogeocenotic cover for investigation of forest ecosystem functions), *Trudy Karel'skogo nauchnogo centra. Seriya Ekologicheskie issledovaniya*, 2013, No. 6, pp. 126-132.
- Orlova M., Lukina N., Tutubalina O., Smirnov V., Isaeva G., Hofgaard F., Soil nutrient's spatial variability in forest-tundra ecotones on the Kola Peninsula, Russia, *Biogeochemistry*, 2013, Vol. 113, pp. 283 - 305.
- Orlova M.A., Lukina N.V., Smirnov V.E., Artemkina N.A., Vliyanie eli na kislotsnost' i sodержanie elementov pitaniya v pochvah severotaezhnyh el'nikov kustarnichkovo-zelenomoshnyh (The influence of spruce on acidity and nutrient content in soils of northern taiga dwarf shrub-green moss spruce forests), *Pochvovedenie*, 2016, No. 11, pp. 1355-1367.
- Osipov A.F., Emissiya dioksida ugleroda s poverhnosti pochvy sosnyaka chernichno-sfagnovogo srednej tajgi (Carbon dioxide emission from the soil surface in a bilberry-sphagnum pine forest in the Middle Taiga), *Pochvovedenie*, 2013, No. 5, pp. 619-626.
- Osipov A.F., Emissiya dioksida ugleroda s poverhnosti pochvy spelogo sosnyaka chernichnogo v srednej tajge Respubliki Komi (Carbon dioxide emission form the soil surface in mature bilberry pine forest in Middle Taiga of the Komi Republic), *Lesovedenie*, 2015, No. 5, pp. 356-366.
- Osipov A.F., Bobkova K.S., Biologicheskaya produktivnost' i fiksatsiya ugleroda srednetaezhnymi sosnyakami pri perekhode iz srednevozzrastnyh v spelye (Biological productivity and carbon sequestration of pine forests at transition from middle aged to mature in middle taiga), *Lesovedenie*, 2016, No. 5, pp. 346-354.
- Osono T., Takeda H., Accumulation and release of nitrogen and phosphorus in relation to lignin decomposition in leaf litter of 14 tree species, *Ecological Research*, 2004, Vol. 19, No 6, pp. 593-602.
- Pahomov A.E., Bulahov V.L., Bobylev Yu.P., Charakter, velichina i masshtaby royushchej deyatel'nosti krota v dolinnyh lesah stepnoj Ukrainy (The feature, magnitude and scale of burrowing activity of a mole in the valley forests of the steppe Ukraine), In: *Ohrana i racional'noe ispol'zovanie zashchitnyh lesov stepnoj zony* (Protection and rational use of protective forests of the steppe zone), Dnipropetrovsk, 1987, pp. 106-114.
- Pahomov A.E., Formirovanie pochvennoj mezofauny pod vozdejstviem royushchih mlekopitayushchih v bajrachnyh dubravah Prisamar'ya (Soil Mesofauna Formation Effected by Mammalia Soil Burrowers in the Ravine Oak Forests of the Samara River Area), *Vestnik zoologii*, 2003, Vol. 37, No 1, pp. 41-48.
- Paine R.T., The Pisaster-Tegula interaction: Prey patches, predator food preference, and intertidal community structure, *Ecology*, 1969, Vol. 50, No 6, pp. 950-961.
- Paustian K., Lehmann J., Ogle S., Reay D., Robertson G.P., Smith P., Climate-smart soils, *Nature*, 2016, Vol. 532, pp. 49-57.
- Perel' T.S., *Rasprostranenie i zakonomernosti raspredeleniya dozhdevykh chervej fauny SSSR* (Dispersal and patterns of spreading of earthworms of the fauna of the USSR), Moscow, Nauka, 1979, 272 p.
- pleistocenepark.ru (December 12, 2020).
- Poeydebat C., Jactel H., Moreira X., Koricheva J., Barsoum N., Bauhu, J., ... & Gravel D., Climate affects neighbour-induced changes in leaf chemical defences and tree diversity-herbivory relationships, *Functional Ecology*, 2020, pp. 1-15.

