



ПОЧВЕННЫЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ РУССКОГО ЛЕСОСТЕПЬЯ (ОБЗОР ПУБЛИКАЦИЙ XX-XXI ВВ. И РЕВИЗИЯ РЕЗУЛЬТАТОВ)

© 2021 В. Г. Мордкович, И. И. Любечанский 

Адрес: ФГБУН Институт систематики и экологии животных СО РАН, ул. Фрунзе, 11, г.Новосибирск, 630091, Россия. E-mail: lubech@gmail.com

В обзорной статье описываются основные этапы становления и развития почвенной зоологии – науки на стыке зоологии, экологии и почвоведения, примерно за столетие – с начала 1920-х гг. по настоящее время. Проведен анализ почвенно-зоологических работ, выполненных в лесостепной зоне, предметом которых служили фауна и население почвенных простейших, червей, моллюсков, микроартропод и более крупных членистоногих – мезофауны. Лесостепь была выбрана темой литературного обзора из-за своей хорошей изученности и потому, что большая часть работ по этой природной зоне опубликована на русском языке и мало известна за рубежом (что неудивительно, поскольку более 80 % территории лесостепи расположено в России). В обзор включены наиболее значимые работы по инвентаризации почвенной фауны, анализу ее экологической структуры и функциональной роли различных компонентов, изучению антропогенного влияния на животное население почв. Работы представлены по территориальному принципу: запад Европейской части СССР (России), Поволжье и Западная Сибирь. Показано высокое видовое богатство и оригинальность почвенной фауны лесостепья, ее высокая устойчивость к природным и антропогенным воздействиям. В конце приводятся перспективные направления исследований почвенной фауны в Русском лесостепье. Обзор включает около 170 литературных источников.

Ключевые слова: почвенная зоология; экология; история; фауна; структура сообщества; функциональная роль

Цитирование: Мордкович В.Г., Любечанский И.И. Почвенные беспозвоночные Русского лесостепья (обзор публикаций XX-XXI вв. и ревизия результатов) // Почвы и окружающая среда. 2020. Том 3. № 4. e131. doi: 10.31251/pos.v3i4.131

ВВЕДЕНИЕ

Выбор почвенных беспозвоночных объектом литературного обзора объясняется возникновением и становлением оригинального научного направления на стыке зоологии, экологии и почвоведения — почвенной зоологии. Ее основоположник в СССР и России М.С. Гиляров кроме фундаментальных трудов (Гиляров, 2012) оставил после себя разветвленную школу последователей, развивших традиционные и разработавших новые отрасли педозоологии. Этот опыт, рассредоточенный в десятках монографий, тысячах статей и докладов, нуждается в инвентаризации, критическом анализе и обобщении, чтобы в полном объеме представить контуры, структуру, потенции почвенной зоологии и оценить вклад отечественных специалистов в ее развитие.

Предлагаемый обзор публикаций – экспансия в указанном направлении на примере почвенно-зоологических исследований геобиома лесостепи. Его приоритет в качестве образца для освещения успехов отечественной педозоологии определяется, во-первых, тем, что лесостепь как самостоятельная ландшафтная зона и оригинальная макроэкосистема расположена почти целиком в пределах России (только 10 % – в Украине, 5 % – в Казахстане). Во-вторых, лесостепь, максимально удаленная от океанов и пустынь – триггеров климатических катаклизмов, обладает наиболее уравновешенным климатом и комфортными условиями обитания, а именно: а) сбалансированным соотношением количества осадков и испаряемости (около единицы); б) положительными среднегодовыми температурами; в) почвами, где, в отличие от всех остальных, гумификация органического вещества преобладает над его минерализацией, а в структуре биотического круговорота веществ, наряду с продукцией и деструкцией, важнейшую роль играет процесс депонирования биокосной субстанции в виде гумуса; г) сосуществование древо- и травостоев, альтернативных друг другу по ценотической структуре и условиям обитания. Эти особенности обуславливают формирование уникальных почв – черноземов, лугово-черноземных, черноземно-луговых – с содержанием гумуса до 10–14 % массы почвы (Биогеографическое и ландшафтное изучение..., 1972). В свою очередь, благоприятные свойства гумусового субстрата обеспечивают в лесостепи высокий уровень биоразнообразия (Алехин, 1940; Алейникова, 1964;

Арнольди, 1965; Мордкович, 2006, 2007). В-третьих, лесостепь, благодаря высочайшему плодородию почв, богатству сенокосов, огромной массе и численности педобионтов-гумификаторов, предоставляет людям идеальный набор экологических услуг, обеспечивающих средоточие в относительно неширокой полосе земли 70 % народонаселения России. Лесостепь всегда привлекала повышенное внимание педозоологов-классиков и современников.

Прогресс земледелия и оформление почвоведения в научную дисциплину о почве как самобытном природном теле и особой среде жизни (Докучаев, 1948) пробудили интерес к почвенной биоте. Первые же попытки биологов восполнить шокирующий пробел в системе зооразнообразия показали, что мир почвенных организмов настолько богат и своеобразен, что заслуживает статуса самостоятельной биоценотической категории, получившей название "эдафон". Первоначально к нему относили, главным образом, микроскопические организмы: водоросли, грибы, Protozoa и лишь некоторых Metazoa (энхитреид, нематод), не покидающих пределов почвы (France, 1921). Ограничение эдафона формами, образующими замкнутое сообщество, вызывало неприятие биоценологов и привело к "вымыванию" термина из педобиологического лексикона. Одним из первых усомнился в замкнутости почвенного зооценоза В.А. Догель (1924), разделив педобионтов на геобий – обитателей собственного почвенного яруса – и герпетобий, с имаго, активными на поверхности почвы, но периодически вторгающимися ниже и отряжающими в почву личинок, куколок, яйца. Позже Г. Френцель (Frenzel, 1936) разделил педобионтов на геобионтов – постоянных обитателей почвы (эдафон в смысле Р. Франце); геофилов, у которых в почве протекают лишь некоторые стадии онтогенеза; и геоксенов, временно использующих почву в качестве убежища. Затем К. Форслунд (Forsslund, 1943) сфокусировал внимание на том, что категории Френцеля адекватны не времени, проведенному в почве, а участию в процессах почвообразования. В наиболее обобщенном виде классификация почвенных беспозвоночных предстала в конце 1930-40-х гг. в работах М. С. Гилярова, который считал вычленение почвенного сообщества из общей экосистемы условностью, поскольку с почвой, так или иначе, связано 90 % сухопутных беспозвоночных (Гиляров, 2012). В результате термин "эдафон", зафиксированный в словарях и справочниках по экологии (Горышина и др., 1988; Реймерс, Яблоков, 1982; Реймерс, 1988; Быков, 1988), трактуется расширенно, как совокупность всех почвенных организмов – почвенный биоценоз. Применительно к животному компоненту употребляется термин "зооэдафон" (Мордкович и др., 2014). С подачи М.С. Гилярова (1944) важное значение для классификации зооэдафона имеет соотношение размеров особей и численности популяции. Исходя из этого, в составе зооэдафона различают категории размерности: нано-, микро- и мезофауну (Программа и методика..., 1966; Методы почвенно-зоологических исследований, 1975).

Рассматривая почву как трехфазную среду, с учетом морфо-физиологических адаптаций беспозвоночных к обитанию в каждой из фаз, М.С. Гиляров (1949, 1970) разделил педобионтов на обитателей твердой фазы, жителей пленочно-капиллярной почвенной влаги и население почвенных полостей, заполненных воздухом. Нашим обзором в той или иной степени охвачены все отмеченные категории зооэдафона.

1. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СПЕЦИФИКА И БИОГЕОГРАФИЧЕСКИЙ СТАТУС РУССКОГО ЛЕСОСТЕПЬЯ КАК СРЕДЫ ОБИТАНИЯ В СИСТЕМЕ ШИРОТНОЙ ЗОНАЛЬНОСТИ

Своеобразие лесостепи определяется в первую очередь мозаичным сочетанием в пространстве травяных и древесных экосистем, с альтернативной физиономией и характером биотического круговорота. В лесостепи и те и другие, не теряя индивидуальности, сосуществуют в тесном соседстве, то и дело замещают друг друга (Мильков, 1964; Зонн, 1967; Утехин, 1972). Аналогичными свойствами «двуличия» обладают в градиенте широтной зональности лесотундры Субарктики, саванны тропиков, паркленды Канады (Стамп, 1975). Однако и в таком формате лесостепь выделяется наибольшим контрастом элементов мозаики – семиаридных луговых степей и гумидных редколесий, демонстрируя парадоксальное единство противоположностей. Лесистость в девственном состоянии, до вмешательства человека, составляла в лесостепи 50 %, в середине XX столетия – 27 % в Поволжье, 5–10 % в центрально-черноземных областях (Мильков, 1964), а сегодня – еще меньше. Учитывая сведение леса человеком, основоположники учения о широтной зональности считали лесостепь полноценной ландшафтной зоной, равной по статусу остальным. При этом В.В. Докучаев (1948), отдавая приоритет почвам, называл характеризующую зону черноземной и не считал черноземы маркером степей, с их ярко выраженным постоянным

дефицитом влаги и господством процессов минерализации над гумификацией. Лесостепью характеризуемый ландшафт впервые назвал Л.С. Берг (1947). Позднее, в ходе продолжительной и жаркой научной дискуссии о том, лес ли наступает на степь или наоборот, лесостепью "развенчали" до маргинального образования вторичного порядка – якобы спорную территорию борьбы за существование между лесом и степью (Лавренко, 1950; Мильков, 1952). Опуская детали этого спора, отметим, что сегодня ортодоксальные ландшафтоведы вернулись на позиции основоположников и выделяют лесостепь как оригинальное природное явление. Титульными признаками лесостепья считается сочетание на водоразделах ограниченных по площади травяных редколесий на серых лесных почвах и низкобонитетных лесочков-колков в округлых суффузионных западинах диаметром 50–100 м на дерновых солодах среди злаково-разнотравных луговых степей на типичных или обыкновенных черноземах; остепненных разнотравных лугов на выщелоченных черноземах или лугово-черноземных почвах и мезофитных богаторазнотравных лугов на черноземно-луговых почвах (Мильков, 1952, 1957, 1964). При этом серые лесные почвы имеют общие черты генезиса не с титульными подзолами и дерново-подзолистыми почвами лесной зоны, а с черноземами. Дерновые солоды колков на автоморфных позициях рельефа схожи по генезису с луговыми солодами и солонцами, а не с полугидроморфными почвами лесной зоны. Выщелоченные черноземы и лугово-черноземные почвы имели в своей истории стадию облесения, а типичные, даже мощные черноземы встречаются в лесостепи как под редколесьем, так и под травостоем луговых степей (Зонн, 1967).

В географическом плане лесостепная широтная зона протянулась непрерывной полосой от предгорий Карпат до Алтая. Ее северная граница близко совпадает с южной границей ели. Следуя Л.С. Бергу (1947, 1955), Ф.Н. Мильков (1964) проводит ее через Киев – Нижний Новгород – Казань – южнее Тюмени – севернее Новосибирска. Западнее и восточнее (в Карпатах, на Урале, в Средней и Восточной Сибири) лесостепь встречается лишь фрагментами, в качестве высотного пояса в пограничье гор и межгорных котловин (Мильков, 1964).

Южная граница лесостепья проходит по южной окраине Кодр и Донецкого Кряжа, южнее Саратова, по северным склонам Общего Сырта, южнее Петропавловска в Казахстане и Омска в Сибири. При этом Ф. Н. Мильков (1964) включил в состав лесостепья значительную часть контура обыкновенных черноземов юга Западно-Сибирской и Русской равнин, считая их сегодняшнее безлесье следствием беспрецедентного антропогенного прессинга (вырубка, распашка, пожары).

С учетом административного деления территории в сферу интересов нашего обзора попадают Тульская, Орловская, Курская, Рязанская, Тамбовская, Нижегородская, Ульяновская, Пензенская, Липецкая, Воронежская, Челябинская, Омская, Новосибирская, Курганская области, юг Тюменской области, Пермский и Алтайский края, Чувашия, Татарстан, Башкортостан, а также Черниговская и Сумская области Украины и территории Казахстана севернее г. Петропавловска.

На протяжении лесостепной полосы в ее пределах отчетливо просматриваются три меридиональных сектора по условиям обитания: Среднерусский – в верховьях Днепра и Дона между 20–40° в.д., Поволжский – между 40–60° в.д. и Западно-Сибирский – между 60–80° в.д.

От Русской равнины вглубь просторного Евразийского материка все основные показатели климата уменьшаются в пределах не меньше, чем в широтно-зональном ряду. Крайние значения этих изменений показывают потенциал возможных климатических трендов в рамках характерной физиономии и организации лесостепного геобиома (табл. 1).

Таблица 1

Изменения климатических параметров Русского лесостепья вдоль градиента континентальности с запада на восток

Параметры климата	Меридиональные сектора		
	Среднерусский	Поволжский	Западно-Сибирский
Осадки, мм/год	550–650	400–440	325–360
Среднегодовая температура, °С	3,5–4,0	2,0–3,0	-0,7
Сумма среднесуточных температур выше 10 °С	2400–2600	2000–2200	1900–2000
Отношение суммы осадков (мм/год) к испаряемости	0,9	0,65	0,55
Автор	Раунер, 1972	Алейникова, 1964	Дзюба, 1971

2. ЗНАЧЕНИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ ЗООЭДАФОНА ЛЕСОСТЕПЬЯ В РЕАЛИЗАЦИИ ПРОГРАММЫ РАЗВИТИЯ ПОЧВЕННОЙ ЗООЛОГИИ

Разработанная М. С. Гиляровым программа имела в основе парадигму – эволюционно-экологическую функцию почвы как особой многофазной среды обитания, служившей экологическим буфером при переходе беспозвоночных от водного образа жизни к наземному (Гиляров, 1949, 1970, 2012). Такой императив требовал всестороннего изучения животного мира почвы на разных уровнях его организации – от суборганизменного до экосистемного – с учетом вариаций состава и структуры зооэдафона в разных регионах и типах почв. Для реализации столь широких планов была организована сеть лабораторий и рабочих групп в столицах союзных республик и других крупных городах. Единство взглядов и методов поддерживалось наличием координационного центра и нескольких его филиалов в Москве, где проводились консультации, обучение специалистов по различным направлениям. К 1970-м гг. сообщество почвенных зоологов в СССР насчитывало более 200 специалистов (Захаров, Чернова, 1990; Чеснова, Стриганова, 1999). Исследованиями были охвачены практически все природные зоны Советского Союза, но в первую очередь – регионы близ центров, где сложились солидные коллективы исследователей, имелись ландшафты с хорошей сохранностью нативных экосистем и почвы, таящие в своем генезисе гидроморфную стадию и эволюционно-экологическую интригу, в решении которой могли сыграть положительную роль зоологические аргументы.

Таким объектом оказалась лесостепь. В её Среднерусском секторе особой привлекательностью для москвичей пользовались Центрально-Черноземный и Воронежский заповедники, где почвенно-зоологические исследования начались в конце 1950-х – начале 1960-х гг. силами лаборатории почвенной зоологии Института морфологии животных АН СССР (позднее ИЭМЭЖ АН СССР) (Гиляров, 1960б; Криволуцкий, 1962, 1967; Arnoldi, Ghilharov, 1963; Арнольди, 1965; Курчева, 1965; Арнольди и др., 1972) и лаборатории биогеографии Института географии АН СССР (Исаков, Панфилов, 1969; Злотин, 1969; Злотин, Ходашева, 1974). В этих заповедниках сохранились в первозданном виде репрезентативные по площади участки луговых степей и парковых травяных лесов на черноземах, их дериватах и серых лесных почвах с феноменальным плодородием и способностью взаимозамещения в исторически обозримый период времени. Работы в этих заповедниках продолжались и позднее (Гречаниченко, Гусева, 1999, 2000), идут они и в настоящее время.

В Поволжском секторе лесостепья повышенным интересом казанского коллектива почвенных зоологов пользовались близлежащие обыкновенные и выщелоченные черноземы и серые лесные почвы, которые, в отличие от мощных курских черноземов, сформировались в условиях острого дефицита влаги, вплоть до режимов засухи и суховея (Почвенная фауна Среднего Поволжья, 1964; Кадастр ... , 2014).

В Западно-Сибирском секторе лесостепья новосибирский коллектив почвенных зоологов тоже уделял большое внимание окрестным лесостепным ландшафтам (Стебаев, Волковинцер, 1964; Волковинцер, 1974, 1976; Мордкович, 1964, 1973, 1974, 1976, 1977; Дудко, Любечанский, 2002; Любечанский, 2009). Генезис здешних почв, в целом соответствуя лесостепным стандартам, отличался обязательным прохождением в недалекой голоценовой истории полугидроморфной стадии развития, осложненной засоленностью подстилающих пород и почв, проявляющейся в пульсирующем режиме (Структура ..., 1974, 1976).

Во всех трех указанных центрах основными направлениями почвенно-зоологических исследований стали:

а) инвентаризация таксономического состава почвенной фауны, оценка уровня ее α -разнообразия и зоогеографического статуса;

б) система экологических связей беспозвоночных между собой и почвенной средой обитания: топических, трофических, фабрических, форических стратегий выживания. Выделение типов адаптивной организации педобионтов и соответствующих блоков населения с аутентичными экологическими стереотипами жизнедеятельности, комбинации которых формируют структуру сообщества и определяют их самоорганизацию в ходе сукцессий;

в) участие почвообитающих беспозвоночных в процессах биотического круговорота и почвообразования;

г) зоодиагностика типовой принадлежности и трансформация сообществ педобионтов под антропогенной нагрузкой.

Ниже мы рассматриваем эти направления подробнее.

3. ИНВЕНТАРИЗАЦИЯ ФАУН ЛЕСОСТЕПЬЯ

Эта процедура предусматривает обязательное решение трех задач. Первая — количественный учет таксономического разнообразия и обилия почвообитающих беспозвоночных в широком спектре биотопов лесостепья на всем его протяжении. Вторая — идентификация, по возможности до вида, всех почвенных обитателей и издание серии соответствующих определителей. Третья — расшифровка фауногенеза и степени оригинальности зооэдафона лесостепья.

Уже при первичной инвентаризации фауны лесостепья в начале 1960 гг., даже со скидкой на тогдашний низкий уровень идентификации многих групп педобионтов, в Среднерусском секторе были зафиксированы имаго и личинок более 20 семейств жесткокрылых, 16 семейств двукрылых и других летающих насекомых, десятки видов полужесткокрылых, паукообразных, многоножек, мокриц, кольчатых и круглых червей, моллюсков. В составе мезогерпетобия наиболее представительным контингентом оказались жуки-жужелицы (65 видов). Значительно уступали им жуки-долгоносики (24 вида), стафилиниды (16), мертвоеды (14), щелкуны (11), пластинчатоусые (10), листоеды (8), чернотелки (6). Из других насекомых наибольшую долю в разнообразии внесли полужесткокрылые и муравьи — по 25 видов. Среди геобия выделялись таксономическим разнообразием личинки жуков и мух, а по числу особей — дождевые черви (7 видов) (Arnoldi, Ghilharov, 1963).

Похожий набор таксонов выявлен в те же годы и в фауне почвенных беспозвоночных Среднего Поволжья (Алейникова, 1964; Алейникова, Утробина, 1964; Кадастр..., 2014). Из насекомых, связанных с почвой, наиболее разнообразна фауна жуков, представленная семействами Cicindelidae – 5 видов, Carabidae – 290 видов, Histeridae – 29 видов, Lucanidae – 3 вида, Scarabaeidae – 106 (из них – 36, Cetoniinae – 70), Silphidae – 12, Staphylinidae – 120, Elateridae – 80, Brentidae – 6, Dermestidae – 3, Coccinellidae – 17, Lagriidae – 1, Meloidae – 2, Tenebrionidae – 15, Cerambycidae – 2, Chrysomelidae – 30, Curculionoidea – 163. Всего около 3000 видов. Другие группы: Formicidae – 29, Araneinae – 121, Diplopoda – 11, Chilopoda – 33, Lumbricidae – 16 видов.