- Pogrebnyak P.S., *Osnovy lesnoj tipologii* (Fundamentals of forest typology), Kiev: AN USSR, 1955, 456 p.
- Pollierer M.M., Scheu S., Tiunov A.V., Isotope analyses of amino acids in fungi and fungal feeding Diptera larvae allow differentiating ectomycorrhizal and saprotrophic fungi-based food chains, *Functional Ecology*, 2020, Vol. 34, No 11, pp. 2375-2388.
- Polyanskaya L.M., YUmakov D.D., Tyugaj Z.N., Stepanov A.L., Sootnoshenie gribov i bakterij v temnogumusovoj lesnoj pochve (Fungi and bacteria ratio in the dark humus forest soil), *Pochvovedenie*, 2020, No. 9, pp. 1094-1099.
- Potapov A.M., Semenyuk I.I., Tiunov A.V., Seasonal and age-related changes in the stable isotope composition ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) of millipedes and collembolans in a temperate forest soil, *Pedobiologia*, 2014, Vol. 57, No 4-6, pp. 215-222.
- Potapov A.M., Tiunov A.V., Scheu S., Larsen T., Pollierer M.M., Combining bulk and amino acid stable isotope analyses to quantify trophic level and basal resources of detritivores: a case study on earthworms, *Oecologia*. 2019, Vol. 189, No 2, pp. 447-460.
- Pretzsch H., Steckel M., Heym M., Biber P., Ammer C., Ehbrecht M., ... & Vast F., Stand growth and structure of mixed-species and monospecific stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Q. robur* L., *Quercus petraea* (M att.) L iembl.) analysed along a productivity gradient through Europe, *European Journal of Forest Research*, 2020, Vol. 139, No 3, pp. 349-367.
- Pugnaire F.I., Morillo J.A., Peñuelas J., Reich P.B., Bardgett R.D., Gaxiola A., ... & Van Der Putten W.H., Climate change effects on plant-soil feedbacks and consequences for biodiversity and functioning of terrestrial ecosystems, *Science advances*, 2019, Vol. 5, No 11, p. eaaz1834.
- Pukkala T., Instructions for optimal any-aged forestry, *Forestry, An International Journal of Forest Research*, 2018, Vol. 91, No 5, pp. 563-574.
- Pulleman M.M., Six J., Uyl A., Marinissen J.C.Y., Jongmans A.G., Earthworms and management affect organic matter incorporation and microaggregate formation in agricultural soils, *Appl. Soil Ecol.*, 2005, Vol. 29, pp. 1-15.
- Pülzl H., Kleinschmit D., Arts B., Bioeconomy—an emerging meta-discourse affecting forest discourses? *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2014, Vol. 29, No 4, pp. 386-393.
- Punttila P., Kilpeläinen J., Distribution of mound-building ant species (*Formica* spp., Hymenoptera) in Finland: preliminary results of a national survey, *Annales Zoologici Fennici*, 2009, Vol. 46, No 1, pp. 1-15.
- Rafes P.M., *Rol' i znachenie rastitel'noyadnyh nasekomyh v lesu* (The role and significance of herbivorous insects in the forest), Moscow: Nauka, 1968, 233 p.
- Ramenskij L.G., *Vvedenie v kompleksnoe pochvenno-geobotanicheskoe issledovanie zemel'* (Introduction to integrated soil-geobotanical research of lands), Leningrad: Sel'hozgiz, 1938, 620 p.
- Rämö J., Tahvonon O., Optimizing the harvest timing in continuous cover forestry, *Environmental and Resource Economics*, 2017, Vol. 67, pp. 853-868.
- Rampino M.R., Shen S.Z., The end-Guadalupian (259.8 Ma) biodiversity crisis: the sixth major mass extinction? *Historical Biology*, 2019, pp. 1-7.
- Rastitel'noyadnye zivotnye v biogeocenoazah sushi* (Herbivorous animals in land biogeocenoses: Proc. All-Union Conference), Valdai, 3-6 June 1984, Moscow: Nauka, 1986, 189 p.
- Reich P.B., Oleksyn J., Modrzyński J., Mrozinski P., Hobbie S.E., Eissenstat D.M., Tjoelker M.G., Linking litter calcium,

- earthworms and soil properties: a common garden test with 14 tree species, *Ecology letters*, 2005, Vol. 8, No 8, pp. 811-818.
- Remezov N.P., Eshche o roli lesa v pochvoobrazovanii (More about the role of forests in pedogenesis), *Pochvovedenie*, 1956, No. 4, pp.70-79.
- Remezov N.P., O roli lesa v pochvoobrazovanii (About the role of forests in pedogenesis), *Pochvovedenie*, 1953, No. 12, pp. 74-83.
- Romanov M.S., Evstigneev O.I., Mestoobitaniya hishchnyh ptic i chernogo aista v svyazi s prostranstvennoj strukturoj lesnogo pokrova (Habitats of diurnal raptors and the black stork in relation to the spatial structure of forest cover), *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2016, Vol. 1, No. 3, pp. 1-20.
- Rooney T.P., Deer impacts on forest ecosystems: a North American perspective, *Forestry: An International Journal of Forest Research*, 2001, Vol. 74, No 3, pp. 201-208.
- Roseberry J.L., Woolf A., Habitat-population density relationships for white-tailed deer in Illinois, *Wildlife Society Bulletin*, 1998, pp. 252-258.
- Rosenfeld E.J., Assessing the ecological significance of linkage and connectivity for avian populations in urban areas, *PhD thesis*, University of Birmingham, 2012. 146 p.
- Rozhkov A.C., *Derevo i nasekomoe* (Tree and insect), Novosibirsk: Nauka, 1981, 194 p.
- Rubashko G.E., Hanina L.G., Smirnov V.E., Dinamika rastitel'nosti gruppirovok muravejnikov *Formica rufa* (Dynamics of plant communities related to the activity of *Formica rufa* ants), *Zoologicheskij zhurnal*, 2010, Vol. 89, No. 12, pp. 1448-1455.
- Sablina T.B., *Kopytnye Belovezhskoj Pushchi* (Hoofed mammals of Belovezhskaya Pushcha), Moscow: Nauka, 1955, 192 p.
- Saikkonen T., Vahtera V., Koponen S., Suominen O. Effects of reindeer grazing and recovery after cessation of grazing on the ground-dwelling spider assemblage in Finnish Lapland, *PeerJ*, 2019, Vol. 7, p. e7330.
- Salemaa M., Derome J., Nojd P., Response of boreal forest vegetation to the fertility status of the organic layer along a climatic gradient, *Boreal Environment Research*, 2008, Vol. 13, pp. 48-66.
- Sandor M., Schrader S., Earthworms affect mineralization of different organic amendments in a microcosm study, *Bulletin of University of Agricultural Sciences and Veterinary Medicine Cluj-Napoca. Agriculture*, 2007, Vol. 63, pp. 442-447.
- Sauvadet M., Chauvat M., Brunet N., Bertrand I., Can changes in litter quality drive soil fauna structure and functions? *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, Vol. 107, pp. 94-103.
- Scharenbroch B.C., Bockheim J.G., Impacts of forest gaps on soil properties and processes in old growth northern hardwood-hemlock forests, *Plant and soil*, 2007, Vol. 294, No 1-2, pp. 219-233.
- Scheller R.M., Mladenoff D.J., An ecological classification of forest landscape simulation models: tools and strategies for understanding broad-scale forested ecosystems, *Landscape Ecology*, 2007, Vol. 22, No 4, pp. 491-505.
- Scherer-Lorenzen M., The functional role of biodiversity in the context of global change [in:] *Forests and global change*, D.A. Coomes, D.F.R.P. Burslem, W.D. Simonson (Eds.), Cambridge: Cambridge University Press, 2013, pp. 195-237.
- Schlick-Steiner B.C., Steiner F.M., Moder K., Seifert B., Sanetra M., Dyreson E., ... & Christian E.A., multidisciplinary approach reveals cryptic diversity in Western Palearctic Tetramorium ants (Hymenoptera: Formicidae), *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2006, Vol. 40, No 1, pp. 259-273.
- Schliemann S.A., Bockheim J.G., Influence of gap size on carbon and nitrogen biogeochemical cycling in Northern

- hardwood forests of the Upper Peninsula, Michigan, *Plant and soil*, 2014, Vol. 377, No 1-2, pp. 323-335.
- Schliemann S.A., Bockheim J.G., Methods for studying treefall gaps: a review, *Forest ecology and management*, 2011, Vol. 261, No 7, pp. 1143-1151.
- Schmidt M.W., Torn M.S., Abiven S., Dittmar T., Guggenberger G., Janssens I. A., ... & Nannipieri P., Persistence of soil organic matter as an ecosystem property, *Nature*, 2011, Vol. 478, No 7367, p. 49.
- Schneider A.K., Hohenbrink T.L., Reck A., Zangerlé A., Schröder B., Zehe E., van Schaik L., Variability of earthworm-induced biopores and their hydrological effectiveness in space and time, *Pedobiologia*, 2018, Vol. 71, pp. 8-19.
- Schuldt A., Assmann T., Brezzi M., Buscot F., Eichenberg D., Gutknecht J., ... & Liu X., Biodiversity across trophic levels drives multifunctionality in highly diverse forests, *Nature communications*, 2018, Vol. 9, No 1, p. 2989.
- Seidl R., Fernandes P.M., Fonseca T.F., Gillet F., Jönsson A.M., ... & Mohren F., Modelling natural disturbances in forest ecosystems: a review, *Ecological Modelling*, 2011, Vol. 222, No 4, pp. 903-924.
- Semenov M.V., Metabarkoding i metagenomika v pochvenno-ekologicheskikh issledovaniyah: uspekhi, problemy i vozmozhnosti (Metabarcoding and metagenomics in soil ecology research: achievements, challenges and opportunities), *ZHurnal obshchej biologii*, 2019, Vol. 80, No. 6, pp. 403-417.
- Shanin V.N., Komarov A.S., Mikhailov A.V., Bykhovets S.S., Modelling carbon and nitrogen dynamics in forest ecosystems of Central Russia under different climate change scenarios and forest management regimes, *Ecological Modelling*, 2011, Vol. 222, No 14, pp. 2262-2275.
- Shanin V., Mäkipää R., Shashkov M., Ivanova N., Shestibratov K., Moskalenko S., ... & Osipov A., New procedure for the simulation of belowground competition can improve the performance of forest simulation models, *European Journal of Forest Research*, 2015, Vol. 134, No 6, pp. 1055-1074.
- Shanin V.N., Grabarnik P.YA., Byhovec S.S., Chertov O.G., Pripulina I.V., Shashkov M.P., ... & Ruchinskaya E.V., Parametrizaciya modeli produkcionnogo processa dlya dominiruyushchih vidov derev'ev Evropejskoj chasti RF v zadachah modelirovaniya dinamiki lesnyh ekosistem (Parametrization of the production process model for the dominant tree species in the European part of the Russian Federation in the problems of modeling the dynamics of forest ecosystems), *Mathematical Biology and Bioinformatics*, 2019, Vol. 14, No. 1, pp. 54-76.
- Shanin V., Grabarnik P., Shashkov M., Ivanova N., Bykhovets S., Frolov P., Stamenov M., Crown asymmetry and niche segregation as an adaptation of trees to competition for light: conclusions from simulation experiments in mixed boreal stands, *Mathematical and Computational Forestry and Natural-Resource Sciences*, 2020, Vol. 12, No 1, pp. 26-49.
- Shekhovtsov S.V., Rapoport I.B., Poluboyarova T.V., Geraskina A.P., Golovanova E.V., Peltek S.E., Morphotypes and genetic diversity of *Dendrobaena schmidti* (Lumbricidae, Annelida), *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*, 2020, Vol. 24, No 1, pp. 48-54.
- Shevchenko N.E., Rol' *Bison bonasus* (Linnaeus, 1758) v formirovanii mozaiki prirodnogo lesnogo pokrova Vostochnoj Evropy. Soobshchenie pervoe. Dinamika areala i osobennosti troficheskoj i topicheskoj deyatelnosti evropejskogo zebra v pozdnem golocene na territorii Vostochnoj Evropy (The role of *Bison*