В Западно-Сибирском секторе лесостепья подобный анализ был проведен значительно позже (на рубеже XX и XXI вв.), зато гораздо детальнее: в ходе него были охвачены не фрагменты, а вся лесостепная полоса Западно-Сибирской равнины. В результате анализа, проведенного коллективом специалистов ИСиЭЖ СО РАН, зарегистрировано более 1500 видов отряда жесткокрылых (Coleoptera), в том числе: 372 вида жужелиц (Carabidae), 329 видов долгоносикообразных жуков видов семейств Brentidae, Curculionidae, 206 видов листоедов (Chrysomelidae), 115 видов стафилинид (Staphylinidae), 98 видов пластинчатоусых (Scarabaeidae), 65 видов щелкунов (Elateridae), 45 видов нарывников (Meloidae), 25 видов малашек (Malachiidae), 17 видов мягкотелок (Cantharidae), 9 видов узкотелок (Oedemiridae), 5 видов карапузиков (Histeridae), 6 видов мертвоедов (Silphidae), 4 вида рогачей (Lucanidae), 15 видов чернотелок (Tenebrionidae); 531 вид чешуекрылых (Lepidoptera); около 500 видов двукрылых (Diptera), в том числе 247 видов журчалок (Syrphidae), 88 видов настоящих мух (Muscidae), 43 вида слепней (Tabanidae) 34 вида комаров (Culicidae), 16 видов мошек (Simuliidae), 25 видов мокрецов (Ceratopogonidae); более 164 видов полужесткокрылых (Heteroptera), 66 видов стрекоз (Odonata), более 77 видов ногохвосток (Collembola), а также 415 видов клещей (Acari), в том числе 288 видов панцирных (Oribatei) и 95 видов гамазовых (Gamasina); 400 видов пауков (Aranei). В целом, общий уровень зарегистрированного видового богатства членистоногих лесостепной зоны Западной Сибири достигает 3700 видов (Мордкович и др., 2002).

Обилие и разнообразие полученных материалов положили начало изданию определителей и сводок по ключевым таксонам почвенной фауны Русской равнины: определитель более сотни семейств обитающих в почве личинок насекомых под ред. М.С. Гилярова (Определитель..., 1964), почвенных простейших (Лепинис и др., 1973), раковинных корненожек (Гельцер и др., 1995), дождевых червей (Всеволодова-Перель, 1997), пауков (Ажеганова, 1968), панцирных клещей (Буланова-Захваткина, 1967), определитель обитающих в почве клещей в трех книгах под редакцией М.С. Гилярова и Д.А. Криволицкого (1975, 1977, 1978), гамазовых клещей (Давыдова, Никольский, 1986), двупарноногих многоножек (Локшина, 1969), многоножек-костянок (Залесская, 1978), коллембол (Мартынова, 1964; определитель коллембол фауны СССР (Определитель..., 1988), определитель коллембол фауны России и сопредельных стран (Определитель..., 1994), личинок жужелиц (Шарова, 1960), стафилинид (Потоцкая, 1967; Тихомирова, 1973), личинок щелкунов (Долин, 1978).

Появление первых определителей позволило уже в 1970-е гг. удвоить, а в ряде случаев утроить знание уровня видового богатства лесостепной зоны в западном секторе (жужелиц – до

254 видов, шелкунов – до 80, чернотелок и пыльцеедов – до 67, усачей – до 152, муравьев – до 42 видов (Арнольди, 1965; Арнольди и др., 1972).

К.В. Арнольди (1965), приняв число видов из шести семейств насекомых в лесостепной зоне за 100 %, сравнил на их примере уровень разнообразия этих же насекомых в соседних лесной и степной зонах Русской равнины. Оказалось, что видовое богатство всех отмеченных семейств в Курской лесостепи в 1,5–2 раза выше, чем в степной и лесной зонах.

Этот вывод подтверждают данные по фауне западносибирской лесостепи, где уровень разнообразия членистоногих в 2–2,5 раза выше, чем в соседних – более северной лесной и более южной степной зонах (рис. 1) (Мордкович, 2006, 2007). Причиной этого феномена, отмеченного и ранее, долгое время считали простое суммирование в лесостепной зоне степной и лесной фаун (Бобринский, 1948; Берг, 1955; Кириков, 1959), игнорируя очевидный паралогизм такой концепции. Все ландшафтные зоны выделялись благодаря большой доле в составе биоты эндемичных или оригинальных в конкретном регионе видов, а в лесостепье, получившем статус самобытной зоны, оригинальные виды отсутствовали по определению, на фоне изобилия банальных маргиналов.

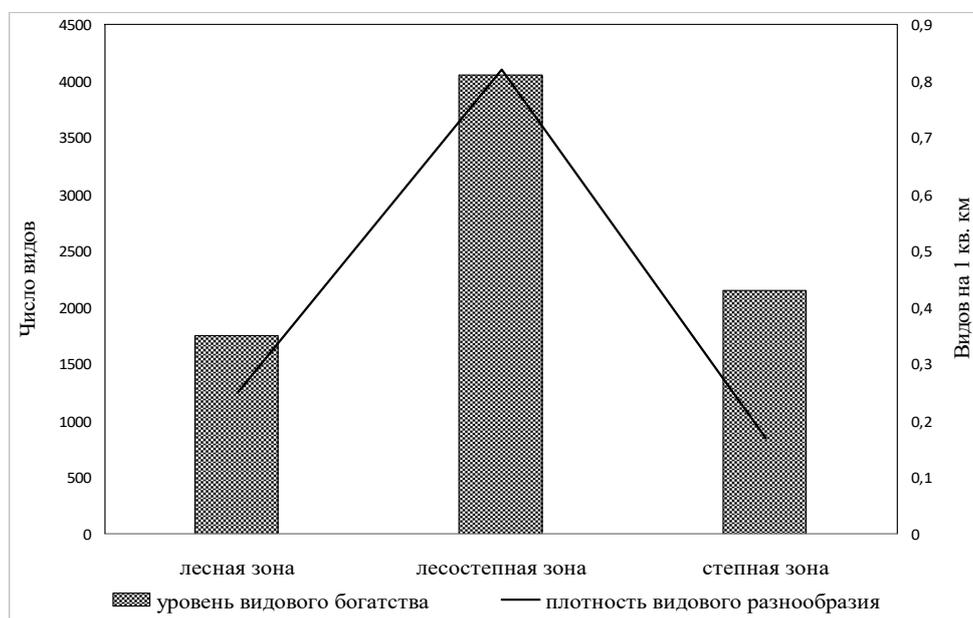


Рисунок 1. Уровень видового богатства и плотность видового разнообразия Западно-Сибирской равнины.

К.В. Арнольди (1965), опираясь на результаты почвенно-зоологических исследований, провел тщательный ареалогический и фауногенетический анализ биоразнообразия русского лесостепья и сформулировал несколько новаторских положений. Первое – энтомофауна Среднерусского сектора лесостепья не только численно богаче видами беспозвоночных по сравнению с фаунами степной и лесной зон, но и гораздо сложнее их по фаунистической структуре. Второе – похожесть лесостепной фауны беспозвоночных на лесную и степную объясняется значительной долей в составе всех трех зон широко распространенных видов (голарктических, палеарктических, европейско-сибирских). Третье – на этом общем фоне отмечено значительное количество видов, ареалы которых преимущественно располагаются в лесостепи и лишь неглубоко, редкими вклиниваниями заходят в пределы лесной или степной зон. Многие из таких видов бесосновательно относят к степным или лесным. Четвертое – не менее 10–13 % видов фауны строго ограничены лесостепной зоной и относятся к автохтонам. Эта цифра может показаться незначительной, но сугубо степных и неморально-лесных видов в составе лесостепи не больше. Например, среди 16 видов рода *Carabus*, характерных для лесостепи, половина (*C. marginalis*, *C. exellens*, *C. scheglovi*, *C. haeres*, *C. fossulatus*, *C. estreicheri*, *C. scabriusculus*, *C. violaceus*) приурочена исключительно к зональным почвам – мощным выщелоченным черноземам или серым лесным почвам. Наконец, пятое положение – лесостепье не только по физико-географическим и ботаническим, но и по фаунистическим параметрам безусловно заслуживает статуса самобытной биогеографической категории высокого ранга (Арнольди, 1965).

Для Поволжского сектора лесостепья М.М. Алейникова (1964) отмечала в почвенной фауне доминирование эвритопных видов. Свыше 60 % из них встречаются на территории всего Среднего Поволжья, охватывающего три широтные зоны: лесную, лесостепную и степную, однако распространение таких видов в каждой из зон отличается особенностями внутреннего «кружева ареалов» и численными соотношениями плотности популяций. Поэтому многие виды, огульно относимые к полизональным, можно считать лесостепными.

В Западно-Сибирском секторе лесостепья полизональные виды представленного семейства жужелиц составляют около 12 % состава фауны. Эндемики с исключительно лесостепным ареалом среди жужелиц здесь отсутствуют (Дудко, Любечанский, 2002), но известны среди панцирных клещей и некоторых других таксонов. Зато достаточно много видов встречается в лесостепи только этого сектора. В фауне жуков-щелкунов доля такого элемента 55 %, долгоносиков – 20, бабочек-совок – 15, панцирных клещей – 13, мух-журчалок – 10 % (Мордкович и др., 2002).