- bonasus* (Linnaeus, 1758) in the mosaic formation of natural forest cover in Eastern Europe. First article. The dynamics of the area, and features of the food and topical activity of the european bison in the Late Holocene in Eastern Europe), *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2016, Vol. 1, No. 2, pp. 1-41.
- 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 pochvenno ughleroda v hvojno-shirokolistvennyh lesah severo-zapadnogo Kavkaza (Succession dynamics of vegetation and storages of soil carbon in mixed forests of northwestern Caucasus), *Lesovedenie*, 2019, No. 3, pp. 163-176.
- Siemann E., Carrillo J.A., Gabler C.A., Zipp R., Rogers W.E., Experimental test of the impacts of feral hogs on forest dynamics and processes in the southeastern US, *Forest Ecology and Management*, 2009, Vol. 248, pp. 546-533.
- Simmons L.W., Ridsdill-Smith T.J. (eds.), *Ecology and evolution of dung beetles*, Oxford: Blackwell Publishing, 2011, pp. 1-20.
- Six J., Bossuyt H., Degryze S., Deneff K.A., History of research on the link between (micro) aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics, *Soil and Tillage Research*, 2004, Vol. 79, No 1, pp. 7-31.
- Sklyarov G.A., K voprosu o deyatelnosti krotov v pochvah dernovo-podzolistoj zony (To the question of the activity of moles in the soils of the sod-podzolic zone), *Pochvovedenie*, 1953, No. 8, pp. 51-57.
- Skvorcova E.B., Ulanova N.G., Basevich V.F., *Ekologicheskaya rol' vetrovalov* (The ecological role of windblows), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1983, 192 p.
- Smirnov V.E., Funkcional'naya klassifikaciya rastenij metodami mnogomernoj statistiki (Functional classification of plants by multivariate analysis), *Matematicheskaya biologiya i bioinformatika*, 2007, Vol. 2, No. 1, pp. 1-17.
- Smirnova O.V., *Struktura travyanogo pokrova shirokolistvennyh lesov* (Grass cover structure of broad-leaved forests), Moscow: Nauka, 1987, 207 p.
- Smirnova O.V., Populyacionnaya organizaciya biocenoticheskogo pokrova lesnyh landshaftov (Population organization of biocenotic cover of forest landscapes), *Uspekhi sovremennoj biologii*, 1998, Vol. 118, No. 2, pp. 148-165.
- Smirnova O.V., Hanina L.G., Smirnov V.E., Ekologo-cenoticheskie gruppy v rastitel'nom pokrove lesnogo poyasa Vostochnoj Evropy (Ecological-cenotic groups in the vegetation cover of forest belt of Eastern Europe), In: *Vostochno-Evropejskie lesa: istoriya v golocene i sovremennost'* (Eastern European forests: history in Holocene and contemporaneity), Moscow: Nauka, 2004, Vol. 1, pp. 165-175.
- Smirnova O.V., Prirodnaya organizaciya biogeocenoticheskogo pokrova lesnogo poyasa Vostochnoj Evropy. Teoreticheskie predstavleniya biogeocenologii i populyacionnoj biologii (The natural organization of biocenotic cover of forest belt of Eastern Europe. Theoretical concepts of biogeocenology and population biology), In: *Vostochnoevropijskie lesa: istoriya v golocene i sovremennost'* (Eastern European forests: history in Holocene and contemporaneity), Moscow: Nauka, 2004, Vol. 1, pp. 14-25.
- Smirnova O.V., Toropova N.A., Potential vegetation and potential ecosystem cover, *Biology Bulletin Reviews*, 2017, Vol. 7, No 2, pp. 139-149.
- Smirnova O.V., Shevchenko N.E., Khanina L.G., Bobrovsky M.V., Refugium of the boreal forests of the circumpolar Urals, *Biology Bulletin*, 2018, Vol. 45, No 2, pp. 223-229.