Важным, но редко используемым показателем особенности фауны служит плотность биоразнообразия, т.е. число видов на единицу площади ландшафтной зоны в целом. Превосходство европейской лесостепи над соседними зонами по плотности биоразнообразия неочевидно из-за фрагментарности естественных ландшафтов и минимуме площадей конкретных фрагментов (заповедники: Центрально-Черноземный, Луганский, Аскания-Нова и т.д.). Зато в Сибири такое сравнение объективно отражает зональные изменения. В лесной зоне плотность видового разнообразия членистоногих составляет всего 0,17 вида/км²; в степной чуть выше – 0,25; а в лесостепной достигает 0,82 вида/км². Такое значительное превосходство, более сильное, чем на Русской равнине, достигается, прежде всего, благодаря сужению лесостепной зоны к востоку от Урала почти вдвое. Еще нагляднее своеобразие сибирской лесостепи подчеркивает такой показатель, как концентрация биоразнообразия, т.е. процентная доля видов, сосредоточенных в конкретной зоне, от общего для региона видового списка. В лесной зоне Западно-Сибирской равнины этот показатель составляет около 40 %, в степной – около 30, а в лесостепной поднимается до 70 % (у отдельных таксонов еще выше). Такая высокая концентрация объясняется отнюдь не только переходным географическим положением лесостепи между лесом и степью. Однако переходность не является единственной или главной причиной высокой концентрации разнообразия, ибо проявляется в любой широтной зоне, как обычная дань положению в градиенте инсоляции. Не отличается в этом плане от других зон и лесостепная. Здесь тоже есть виды, господствующие в соседних зонах. Однако плотность их популяций в лесостепных сообществах никогда не превышает 50 % от их плотности в оптимальных для них широтных зонах (Мордкович, 2006). Кроме того, своеобразное предложение комфортной абиотической среды лесостепи предопределило появление на широте 50–53° с.ш. целой плеяды видов с экологическим стандартом, главным достоинством которого является мезофилия. Она позволяет этим видам расширять свои ареалы за пределы лесостепной зоны – в лесную по элювиальным и в степную по аккумулятивным позициям катен. Наличие луговых мезофилов в зональной лесостепи, не изолированной ярко выраженными географическими преградами, в какой-то мере компенсирует отсутствие локальных эндемиков, обеспечивая оригинальность фауны.

Кроме видового богатства, показательным аргументом в пользу своеобразия зооэдафона лесостепи служит обилие особей – общее и по отдельным таксонам. Универсальной шкалой сопряженного количественного сравнения экологических и адаптивных реакций биоты, в том числе обилия, служит широтно-зональный климатический градиент. Сравнение обилия беспозвоночных вдоль него показало, что в лесостепи в целом, по сравнению со всеми другими геобиомами, уровень общего обилия почвенных беспозвоночных возрастает, несмотря на снижение численности некоторых таксонов (ногохвосток, чернотелок, личинок двукрылых) (Гиляров, 1960б; Arnoldi, Ghilharov, 1963; Арнольди, 1965; Чернов и др., 1967). (табл. 2).

Снижение большинства количественных показателей животного населения к северу и югу от лесостепной зоны определяется нарастающим в обоих направлениях недостатком одного из составляющих гидротермического режима — тепла к северу, и влаги — к югу, лимитирующих жизнь (Гиляров, Чернов, 1975). На примере панцирных клещей Д.А. Криволицким (1967) установлено, что суммарное обилие микроартропод коррелирует с особым показателем "благоприятствования", вычисляемым как отношение суммы растительного опада и запаса подстилки к количеству опада, помноженное на коэффициент увлажнения и значение радиационного баланса.

Таблица 2

Численность основных групп почвенных беспозвоночных в зональных экосистемах широтных зон Русской равнины (макс. число экз./м²) (по: Гиляров, Чернов, 1975)

Таксоны	Типичная тундра	Среднетаежные леса	Лесостепь		Сухие и засушливые степи
			Широколиственные древостои	Луговые степи	
Мезофауна					
Enchytraeidae	1200	10000	3700	2000	0
Lumbricidae	10	20	500	114	12
Oniscoidea	0	0	90	0	11
Chilopoda	0	12	120	60	4
Diplopoda	0	20	133	80	2
Elateridae, l	0	24	46	25	30
Scarabaeidae, l	0	0	3	18	7
Curculionidae, l	0	Нет данных	64	100	20
Tenebrionidae, l	0	0	1	6	8
Cerambycidae, l	0	0	0	3	3
Diptera, l	120	Нет данных	100	33	8
Микрофауна					
Nematoda	2000000	15000000	17000	30000000	Нет данных
Gamasida	3000	13000	3000	5000	«
Oribatei	4500	80000	50000	80000	50000
Tyroglyphoidea	0	800	20000	1000	Нет данных
Collembola	44200	12000	12000	8000	«

Примечание. l – личинки.

Отмеченные явления могут претендовать на статус закономерности, если сохраняются на всем протяжении лесостепи с запада на восток. Это не просто большое расстояние (4000 км), а измерительная шкала глобального масштаба – градиент континентальности климата в виде вытянутого от геометрического центра Евразии на запад к Атлантике узкого отрога высокого зимнего давления, исполняющего роль ветрораздела на материке. Этот отрог именуется осью А.И. Воейкова в честь великого климатолога, впервые описавшего и объяснившего этот феномен, диктующий характер распределения биоты в пространстве Северной и Средней Евразии (Берг, 1947). Сравнение обилия основных групп почвенных беспозвоночных в трех секторах русского лесостепья выявило снижение общего обилия педобионтов с запада на восток вдоль климатической оси Воейкова, по мере увеличения континентальности климата. Наиболее весомо сокращается обилие мезофауны, особенно сапрофагов, чувствительных к влаге: энхитрид – в 15 раз, дождевых червей – в 17–20, диплопод – в 7, геофилид – в 25 раз. Менее значительно сокращается обилие насекомых (личинок мух – в 3 раза, пауков – в 6 раз). Зато сохраняется на солидном уровне и даже возрастает в почве численность личинок фитофагов сем. Elateridae, Curculionidae, способных компенсировать дефицит влаги в абиотической среде питанием свежими, богатыми влагой растительными тканями (табл. 3).

В целом, инвентаризация фауны и населения почвенных беспозвоночных лесостепи выдвинула этот контингент биоразнообразия в ряду широтных зон умеренного пояса Евразии на лидирующую позицию в качестве мощного сгущения жизни (Мордкович, 2007).

Таблица 3

Обилие основных групп почвенной фауны в трех меридиональных секторах русского лесостепья

Таксоны	Среднерусский сектор		Поволжский сектор		Западно-Сибирский сектор	
	Редколесье	Луговая степь	Редколесье	Луговая степь	Редколесье	Луговая степь
1	2	3	4	5	6	7
Мезофауна						
Enchytraeidae	128,1	76,4	Нет данных	Нет данных	0	5,0
Lumbricidae	102,1	39,9	30,8	12,0	5,7	0
Oniscoidea	9,2	0	0	0	0	0
Chilopoda	19,4	9,4	19,5	1,2	3,2	1,7
Diplopoda	15,1	9,3	6,2	0	0	0
Geophilidae	18,9	48,7	42,5	3,0	1,2	1,8

Таблица 3. Продолжение

1	2	3	4	5	6	7
Elateridae, 1	22,7	24,4	11,0	11,2	28,3	35,7
Scarabaeidae, 1	3,9	7,4	7,4	0	0	0,8
Curculionidae, 1	63,7	49,2	7,8	18,0	5,2	53,3
Tenebrionidae, 1	0,4	1,2	0,4	3,0	0	6,2
Cerambycidae, 1	0	0,1	Нет данных	Нет данных	0	2,7
Diptera, 1	81,5	16,8	8,4	2,5	28,2	8,2
Staphylinidae, 1	34,0	9,8	2,2	4,0	10,3	4,5
Aranei	25,3	18,0	4,0	7,5	0	0
Литературный источник	Arnoldi, Ghilharov, 1963		Арнольди, 1965; Кадастр, 2014		Волковинцер, 1974	

Примечание. 1 – личинки.

4. СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ЗООЭДАФОНА

Сообщества, как обособленные и самоорганизующиеся общности биоты, сохраняют свою самобытность в пространстве и во времени благодаря наличию структуры, поддерживаемой сосуществованием в оптимальном для данного местообитания количественном соотношении видов и особей разной экологической ориентации и функционального предназначения. Структурообразующими элементами служат блоки населения с определенным типом адаптивной организации, выделенные и обоснованные априори по отдельным признакам: морфологическим, физиологическим, топологическим, трофическим, демографическим или их совокупностям.

4.1. Морфо-экологические типы организации как структурные элементы сообществ.

Примерами экологической классификации на морфологической основе служат: типы строения кутикулы и других черт у разных таксонов членистоногих и кольчатых червей в зависимости от условий обитания или питания (Семенова, 1960, 1961), типы организации личинок двукрылых (Кривошеина, 1959, 1964) и жесткокрылых (Гиляров, 1960а, 1964).

Широко используются классификации жизненных форм панцирных клещей (Криволуцкий, 1965, 1967), ногохвосток (Стебаева, 1970), стафилинид (Стриганова, 1966; Тихомирова, 1973), чернотелок (Келейникова, 1963; Мордкович, 1971), жуков-жужелиц (Шарова, 1960, 1981), построенные на морфометрической основе, с привлечением физиологических, трофических, топических свойств, отраженных в морфологии. В разработку типов дыхания и метаболизма беспозвоночных большой вклад внесла Ю.Б. Бызова (1965). Случались попытки изобрести универсальную классификацию жизненных форм, охватывающую весь диапазон зооэдафона (Стебаев, Колпаков, 2003).

Сравнение ключевых карабидоценозов Курской лесостепи (по данным Арнольди и др., 1972) с использованием появившейся позднее системы жизненных форм И.Х. Шаровой (1981) подтверждает сделанный К.В. Арнольди вывод об уникальной насыщенности лесостепья видами разной экологической ориентации, казалось бы не совместимых, но встречающихся вместе на одном участке любой из зональных почв Курской лесостепи (Арнольди, 1965) (табл. 4.).

Этот феномен объясняют усредненными значениями лимитирующих экологических факторов в лесостепи (Мильков, 1964), плавностью их изменений от биотопа к биотопу (Герцык, 1965), обратимостью почвенных свойств черноземов, серых лесных, лугово-черноземных почв (Роде, 1956) и необычайно комфортными для зооэдафона условиями жизни в черноземах и их дериватах: большой мощностью обитаемого слоя, допускающего глубинные миграции беспозвоночных; промывным режимом почв, гарантирующим оптимальный для беспозвоночных режим увлажнения в течение всего лета и из года в год (Афанасьева, 1966).

Оказалось, что сообщества жужелиц луговой степи, поляны и дубравы имеют близкие значения динамической плотности (соответственно, 222, 204 и 278 экз./10 ловушко-суток) и практически одинаковый набор жизненных форм. В течение конкретного года каждое из них отличается численным доминированием представителей разных жизненных форм: эпигеобионтов-зоофагов – в луговой степи, геохортобионтов-миксофагов – на поляне, стратогеообионтов-зоофагов – в дубраве. Тем не менее, индексы различия по структуре жизненных форм между сообществами дубравы, луговой степи и поляны не превышают значения 0,7 (при интервале от 0 до 1), а между сообществами луговой степи и луговой поляны среди редколесья – 0,4. В многолетней динамике даже эти различия нивелируются, свидетельствуя в пользу широких комплементных

возможностей организации жужелиц, а также дождевых червей, многоножек, микрофауны и других групп беспозвоночных (Арнольди, 1965; Гиляров, Чернов, 1975).

Таблица 4

Структура жизненных форм в зональных сообществах жуков-жужелиц (имаго) типичных черноземов Курской лесостепи, экз./10 ловушко-суток (по: Арнольди и др., 1972)

Категории жизненных форм	Биотоп		
	Луговая степь	Поляна среди дубравы	Дубрава
I. Эпигеобионты крупные, облигатные зоофаги	130	58	14
II. Стратобионты s. str. Мелкие и крупные, облигатные зоофаги	2	8	33
III. Стратопедобионты мелкие и средние, облигатные зоофаги	36	38	204
IV. Геобионты+ботриобионты крупные, облигатные зоофаги	25	0	0
V. Стратохортобионты мелкие и средние, миксофаги	0	2	14
VI. Геохортобионты средние, миксофаги	29	98	12
В с е г о	222	204	277

Примечание. I – обитатели поверхности почвы, ходящие, облигатные зоофаги с внекишечным пищеварением (*Carabus*, *Calosoma*, *Cicindela*); II – обитатели собственно подстилки, ходящие, средние и мелкие, облигатные зоофаги (*Calathus*, *Synuchus*, *Platyderus*, *Badister*, *Trechus*); III – обитатели подстилки, проникающие и в почву по узким полостям или зарывающиеся в нее, мелкие и средние облигатные зоофаги (*Notiophilus*, *Loricera*, *Chlaenius*, *Licinus*, *Panagaeus*, *Agonum*, *Pogonus*, *Lebia*, *Syntomus*, *Corsyra*, *Pterostichus*, *Poecilus*, *Masoreus*); IV – обитатели нор, выходящие на поверхность почвы, облигатные зоофаги (*Taphoxenus*, *Pristonichus*, *Laemostenus*, *Broscus*); V – обитатели поверхности почвы и подстилки, лазящие иногда по траве, миксофаги с сочетанием зоо- и фитофагии (*Stenolophus*, *Ophonus*, *Amara (Zezea)*); VI – обитатели подстилки и нередко травяного яруса, миксофаги, сочетающие зоо- и фитофагию с большой склонностью к растительнойядности (*Harpalus*, *Amara*, *Anisodactylus*, *Curtonotus*, *Daptus*, *Zabrus*). Жизненные формы – по: И. Х. Шарова, 1981.

4.2. Типы распределения по биотопам (внутреннее «кружево ареала»)

Из комплекса экологических факторов чаще других для дифференциации адаптивных типов беспозвоночных используется влажность местообитания, что позволяет различать среди обитателей почвы: гидро-, гигро-, мезо- и ксерофилов (Арнольди, 1965; Мордкович, 1964; Стебаев, Волковинцер, 1964; Гиляров, Чернов, 1975). В лесостепной широтной зоне такая градация проявляется четче, чем в лесной и степной, благодаря широчайшему диапазону изменений среды обитания, в том числе почв, в пространстве и времени. Степные ксерофилы, проникающие в лесостепье, избирают для жизни интразональные биотопы: южные склоны сухих логов и речных долин, выходы известняков и меловых отложений. Лишь единично типичные степняки заходят в луговые степи на плакорах (жужелицы *Poecilus sericeus*, *Zabrus spinipes*; чернотелка *Blaps halophila*; усачи-корнегрызы *Dorcadion equestre*, *D. holosericeum*; долгоносики *Otiorhynchus velutinus*, *O. conspersus*, *Eusomus acuminatus*; муравьи *Myrmica deplanata*, *Leptothorax stipaeus*; клопы *Pscacasta affinis*, *Philus lituratus*).

Виды, свойственные, главным образом, лесной зоне, мезофилы по своим предпочтениям, в лесостепи приурочены исключительно к влажным многоярусным лесным анклавам и избегают суховатых одноярусных лесостепных редколесий, тем более открытых травяных местообитаний (жужелицы *Calosoma investigator*, *Pterostichus aethiops*, *Synuchus vivalis*, *Loricera pilicornis*, листоед *Crioceris quinquestopeculata*, муравей *Camponotus ligniperda*, долгоносик *Otiorhynchus spondyloidea*). Облигатные лесостепные виды отличаются от неморально-лесных умеренной мезофилией, от типично-степных – умеренной ксерофилией и толерантностью к широкому диапазону изменчивости среды в мозаике лесостепи. Поскольку такие условия соблюдаются как в зональных травяных, так и в древесных экосистемах Среднерусского лесостепья и поддерживаются буферностью господствующих почв-черноземов, то лесостепные виды, постоянно имея высокую плотность популяций в луговой степи, проявляют стремление внедриться под полог леса, нередко достигая и там плотности популяций не ниже, чем в луговой степи (жужелицы *Carabus excellens*, *C. fossulatus*, *C. marginalis*, *C. convexus*, *Amara communis*,

Harpalus latus, *Platyderus rufus* и др.). Такая тенденция в большей мере характерна для герпетобионтов, в меньшей – для геобионтов. Обитатели одноярусных лесостепных дубрав тесно связаны с биоценозами небольших полей с луговой растительностью и разреженных групп деревьев. Например, майский хрущ (*Melolontha melolontha*) развивается в почве полей, но дополнительно питается на дубе. Животное население луговых полей наиболее богато видами и обилием беспозвоночных-мезофилов – лесных, луговых и даже степных. Так, на полях наряду с лесной и луговой жужелицей *Poecilus lepidus* уживаются вместе степные ксерофилы *Zabrus spinipes* и *Cymindis humeralis*; шелкокрыльщики: лугово-степные *Melanotus brunneoides*, *Limoniulus minutulus* и лесной *Dalopius marginalis*; чернотелки: умеренный ксерофил *Opatrum sabulosum* и лесостепной *Oodescelis melas* (Арнольди, 1965; Арнольди и др., 1972).

Герпетобионтные беспозвоночные обеспечивают себе двойную "биотопическую прописку" за счет своих миграционных возможностей. Типичные геобионты – дождевые черви, – даже встречаясь в двух-трех биотопах лесостепи, численно предпочитают лишь один из них, присутствуя в остальных в небольшом числе особей. Например, *Eisenia nordenskioldi*, *Octolasion complanatum* достигают в луговых степях плотности популяции 17–44 экз./м², под пологом дубрав и на полях снижают плотность на два порядка величин. Лесные поляны, опушки и разреженные куртины деревьев, играя роль переходного биотопа, сочетают в составе зооценоза лесных и лугово-степных люмбрицид. Однако плотность популяций лесных такая же, как под пологом леса, а лугово-степных – ниже на два порядка величин, чем в предпочитаемых биотопах (Арнольди, Ghilarov, 1963).

Дифференциация лесных, лугово-лесных и лугово-степных сообществ лесостепи более отчетливо проявляется по вкладу доминантных групп беспозвоночных в суммарное обилие. В дубравах среди мезофауны безраздельно господствуют люмбрициды (до 40 % населения), в почвах лесных лугов – энхитреиды (до 35 %), в почвах луговых степей – многоножки косянки и геофилиды (36 % населения). Среди микроартропод всех трех вариантов зональных лесостепных угодий наибольший вклад в обилие населения делают клещи (54 % – панцирные в дубравах, 25 % – гамазовые на лесных полях). Доля коллембол в дубравах не превышает 18 % населения (Гиляров, Чернов, 1975; Арнольди, Ghilarov, 1963). В Стрелецкой лесостепи Центрально-Черноземного заповедника население крупных почвенных беспозвоночных в начале 60-х гг. XX столетия, по данным М. С. Гилярова и К. В. Арнольди (1965), достигало в выщелоченных черноземах лесных полей 997 экз./м² за сезон, в серых лесных почвах дубрав – 605 экз./м², в тучных черноземах луговых степей – 463 экз./м². На поверхности почв и в подстилке по числу особей доминировали в луговых степях, дубравах и лесных полях муравьи (80–135 экз./м²), личинки мух (92), жуки-коротконадкрылы (12–28), пауки (16–29), многоножки-косянки (26–31 экз./м²). В более глубоких горизонтах почвы дубрав преобладали: дождевые черви (242 экз./м²), энхитреиды (347), диплоподы (73 экз./м²). В почвах луговых степей доминировали личинки жужелиц (12 экз./м²), долгоносиков (26 экз./м²). В 2.5 раза, по сравнению с дубравами, меняется численность дождевых червей, в 4–5 раз – личинок мух. Среди многоножек литобииды уступают доминантные позиции геофилидам (49 экз./м²) (табл. 5).

Учет динамической плотности мобильных герпетобионтов методом земляных ловушек показал высокую численность жужелиц, пауков, муравьев, других жуков, многоножек-косянок и других беспозвоночных во всех биотопах Среднерусского лесостепья (Арнольди и др., 1972). Особенно выделяются в этом плане имаго жужелиц. Например, в Стрелецкой луговой степи численность жужелиц рода *Carabus* достигает 129 экз./10 ловушко-суток, рода *Amara* – 23, *Synthomus* – 25, в дубравах: *Carabus* – 58, *Badister* – 17, *Poecilus* – 17, *Amara* – 88, *Pterostichus* – 181 экз./10 ловушко-суток.