- Smirnova O.V., Geraskina A.P., Current northern Eurasia forest condition: methods of analysis and restoration of natural biota in protected areas. literature review and recommendations for required research in protected areas, *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2019, Vol. 4, No 1, pp. 1-12.
- Smirnova O.V., Geraskina A.P., Korotkov V.N., Natural zonality of the forest belt of Northern Eurasia: myth or reality? Part 1 (literature review), *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2020, Vol. 5, No 1, pp. 19-38.
- Sobek S., Tschardt T., Scherber C., Schiele S., Steffan-Dewenter I., Canopy vs. understory: Does tree diversity affect bee and wasp communities and their natural enemies across forest strata? *Forest Ecology and Management*, 2009, Vol. 258, No 5, pp. 609-615.
- Söderbergh I., Ledermann T., Algorithms for simulating thinning and harvesting in five European individual-tree growth simulators: a review, *Computers and Electronics in Agriculture*, 2003, Vol. 39, No 2, pp. 115-140.
- Solov'ev V.A., *Biologiya i hozyajstvennoe znachenie barsukov Vyatsko-Kamskogo mezhdurech'ya*, Dis. kand. biol. nauk (Biology and economic importance of badgers in the Vyatka-Kama interstream area, Candidate's thesis.), Kirov, 2007, 162 p.
- Spurgeon D.J., Keith A.M., Schmidt O., Lammertsma D.R., Faber J.H., Land-use and land-management change: relationships with earthworm and fungi communities and soil structural properties, *BMC ecology*, 2013, Vol. 13, No 1, p. 46.
- Sredobrazuyushchaya deyatel'nost' zhivotnykh* (Environment-forming activity of animals, Proc. Conf. Title), 17-18 December 1970, Moscow: Nauka, 1970, 101 p.
- Steckel M., del Río M., Heym M., Aldea J., Bielak K., Brazaitis G., ... & Jansons A., Species mixing reduces drought susceptibility of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) – Site water supply and fertility modify the mixing effect, *Forest Ecology and Management*, 2020, Vol. 461, pp. 117908.
- Storch D., Bohdalkova E., Okie J., The more-individuals hypothesis revisited: the role of community abundance in species richness regulation and the productivity–diversity relationship, *Ecology Letters*, 2018, Vol. 21, No 6, pp. 920-937.
- Striganova B.R., Issledovanie roli mokric i dozhdevykh chervej v processah gumifikacii razlagayushchejsya drevesiny (Investigation of the role of woodlice and earthworms in the processes of humification of decaying wood), *Pochvovedenie*, 1968, No. 8, pp. 85-90.
- Striganova B.R., *Pitanie pochvennykh saprofitov* (Nutrition of soil saprophages), Moscow: Nauka, 1980, 244 p.
- Striganova B.R., Struktura i funkcii soobshchestv pochvoobitayushchih zhivotnykh (Structure and functions of communities of soil inhabiting animals), In: *Strukturno-funktional'naya rol' pochv i pochvennoj bioty v biosphere* (Structural and functional role of soils and soil biota in the biosphere), Moscow: Nauka, 2003, pp. 151-173.
- Sukachev V.N., *Rastitel'nye soobshchestva* (Plant communities), Moscow: Kniga, 1928, 232 p.
- Sukachev V.N., Terminologiya osnovnykh ponyatij fitocenologii (Terminology of the basic concepts of phytocenology), *Sovremennaya botanika*, 1935, Vol. 5, pp. 11-21.
- Sukachev V.N., *Dinamika lesnykh biogeocenozov. Osnovy lesnoj biogeocenologii* (Dynamics of forest biogeocenoses. Fundamentals of forest biogeocenology), Moscow: Nauka, 1964, pp. 458-486.

- Sukachev V.N., *Osnovy lesnoj tipologii i biogeocenologii. Izbrannye trudy* (Fundamentals of forest typology and biogeocenology. Selected Works), Leningrad: Nauka, 1972, 418 p.
- Sundqvist M.K., Wardle D.A., Olofsson E., Giesler R., Gundale M.J., Chemical properties of plant litter in response to elevation: subarctic vegetation challenges phenolic allocation theories, *Functional Ecology*, 2012, Vol. 26, No 3, pp. 1090-1099.
- Suominen O., Olofsson J., Impacts of semi-domesticated reindeer on structure of tundra and forest communities in Fennoscandia: a review, *Annales Zoologici Fennici*, 2000, Vol. 37, No 4, pp. 233-249.
- Swift M.J., Human impacts on biodiversity and ecosystem services: an overview [in:] *The Fungal Community its Organization and Role in Ecosystems* (Eds. J. Dighton, J.F. White, P. Oudemans), Boca Raton, FL: CRC Press, 2005, pp. 627-641.
- Symstad A.J., Tilman D., Willson, J., Knops J.M., Species loss and ecosystem functioning: effects of species identity and community composition, *Oikos*, 1998, Vol. 81, pp. 389-397.
- Talashilkar S.C., Bhargarath P.P., Mehta V.B., Changes in chemical properties during composting of organic residues as influenced by earthworm activity, *Journal of the Indian Society of Soil Science*, 1999, Vol. 47, pp. 50-53.
- The afterlife of a tree*, Bobiec A. (Ed.), WWF Poland, 2005. 248 p.
- The Economics of Ecosystems and Biodiversity: Mainstreaming the Economics of Nature*. A synthesis of the approach, conclusions and recommendations of TEEB, Malta: Progress Press, 2010, 49 p.
- Tihomirova L.G., O vliyaniy royushchej deyatel'nosti krota na rastitel'nost' lugov Moskovskoj oblasti (On the influence of the burrowing activity of a mole on the vegetation of meadows in the Moscow region), In: *Struktura i funkcional'no-biogeocenoticheskaya rol' zhivotnogo naseleniya sushy. Materialy soveshchaniya MOIP. Sekciya zoologii* (The structure and functional-biogeocenotic role of the animal population of the land. Materials of the MOIP meeting. Zoology Section), Moscow: Nauka, 1967, pp. 97-99.
- Tiunov A.V., Kuznecova N.A., Sredoobrazuyushchaya deyatel'nost' nornyh dozhdevykh chervej (*Lumbricus terrestris* L.) i prostranstvennaya organizaciya pochvennoj bioty (Environmental activity of anecic earthworms (*Lumbricus terrestris* L.) and spatial organization of soil communities), *Izvestiya Rossijskoj akademii nauk. Seriya biologicheskaya*, 2000, No. 5, pp. 606-617.
- Tiunov A.V., *Metabioz v pochvennoj sisteme: vliyanie dozhdevykh chervej na strukturu i funkcionirovanie pochvennoj bioty, Avtoref. dis. dokt. biol. nauk* (Metabiosis in soil system: impact of earthworms on the structure and functioning of soil biota, Extended abstract of Doctor's thesis), Moscow: IPEE, 2007, 44 p.
- Tobner C.M., Paquette A., Gravel D., Reich P.B., Williams L.J., Messier C., Functional identity is the main driver of diversity effects in young tree communities, *Ecology letters*, 2016, Vol. 19, No 6, pp. 638-647.
- Tolkach V.N., Dvorak L.E., *Izmenenie nadzemnoj fitomassy zhivogo napochvennogo pokrova pod vliyaniem dikih kopytnyh* (Changes in the aboveground phytomass of the living ground cover under the influence of wild hoofed mammals), *Belovezhskaya pushcha*, 1980, Issue 4, pp. 29-38.
- Toropova N.A., Rol' geterotrofov v formirovanii mozaichno-yarusnoj struktury lesov (The role of heterotrophs in the formation of the mosaic-tiered structure of forests), In: *Vostochnoevropejskie shirokolistvennye lesa* (Eastern European