На примере в целом космополитного семейства жуков-жужелиц установлено, что в лесостепной зоне Западной Сибири, с ее умеренно теплыми и влажными условиями существования и резко-континентальным неустойчивым климатом, виды с полизональным распространением составляют лишь 10–12 % населения. Подавляющая его часть – виды, приуроченные к какой-то определенной природной зоне. Среди таких четко обособиваются три компонента: а) бореальные виды, обильно представленные к северу от лесостепи, главным образом в лесной зоне, но нередкие в лесостепи; б) субаридные виды, обильные к югу от лесостепи, главным образом в степной зоне, но частые в лесостепи; в) суббореальные гумидные виды, наиболее обильные в лесостепи, но проникающие либо в лесную, либо в степную зоны, либо в обе (Дудко, Любечанский, 2002). Многие полизональные виды, имея широкий ареал, населяют в разных зонах разные наборы биотопов и имеют в них неодинаковую численность, а в

одинаковых биотопах соседних зон – разное обилие, формируя совершенные разные типы "кружева ареала" (Арнольди, 1957). Этот популярный и в целом верный постулат может претендовать на статус экологического правила, но лишь в том случае, если сравнительный анализ схемы биотопического распределения популяций и видов проводится относительно единой стандартизированной матрицы среды, относительно стабильной в большом промежутке времени, пригодной на любых равнинных территориях для всех или многих подразделений беспозвоночных (Мордкович, Любечанский, 1998). Примером может служить зонально-катенная матрица, представляющая собой координатную решетку из широтных зон и катен в каждой из них, то есть из цепочек взаимосвязанных водным и геохимическим стоком местообитаний вдоль геоморфологического профиля с перепадом высот от метров до десятков метров, приуроченных к разным позициям мезорельефа (Глазовская, Геннадиев, 1995; Мордкович и др., 1985). Виды беспозвоночных, предпочитающие элювиальные и плакорные позиции, наиболее ксерофильны относительно других, виды с количественной преференцией транзитных позиций относятся к мезофилам, а виды, наиболее обильные на аккумулятивных позициях, – к гигрофилам, на супераккумулятивных – к полугидрофилам (Мордкович и др., 1985).

Таблица 5

Численность основных групп почвенных беспозвоночных в различных экосистемах Стрелецкой лесостепи (экз./м²)

Таксоны	Дубрава	Лесные луга на полянах	Нативная луговая степь
Мезофауна			
Enchytraeidae	2800	1300	109
Lumbricidae	170	95	66
Oniscoidea	90	90	0
Chilopoda	92	117	64
Diplopoda	40	56	125
Elateridae, I	46	37	48
Scarabaeidae, I	0	2	10
Curculionidae, I	8	18	31
Tenebrionidae, I	0	0	4
Diptera, I	25	29	26
Silphidae, I	2	3	1
Всего ...	3273	1747	484
Микрофауна			
Gamasida	3100	7800	3000
Oribatei	21000	19400	17600
Tyroglyphoidea	7900	1000	750
Collembola	7000	3060	3200
Всего	39000	31260	24550

Примечание. Данные по микроартроподам – Бызова, 1965; Курчева, 1971; прочие материалы – Злотин, Ходашова, 1974.

Анализ биотопического распределения, проделанный с учетом вышеизложенных критериев показывает, что из встречающихся в западносибирской лесостепи видов герпетобиотных жуков виды жужелиц *Pterostichus oblongopunctatus*, *Agonum fuliginosum*, *Amara brunnea* оказываются преимущественно обитателями лесной зоны, встречаясь там на всех позициях катен, а в лесостепи – лишь избирательно. Виды *Carabus granulatus*, *Trechus secalis*, *Pterostichus niger*, *P. melanarius*, *Calathus melanocephalus*, *Poecilus versicolor*, *Harpalus latus*, *Amara infima*, *A. Equestris*, наоборот, могут считаться преимущественно лесостепными и представлены здесь во всем катенном диапазоне условий, а в лесную зону проникают лишь по аккумулятивным позициям катен. Зато виды *Harpalus froelichi*, *Curtonotus folinae*, *Carabus cribellatus*, *Cymindis angularis*, *Poecilus punctulatus*, *P. sericeus* следует считать степными. Здесь они встречаются на всем протяжении катен, а в лесостепи – лишь избирательно в пространстве и во времени (Мордкович, 1973; Мордкович, 2006; Мордкович, Любечанский, 2010).

Одной из главных особенностей распространения видов, квалифицируемых как лесостепные, служит ярко выраженная стресс-толерантность жизненной стратегии. В отличие от характерных обитателей лесной и степной широтных зон, лесостепные виды не только населяют широкий набор биотопов лесостепи, но одинаково успешно сосуществуют, казалось бы, в

альтернативных условиях, хоть древесного, хоть травяного ландшафтов. Исходной причиной такого феномена служит широчайший диапазон изменчивости среды, свойственный всем без исключения биотопам лесостепи. Особенно ярко это проявляется в Западной Сибири. Убедительно показано, что на одной и той же катене в течение нескольких лет болотные экосистемы переходят в полугидроморфный режим и наоборот, а парково-лесные — в луговой и со временем — в лугово-степной (Структура ... , 1974, 1976). С другой стороны, экосистемы западносибирской лесостепи десятилетиями хранят "память" о прошлых состояниях в виде особых горизонтов почв на подходящих позициях катены. Это относится не только к абиотическим свойствам, но и к составу биоты. Например, в средних солонцах на вершине увала в аридный период цикла увлажнения под лугово-степной растительностью, на глубине нескольких метров обнаружены живые корневища болотных трав, свидетельствующие о гидроморфном режиме в недалеком прошлом. В населении почвенных беспозвоночных тоже, наряду с ксерофилами, ранней весной нередко встречаются ярко выраженные гигрофилы родов *Chlaenius*, личинки мезофилов *Cantharis* sp., *Pterostichus niger*, *Galeruca wisei* и др., а на усыхающем болоте — степные *Carabus cribellatus*, *Opatrum riparium*, *Crypticus quisquillus* (Мордкович, 1973, 1974). При этом сезонный порядок встречаемости и активности видов с разными экологическими стандартами в рамках конкретных биотопов соответствуют последовательности фаз экогенетических сукцессий (Мордкович, 1973).

Сравнение спектров топо-экологических групп в сообществах в таксоценах герпетобионтных жуков древесных редколесий и травяных экосистем западносибирской лесостепи по среднесезонным данным показало, что сообщества колков, травяных лугов, луговых степей ближе друг к другу, чем к населению настоящих лесов или степей соседних широтных зон. Эту близость в наибольшей мере обеспечивают виды-мезофилы, легко манипулирующие плотностью популяций и мигрирующие по катене.

4.3. Трофическая структура сообществ

Классическая схема дифференциации беспозвоночных по трофическим параметрам на зоо-, сапро-, фитофагов в конкретных экологических ситуациях существенно усложняется сочетанием нескольких способов питания. Простейшие питаются бактериями, одноклеточными водорослями, гниющими частицами органического детрита и растворенными в воде питательными веществами. Энхитреиды кроме микрофлоры используют в пищу органический детрит. Дождевые черви по характеру питания делятся на: утилизаторов листовой подстилки и потребителей детрита, попутно усваивающих простейших и других мелких гетеротрофов. Мокрицы кроме микробальной массы, живой или мертвой, питаются листовым опадом, гниющей древесиной, животными тканями (Гиляров, Чернов, 1975; Стриганова, 1980; Криволицкий, Покаржевский, Сизова, 1985). Диплоподы главным образом потребляют растительные остатки, но нередко питаются живыми тканями (Покаржевский, 1976). Лабильность рациона миксофагов, в частности, жуков-щелкунов, подтверждается и современными данными (Samoilova, Tiunov, 2017).

Среди специализирующегося на зоофагии семейства жуков-жужелиц, кроме облигатных хищников, значительную долю составляют роды и виды, способные параллельно или последовательно сочетать хищничество с фитофагией (Шарова, 1981). Миксофитофаги (миксофаги), занимающие доминантные позиции в сообществах степной зоны, в лесостепи Русской равнины имеют небольшую долю: 4–11 % в луговой степи, 9 % в дубравах (Арнольди и др., 1972). В Сибири, с ее континентальным климатом, доля миксофитофагов в сообществе жужелиц луговой степи возрастает, по сравнению с европейской, до 43 %, а в колке паркового облика — до 32 % (Мордкович, Любечанский, 2010). Однако решающую функциональную силу сообщества почвообитающих беспозвоночных лесостепи составляют не зоофаги, а сапрофаги, направляющие биотический круговорот по детритной цепи превращений (Злотин, Ходашова, 1974; Стриганова, 1980; Гиляров, Чернов, 1975). В дубравах Русской равнины сапрофаги в течение всего сезона составляют в мощных черноземах до 98 % населения крупных беспозвоночных. При этом в луговых степях данного региона их доля, по сравнению с дубравами, сокращается до 56 % за счет конкурирующих фитофагов (до 37 % населения). Доля зоофагов скромна — 6.5 % (Гиляров, Чернов, 1975). Этим соотношением сообществ лесостепи Русской равнины кардинально отличаются от сообществ лесной зоны, где лидирующие позиции занимают фитофаги, направляющие круговорот по растительной цепи.

Иная картина наблюдается в лесостепи Западно-Сибирской равнины, где дефицит влаги проявляется как минимум в середине лета, а в сухие годы — на протяжении всего вегетационного

сезона, кроме ранней весны. В умеренно сухих березовых колках на элювиальной позиции рельефа доля сапрофагов в сообществе педобионтов не превышает 16 %. Обилие дождевых червей по сравнению с дубравой Русской равнины сокращается на порядок величин (с 102–144 до 34 экз./м²). Лидирующие позиции переходят, как в степной зоне, к фитофагам (личинки жуков-щелкунов и долгоносиков). В луговых степях на обыкновенных, как в Европе, черноземах при доле сапрофагов 15 % из состава населения совсем выпадают дождевые черви и энхитреиды. В составе зоофагов облигатных хищников замещают зоофитофаги. Суммарная доля фитофагов возрастает до 78 % (Волковинцер, 1974).

Таким образом, при сохранении под луговыми степями почв черноземного облика, западносибирский зооэдафон лесостепи первым из компонентов биогеоценоза перестраивает трофическую структуру сообщества в сторону остепнения, переходя с детритного сценария круговорота на растительный, характерный для степной зоны.

5. РОЛЬ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В БИОТИЧЕСКОМ КРУГОВОРОТЕ ВЕЩЕСТВ И ПОЧВООБРАЗОВАНИИ

Среднерусское лесостепье, с его оптимальными для жизни экологическими условиями, массировано насыщенное биотой, относится к наиболее изученным в функциональном отношении мегаэкосистемам и служит моделью проведения таких исследований в других регионах (Криволицкий и др., 1985). На примере сообществ лесостепи усовершенствованы или разработаны заново методы количественных биоценологических анализов, полевых и лабораторных экспериментов, долговременного мониторинга зооэдафона, упорядочены процедуры сравнения сообществ (Курчева, 1965, 1971; Покаржевский, Криволицкий, 1981; Стриганова, 1980; Злотин, Ходашова, 1974).

5.1. Запас зоомассы – важнейший показатель ценотических возможностей и структурного своеобразия сообщества. Из лесостепного геобиома, с его высочайшим уровнем α - и β -разнообразия, получены наиболее масштабные результаты по дифференцированной оценке зоомассы разных экологических видов, компонентов зооэдафона, из которых складывается общая зоомасса эталонных сообществ лесостепи.

Масса крупных беспозвоночных в большинстве цитируемых источников определена путем прямого взвешивания, а для микрофауны путем пересчета по данным средней массы. Получены значения зоомассы наиболее значимых обитателей почв лесостепи (Курчева, 1971; Стриганова, 1980; Криволицкий и др., 1985). Оказалось, что 98 % зоомассы эталонных экосистем лесостепи сосредоточено в почвенном ярусе. При этом суммарная живая масса зооэдафона в дубравах Среднерусского лесостепья колеблется в пределах 500–1030 кг/га, в луговой степи – 350–1000 кг/га (Гиляров, Чернов, 1975; Злотин, Ходашова, 1974; Курчева, 1965, 1971).

Полученные результаты позволили М.С. Гилярову и Ю.И. Чернову еще в 1970-х гг. предсказать, что в последующие десятилетия ведущее место в синэкологических исследованиях займут общие закономерности глобального распределения интегральных характеристик сообщества в связи с климатическими факторами (Гиляров, Чернов, 1975). Пределы и характер климатических трендов анонсированы в широтно-зональном градиенте, подтверждая принцип неразрывного единства категорий пространства и времени (Вернадский, 1988).

Почвенно-зоологические исследования, проведенные по Международной биологической программе, показали, что в гумидных зонах от тундр до лесостепья 30–90 % запаса зоомассы в сообществах составляют дождевые черви. Масса свободноживущих почвенных нематод достигает 200 кг/га, микроартропод – 30 кг/га. Масса почвенных беспозвоночных составляет от общей зоомассы экосистем в тундровой зоне 5 %, в лесной – 1,6–4,0 %, а в лесостепи – лишь 0,1–1,0 % (Чернов и др., 1967).

Была выведена генеральная закономерность изменения количественных характеристик зооэдафона относительно климатического градиента Северной Евразии. Она проявляется ярко выраженным устойчивым максимумом в середине широтно-зонального градиента не только видового богатства и обилия, но и зоомассы, энергетического потенциала и участия педобионтов в биогенном круговороте веществ и почвообразовании. При этом показатели зоомассы достигают максимума как в дубравах на серых лесных почвах, так и на черноземах, а по величине метаболизма – в черноземах, хоть под дубравами, хоть в луговой степи (рис. 2). К северу и югу от зоны лесостепи значения всех интегральных показателей зооэдафона убывают на порядок величин от зоны к зоне, реагируя, прежде всего, на недостаток одной из составляющих гидротермического режима: тепла – к тундрам, влаги – к пустыням (Чернов и др., 1967; Криволицкий, 1968; Гиляров,

Чернов, 1975). Кривая общих запасов зоомассы в рамках широтно-зонального градиента Русской равнины четко коррелирует с параллельным изменением запаса фитомассы, а кривая суммарного метаболизма зооэдафона – с величиной годового прироста фитомассы (Бызова, 1965; Гиляров, Чернов, 1975).

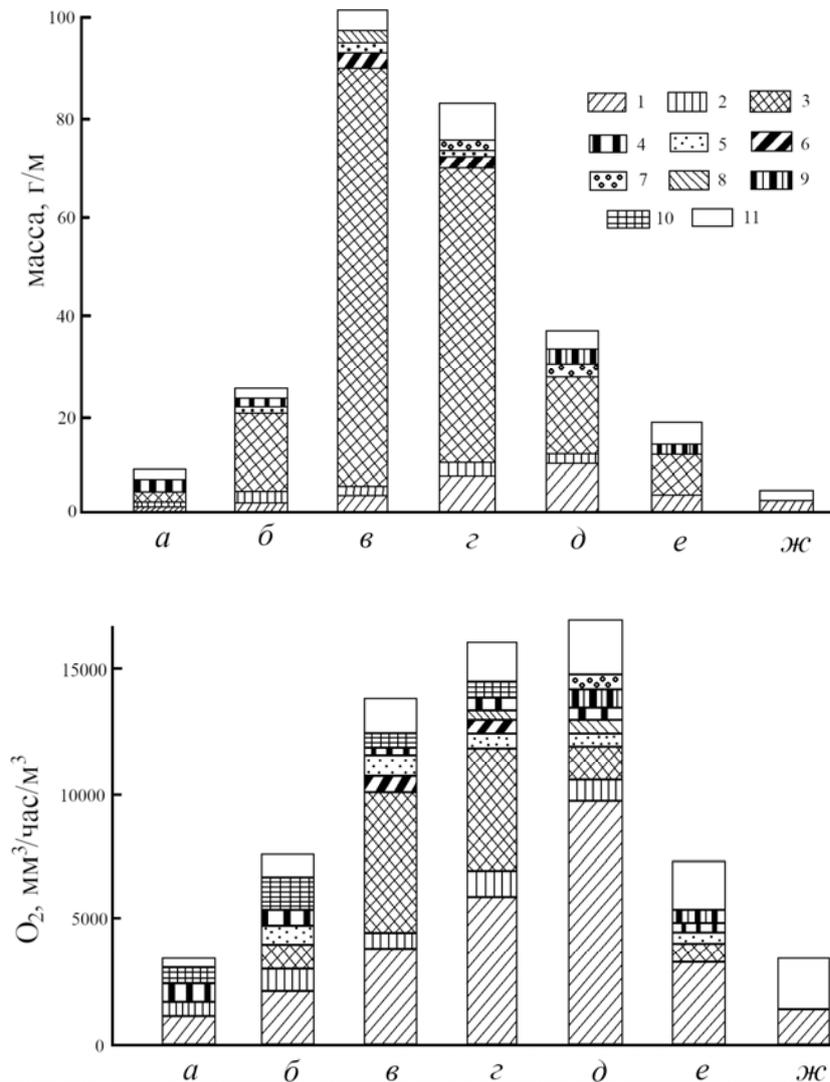


Рисунок 2. Суммарная масса (вверху) и изменение интенсивности потребления кислорода (внизу) почвенными беспозвоночными в различных зональных сообществах на территории Европейской части СССР (по: Гиляров, Чернов, 1975).

a – типичные тундры, *б* – среднетаежные ельники, *в* – дубравы на серых лесных почвах, *г* – дубравы на черноземе, *д* – луговая степь, *е* – сухая степь, *ж* – полупустыня. 1 – Nematoda, 2 – Enchytraeidae, 3 – Lumbricidae, 4 – Collembola, 5 – Oribatei, 6 – Gastropoda, 7 – Diplopoda, 8 – Elateridae, 9 – Scarabaeidae, 10 – Diptera, 11 – прочие.

Однако величины массы не эквивалентны энергетически потенциам организмов, масштабам их химических воздействий на среду, трофической активности. Поэтому при анализе структуры сообществ и функциональной деятельности беспозвоночных в почве, кроме численности и биомассы, применяется такой показатель, как интенсивность метаболизма, выраженный в калориях или в интенсивности потребления кислорода, с учетом данных по интенсивности дыхания различных групп животных (Nielsen, 1964; Edwards, 1967; Chernova et al., 1971). В России наиболее продуктивный вклад в этот аспект внесла Ю.Б. Бызова (1965, 2007). В результате оказалось, что по энергетическим потенциам лидерами оказались не крупные, а мелкие

организмы. Среди педобионтов по интенсивности суммарного дыхания на первом месте оказались нематоды, энхитреиды, коллемболы и панцирные клещи.

5.2. Специфика участия зооценоза в биотическом круговороте и почвообразовании определяется структурой сообщества, т.е. соотношением в нем таксонов животных, их жизненных форм, трофических групп, категорий различной размерности и других элементов. В почвах Среднерусского лесостепья функциональная значимость беспозвоночных определена в большинстве до вида. Установлено, что наибольшее влияние на круговорот оказывают сапрофаги. Заметное место занимают фитофаги. Значение хищников в абсолютном выражении невелико и проявляется, главным образом, косвенно (Криволицкий и др., 1985; Стриганова, 1980).

Деятельность различных сапрофагов, в свою очередь, носит дифференцированный характер, так как разные их контингенты участвуют лишь в определенных звеньях одного процесса (Стриганова, 1980). Установлено, что голые амебы утилизируют от 30 до 85 % продукции бактерий, а жгутиконосцы – лишь 0.2 %; клещи (главным образом оribатидаы) усваивают около 2 % продукции бактерий. Ежегодное потребление грибного мицелия оribатидами в лесной подстилке составляет 6 г/м², т.е. 2 % ежегодной продукции грибов (Криволицкий и др., 1985). Из мезофауны наиболее мощным и разнообразным воздействием на процессы круговорота отличаются олигохеты, особенно дождевые черви.