- broadleaf forests), Moscow: Nauka, 1994, pp. 228-241.
- Tresch S., Frey D., Le Bayon R.C., Zanetta A., Rasche F., Fliessbach A., Moretti M., Litter decomposition driven by soil fauna, plant diversity and soil management in urban gardens, *Science of the Total Environment*, 2019, Vol. 658, pp. 1614-1629.
- Treseder K.K., Lennon J.T., Fungal traits that drive ecosystem dynamics on land, *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2015, Vol. 79, pp. 243-262.
- Udra I.F., *Rasselenie rastenij i voprosy paleo-i biogeografii* (Plant dispersal and issues of paleo and biogeography), Kiev: AN USSR, 1988, 197 p.
- Ulanova N.G., The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review, *Forest ecology and management*, 2000, Vol. 135, No 1-3. pp. 155-167.
- Urban A.V., Prokushkin A.S., Korets M.A., Panov A.V., Gerbig C., Heimann M., Influence of the Underlying Surface on Greenhouse Gas Concentrations in the Atmosphere Over Central Siberia, *Geography and Natural Resources*, 2019, Vol. 40, No 3, pp. 221-229.
- Van Breemen N., Finzi A.C., Plant-soil interactions: ecological aspects and evolutionary implications, *Biogeochemistry*, 1998, Vol. 42, pp. 1-19.
- Van der Plas F., Biodiversity and ecosystem functioning in naturally assembled communities // *Biological Reviews*, 2019, Vol. 94, No 4, pp. 1220-1445.
- Van der Plas F., Manning P., Allan E., Scherer-Lorenzen M., Verheyen K., Wirth C., ... & Barbaro L. Jack-of-all-trades effects drive biodiversity–ecosystem multifunctionality relationships in European forests // *Nature communications*. 2016. Vol. 7. No. 1. P. 1-11.
- Van der Plas F., Ratcliffe S., Ruiz-Benito P., Scherer-Lorenzen M., Verheyen K., Wirth C., ... & Bastias C.C., Continental mapping of forest ecosystem functions reveals a high but unrealised potential for forest multifunctionality, *Ecology letters*, 2018, Vol. 21, No 1, pp. 31-42.
- Van Groenigen J.W., Lubbers I.M., Vos H.M., Brown G.G., De Deyn G.B., Van Groenigen K.J., Earthworms increase plant production: a meta-analysis, *Scientific report*, 2014, Vol. 4, P. 63-65.
- Van Groenigen J.W., Van Groenigen K.J., Koopmans G.F., Stokkermans L., Vos H.M., Lubbers I.M., How fertile are earthworm casts? A meta-analysis, *Geoderma*, 2019, Vol. 338, pp. 525-535.
- Van Klink R., van Laar-Wiersma J., Vorst O., Smit C., Rewilding with large herbivores: Positive direct and delayed effects of carrion on plant and arthropod communities, *PloS one*, 2020, Vol. 15, No 1, p. e0226946.
- Van Meerbeek K., Muys B., Schowanek S.D., Svenning J.C., Reconciling Conflicting Paradigms of Biodiversity Conservation: Human Intervention and Rewilding, *BioScience*, 2019, Vol. 69, No 12, pp. 997-1007.
- Vasile M., The vulnerable bison: practices and meanings of rewilding in the Romanian Carpathians, *Conservation and Society*, 2018, Vol. 16, No 3, pp. 217-231.
- Veen G.F.C., Olf H., Interactive effects of soil-dwelling ants, ant mounds and simulated grazing on local plant community composition, *Basic and Applied Ecology*, 2011, Vol. 12, No 8, pp. 703-712.
- Vereshchagin N.K., Rusakov O.S., *Kopytnye Severo-Zapada SSSR (istoriya, obraz zhizni i hozyajstvennoe ispol'zovanie* (Hoofed mammals North-West of the USSR (history, way of life and practical use)), Leningrad: Nauka, 1979, 309 p.
- Verheyen K., Vanhellefont M., Auge H., Baeten L., Baraloto C., Barsoum N., ... & Haase J., Contributions of a global network of tree diversity experiments to sustainable

- forest plantations, *Ambio*, 2016, Vol. 45, No 1, pp. 29-41.
- Vesterdal L., Clarke N., Sigurdsson B.D., Gundersen P., Do tree species influence soil carbon stocks in temperate and boreal forests? *Forest Ecology and Management*, 2013, Vol. 309, pp. 4-18.
- Vicente-Silva J., Bergamin R. S., Zanini K.J., Pillar V.D., Mülle S.C., Assembly patterns and functional diversity of tree species in a successional gradient of Araucaria forest in Southern Brazil, *Natureza & Conservação*, 2016, Vol. 14, No 2, pp. 67-73.
- Vostochnoevropskie lesa: istoriya v golocene i sovremennost'* (Eastern European forests: history in the Holocene and contemporaneity), Moscow: Nauka, 2004, Vol. 1, 479 p.
- Vostochnoevropskie shirokolistvennye lesa* (Eastern European broadleaf forests), Moscow: Nauka, 1994, 364 p.
- Wagg C., Bender S.F., Widmer F., Van der Heijden M.G.A., Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2014, Vol. 11, No 14, pp. 5266-5270.
- Wall D., *Soil ecology and ecosystem services*, Oxford, UK: Oxford University Press, 2012. 424 p.
- Wardle D.A., *Communities and Ecosystems: Linking Aboveground and Belowground Components*, New Jersey: Princeton Univ. Press, Princeton, 2002. 391 p.
- Whelan C.J., Şekercioglu Ç.H., Wenny D.G., Why birds matter: from economic ornithology to ecosystem services, *Journal of Ornithology*, 2015, Vol. 156, No 1, pp. 227-238.
- Wikström P., Edenius L., Elfving B., Eriksson L., Låmas T., Sonesson J., Öhman K., Wallerman J., Waller C., Klintebäck F., The Heureka Forestry Decision Support System: An Overview, *Mathematical & Computational Forestry & Natural Resource Sciences*, 2011, Vol. 3, No 2, pp. 87-95.
- Wirthner S., *The role of wild boar (Sus scrofa L.) rooting in forest ecosystems in Switzerland*, A dissertation for the degree of doctor in science, Zurich, 2011, 103 p.
- Wright J.P., Jones C.G., Flecker A.S., An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness and the landscape scale, *Oecologia*, 2002, Vol. 132, pp. 96-101.
- Wright J.P., Jones C.G. The concept of organisms as ecosystem engineers ten years on: progress, limitations, and challenges, *BioScience*, 2006, Vol. 56, No 3, pp. 203-209.
- Yamamoto S.-I., Forest Gap Dynamics and Tree Regeneration, *Journal of Forest Research*, 2012, Vol. 5, No 4, pp. 223-229.
- Yang X., Chen J., Plant litter quality influences the contribution of soil fauna to litter decomposition in humid tropical forests, southwestern China, *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, Vol. 41, No 5, pp. 910-918.
- Yanickaya T., *Prakticheskoe rukovodstvo po vydeleniyu lesov vysokoj prirodoohrannojs cennosti* (A practical guide to identifying high conservation value forests), Vsemirnyj fond dikoj prirody (WWF), Moscow, 2008, 136 p.
- Yatso K.N., Lilleskov E.A., Effects of tree leaf litter, deer fecal pellets, and soil properties on growth of an introduced earthworm (*Lumbricus terrestris*): implications for invasion dynamics, *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, Vol. 94, pp. 181-190.
- Yokoyama K., Kai H., Koga T., Kawaguchi S., Effect of dung beetle, *Onthophagus lenzii* H. on nitrogen transformation in cow dung and dung balls, *Soil Science and Plant Nutrition*, 1991, Vol. 37, No 2, pp. 341-345.
- Zagidullina A., Drobyshev I., Sohranenie i imitaciya estestvennogo dinamicheskogo raznoobraziya lesnogo pokrova: obzor koncepcij i metodicheskij podhodov (Conservation and simulation of natural dynamic diversity of forest cover: an

- overview of concepts and methodological approaches), *Ustojchivoe lesopol'zovanie*, 2017. Vol. 50. No. 2, pp. 22-31.
- Zaharov A.A., *Muravej, sem'ya, koloniya* (Ant, family, colony), Moscow: Nauka, 1978, 144 p.
- Zamolodchikov D.G., Korovin G.N., Utkin A.I., Chestnyh O.V., Songen B., *Uglerod v lesnom fonde i sel'skohozyajstvennyh ugod'yah Rossii* (Carbon in the forest fund and agricultural lands of Russia), Moscow: KMK, 2005, 212 p.
- Zaugol'nova L.B., Martynenko V.B., *Opredelitel' tipov lesa Evropejskoj Rossii* (Guide on forest types in European Russia), 2012, Web-site, available at: <http://www.cepl.rssi.ru/bio/forest/> (2020, 14 December).
- Zaugol'nova L.B., Morozova O.V., *Tipologija i klassifikacija lesov evropejskoj Rossii: metodicheskie podhody i vozmozhnosti ih realizacii* (Typology and classification of European Russian forests: methodological approaches and potentialities of their realization), *Lesovedenie*, 2006, No. 1, pp. 34-48.
- Zaugol'nova L.B., *Tipologicheskoe raznoobrazie lesnoj rastitel'nosti* (Typological diversity of forest vegetation), *Monitoring biologicheskogo raznoobrazija lesov Rossii*, A.S. Isaev (ed.), Moscow: Nauka, 2008, pp. 174-179.
- Zav'yalov N.A., Bobry (*Castor fiber*, *C. canadensis*) – sredobrazovateli i fitofagi (Beavers (*Castor fiber*, *C. canadensis*) – founders of habitats and phytophages), *Uspekhi sovremennoj biologii*, 2013, Vol. 133, No. 5, pp. 502-528.
- Zav'yalov N.A., Krylov A.V., Bobrov A.A., Ivanov V.K., Dgebuadze Yu.Yu., *Vliyanie rechnogo bobra na ekosistemy malyh rek* (Influence of river beaver on ecosystems of small rivers), Moscow: Nauka, 2005, 186 p.
- Zav'yalova L.F., *Biogeocentricheskaya rol' kabana v Darvinskom zapovednike i ego znachenie v sosednih sel'hozugod'yah* (Biogeocentric role of wild boar in the Darwin nature reserve and its importance in neighboring farmland), In: *Nauchnye issledovaniya v zapovednikah i nacional'nyh parkah Rossii (federal'nyj otchet za 1992–1993 gody)* (Scientific research in reserves and national parks of Russia (federal report 1992-1993)), Moscow, 1997, pp. 99-100.
- Zenyakin S.A., Onipchenko V.G., *Opyt ocenki masshtabov royushchej deyatel'nosti kavkazskogo krota (Talpa caucasica Satunin) na al'pijskom lugu Teberdinskogo zapovednika* (Burrowing activity of the caucasian mole (*Talpa caucasica* Satunin) on an alpine meadow in the Teberda nature reserve), *Byulleten' MOIP. Otdel biologicheskij*, 1997, Vol. 102, Issue 3, pp. 52-53.
- Zhang D.Q., Hui D., Luo Y., Zhou G., Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors, *Journal of Plant Ecology*, 2008, Vol. 1, No 2, pp. 85-93.
- Zhang C., Mora P., Dai J., Chen X., Giusti-Miller S., Ruiz-Camach N., ... & Lavelle P., Earthworm and organic amendment effects on microbial activities and metal availability in a contaminated soil from China, *Applied Soil Ecology*, 2016, Vol. 104, pp. 54-66.
- Zhang B., Lu X., Jiang J., DeAngelis D.L., Fu Z., Zhang J., Similarity of plant functional traits and aggregation pattern in a subtropical forest, *Ecology and Evolution*, 2017, Vol. 7, No 12, pp. 4086-4098.
- Zhu J., Lu D., Zhang W., Effects of gaps on regeneration of woody plants: a meta-analysis, *Journal of Forestry Research*, 2014, Vol. 25, No 3, pp. 501-510.
- Zimov S.A., Pleistocene park: return of the mammoths ecosystem, *Science*, 2005, Vol. 308, No 5723, pp. 796-798.
- Zimov S.A., Zimov N.S., Tikhonov A.N., Chapin III F.S., Mammoth steppe: a high-

productivity phenomenon, *Quaternary Science Reviews*, 2012, Vol. 57, pp. 26-45.
Zlotin R.I., Hodasheva K.I., *Rol' zhivotnyh v biologicheskom krugovorote lesostepnyh ekosistem* (The role of animals in the biological cycle of forest-steppe ecosystems), Moscow: Nauka, 1974, 217 p.

Zryanin V.A., Vliyanie murav'ev roda *Lasius* na pochvy lugovyh biogeocенозов (Effects of ants of the genus *Lasius* on soils of meadow biogeocenoses), *Uspekhi sovremennoj biologii*, 2003, Vol. 123, No. 3, pp. 278-287.

BIODIVERSITY AND CLIMATE REGULATING FUNCTIONS OF FORESTS: CURRENT ISSUES AND PROSPECTS FOR RESEARCH

N.V. Lukina^{1*}, A.P. Geraskina¹, A.V. Gornov¹, N.E. Shevchenko¹, A.V. Kuprin^{1,2}, T.I. Chernov³, S.I. Chumachenko^{1,4}, V.N. Shanin^{1,5,6}, A.I. Kuznetsova¹, D.N. Tebenkova¹, M.V. Gornova¹

¹Center for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Sciences
117997 Moscow, Russian Federation, Profsoyuznaya st. 84/32 bldg. 14

²Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences

690022 Vladivostok, Russian Federation, prospect 100 years of Vladivostok, 159

³Dokuchaev Soil Science Institute 397463 Moscow, Russian Federation, Pyzhyovskiy per., 7/2
⁴MB of Bauman Moscow State Technical University

141005 Mytishi, Moscow region, Russian Federation, 1st Institutskaya street, 1

⁵Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science of the Russian Academy of Sciences 142290 Puschino, Russian Federation, Institutskaya st., 2.

⁶Institute of Mathematical Problems of Biology RAS – the Branch of Keldysh Institute of Applied Mathematics of the Russian Academy of Sciences
142290 Puschino, Russian Federation, Prof. Vitkevich st., 1

*E-mail: nvl07@yandex.ru

Received 30.11.2020

Accepted 22.12.2020

The problem of assessing the impact of biodiversity on the climate-regulating functions of forests has fundamental character and great importance for sustainable forest management in the context of global climate change. On the one hand, climate changes affect biodiversity, on the other hand, it is biodiversity, as a provider of all ecosystem functions, underlies the mechanisms of adaptation to these changes. This paper aims to discuss scientific questions about the links between biodiversity and climate-regulating functions of forests, and to outline the prospects for these studies. It is shown that studies of the influence of plant and animal species – ecosystem engineers on forest ecosystem's functioning, including climate-regulating processes and functions, are quite numerous. However, studies of the combined effects of the diversity of biota belonging to different trophic levels and groups on climate-regulating functions of forests of different types/different stages of succession are not carried out. In such studies, it is important to take into account both taxonomic, including genetic, and functional biodiversity as well as structural diversity of forests. Various concepts of forest management taking into account the conservation and restoration of biodiversity are considered. An important aspect of this problem is the assessment and prediction of relationships (synergy or trade-offs) between climate-regulating and other ecosystem functions of forests with different levels of biodiversity functioning in natural conditions and under the combined impact of

natural and anthropogenic factors, including climate change, fires, and forestry regimes. It is shown that a promising approach to assessing and predicting the dynamics of relationships between different ecosystem functions of forests is the integration of mathematical models.

Key words: *forest ecosystems, taxonomic biodiversity, functional biodiversity, structural biodiversity, ecosystem functions, adaptation to climate change.*

Рецензент: к.б.н., в.н.с. Коротков В.Н.