Суточный рацион *Lumbricus terrestris*, обычного в почвах дубрав и лесных полян Среднерусского лесостепья, в эксперименте при кормлении опадом клена был равен 17,7 г/экз.; дуба – 35,3; липы – 45,6; лещины – 50,0; вяза – 80,0 мг/экз. (Перель, 1979). За вегетационный сезон дождевые черви съедают в лесостепной дубраве 112 г/м² опада (около 30 % его общего запаса), в луговой степи – 90 г/м², из которых 5 г/м² – ветошь, остальное – корни (80 % их ежегодной продукции) (Покаржевский, Татищева, 1980; Стриганова и др., 1987).

Количество почвы, поглощаемой любмрицидами *A. calliginosa*, составляет 200–430 мг/г живой массы червя. Черви *E. nordenskioldi* потребляют за сезон 355 мг почвы на грамм живой массы. При этом масса копролитов достигает 55 мг/г, а поглощаемой почвы – 711 г/м². Энхитреиды в дубравах лесостепья используют до 35 г/м² (~10 % общего листового опада (Стриганова, 1982).

У мокриц коэффициент потребления при питании травяным опадом в луговых степях составляет 11–41 %, дубовым опадом в дубравах лесостепи – 20–35 %. Величина потребления меняется от 500 мг/г сухой массы тела у молодых до 137 мг/г у старых мокриц. В течение вегетационного сезона масса потребленного корма растет от лета к осени в 3 раза (с 308 до 991 мг/г в сутки). В дубравах Среднерусского лесостепья мокрицы съедают за сезон до 6 г/м² дубового опада, т.е. 2 % его ежегодного опада, и поглощают до 9 г/м² почвы за сезон (Покаржевский, 1976).

Диплоподы *Sarmatiulus kessleri* съедают ежесуточно 99–243 мг дубового опада на грамм сухой массы тела многоножки. В луговой степи диплоподы питаются еще и опадом корней, съедая около 39 г/м² растительных остатков за сезон (Покаржевский, 1981).

Среди насекомых активными потребителями растительного опада и микрофлоры являются личинки жесткокрылых и двукрылых. Коэффициент потребления личинок мух *Bibio marci*, питающихся опадом дуба, составляет 28 %. При этом личинки ранних возрастов съедают ежесуточно в 3,7 раза больше, чем весят сами, возвращая в среду большую часть съеденной массы с фекалиями. Личинки комаров-типулид при питании опадом дуба имеют коэффициент потребления 4 %, опада березы – 56, липы – 33 % (Стриганова, 1976, 1980). Личинки *Tipula scripta* при кормлении опадом дуба потребляют его ежесуточно 59,5 мг/г живой массы (Курчева, 1971). В дубравах лесостепи личинки типулид съедали за 15 суток мая 600 мг/м² дубового опада. При средней плотности гнезд бибионид 1 гнездо/м² и численности личинок в гнезде 300–900 экз., эти личинки съедают за 2 мес. до 318 г опада на 1 м² (92 % ежегодного опада дуба). При этом в экосистему возвращается до 100 г фекалий, составляя 0,04 % массы гумусового слоя почвы (Покаржевский, 1976).

5.3. Велик вклад сапрофагов в биогенный круговорот многих химических элементов, значимых для метаболизма беспозвоночных и почвы (Криволицкий и др., 1985). Наибольшее влияние на эти процессы оказывают дождевые черви. В дубравах лесостепи через популяции любмрицид проходит за летний сезон 10,2 г/м² Са; 0,9 г/м² Mg; 0,5 г/м² К. На диплопод приходится около 2,5 % общего потока элементов, проходящего через популяции почвенных сапрофагов, на мокриц – 1,5 %. При потреблении за сезон ~ 33 % опада почвенные сапрофаги вовлекают в круговорот 36 % Са, 25 Mg, 26 К, 13 % Na от количества этих элементов в опаде.

Суммарное количество Са, вовлекаемое в круговорот популяциями сапрофагов в лесостепной дубраве, составляет 178 % от содержания этого элемента в листовом опаде, 136 % – от содержания в общем опаде и 2,4 % – от содержания обменной формы этого элемента в слое почвы 0–5 см. Для Mg соответствующие величины составляют 58,9; 40,8; 10,4 %; для К – 64,4; 14,3; 4,1 %. В луговой степи, как и в дубравах, главную роль в миграции химических элементов играют люмбрициды. Из 6,3 г/м² Са, вовлекаемого в круговорот популяции сапрофагов, 5,4 г/м² приходится на долю дождевых червей. Для Mg соответствующие величины – 0,9 и 0,7 г/м², для К – 0,6 и 0,4 г/м². На долю диплопод приходится около 20 % массы элементов, вовлекаемых в круговорот. Суммарное количество Са, вовлекаемое популяциями сапрофагов в луговой степи, составляет 629 % от количества этого элемента в степной ветоши весной, 103 % от его количества в продукции подземной части травянистых растений. Дефицит элементов, извлекаемых из фитомассы, восполняется из почвы. Отношение количества Са, проходящего через популяции сапрофагов в луговой степи в течение сезона, к количеству этого элемента, аккумулированного в популяциях педобионтов, равно 22, Mg – 21, К – 29 (Покаржевский, 1976). Важнейшим элементом, лимитирующим продуктивность популяции многих беспозвоночных, является фосфор. Общий поток его через популяции сапрофагов в дубравах лесостепи равен 0,1 г/м², в луговой степи – 0,2 г/м². Всего через популяции сапрофагов в течение сезона проходит количество Р, составляющее 14,7 % от его количества в ежегодном листовом опаде в дубраве, и 13–19 % – от продукции травяных растений в луговой степи.

Количество микроэлементов, пропускаемых сапрофагами через себя в течение сезона, сравнимо с поступлением этих элементов в почву с растительным опадом (Mg – 172, Cu – 88, Zn – 183 %). Ни растительный опад, ни почва не могут поставлять достаточное количество Р в популяцию сапрофагов. Единственным источником пополнения дефицита могут служить только микроорганизмы, потребляемые вместе с почвой и растительным опадом. Содержание Р в микробомассе в 30 раз выше, чем в растительных остатках (Покаржевский, Гордиенко, 1984).

Кроме сапрофагов, значительный вклад в круговорот химических элементов вносят фитофаги. Однако возврат элементов в почву с экскрементами фитофагов в несколько раз ниже, чем у сапрофагов. Прямое участие хищников в вовлечение химических элементов в биогенную миграцию составляет не более 2 % от общего потока.

5.4. Результаты работ по функциональной роли беспозвоночных в почвах русской лесостепи можно свести к нескольким ключевым направлениям. В лесостепи, несмотря на самые высокие значения разнообразия, численности, зоомассы в широтно-зональном ряду, запас вторичной продукции зооэдафона по сравнению с первичной продукцией и почвой ничтожен. Тем не менее, значение почвенных беспозвоночных в биотическом круговороте и почвообразовании велико. Каждое подразделение зооэдафона в интегральном круговороте специализируется на отдельных его звеньях, отличаясь спецификой функциональной деятельности (Курчева, 1971; Стриганова, 1980; Криволицкий и др., 1985).

В круговороте веществ и почвообразовании участвуют зоо-, фито-, но особенно масштабно – сапрофаги. Их влияние нарастает от гумидных тундр и лесов и аридных полупустынь и степей с севера и юга к лесостепи в середине широтно-зонального ряда с оптимальными условиями существования, где отличается максимальными значениями потребления пищи, продукцией экскрементов, разнообразием других функций.

Почвенные сапрофаги используют широкий спектр источников питательных веществ, необходимых для успешного метаболизма. Беспозвоночные получают минеральные элементы, углеводы, аминокислоты и другие вещества в процессе пищеварения из поглощаемой почвы, растительных остатков и внекишечной и специализированной внутрикишечной микрофлоры (Стриганова, 1980; Козловская, Загуральская, 1966). Экспериментально показано, что в гумидных и аридных геобиомах почвенные беспозвоночные большей частью специализированы на функции разложения растительных остатков. В опытах скорость разложения подстилки в лесных почвах при исключении участия дождевых червей снижается на 50 %. Под влиянием фитофагов – личинок мух-бибионид – скорость минерализации опада увеличивается вдвое (Перель, 1967).

Деятельность различных групп почвенных сапрофагов меняет скорость и характер процессов разложения органических остатков. Участие дождевых червей приводит к накоплению в почве гуминовых кислот. В отсутствие люмбрицид в опыте происходит деструкция опада без заметной гумификации (Стриганова, 1980; Гиляров, Чернов, 1975).

Полученные данные позволяют считать, что синтез прогумусовых веществ, гуминовых и фульвокислот начинается уже в кишечнике дождевых червей с участием кишечной микрофлоры. В кишечниках энхитреид, бедных кишечной микрофлорой, такие процессы заторможены (Козловская, Жданникова, 1963; Козловская, Загуральская, 1966; Козловская, Белоус, 1967). Из этих результатов следует, что главным фактором влияния олигохет на разложение опада является с наибольшей вероятностью стимуляция микробиологических процессов. Гумусонакопление, начинаясь в кишечниках сапрофагов, продолжается в их экскрементах, которые становятся очагами последующих каскадных реакций, связанных с трансформацией и накоплением гумусовых веществ в почве (Стебаев и др., 1964).

Из вышеизложенного следует, что лесостепь является особым экологическим полигоном, где к обычным для биотического круговорота процессам продукции и деструкции органического вещества добавляется третий процесс – депонирование гумуса, представляющего собой уникальную экологическую услугу не только беспозвоночным животным, но и человечеству.

6. ИЗМЕНЕНИЕ ЗООЭДАФОНА ЛЕСОСТЕПЬЯ ПОД АНТРОПОГЕННЫМ ВОЗДЕЙСТВИЕМ

Этот аспект почвенно-зоологических исследований, важный в любом ландшафте, в лесостепе, густо насыщенном людьми и продуктами их бурной деятельности, особенно актуален и требует взвешенной оценки.

6.1. Агроценозы лесостепья, с их высоко плодородными почвами, привлекли внимание отечественных педозологов еще на заре возникновения этой отрасли (Arnoldi, Ghilarov, 1963). Сравнительный анализ данных по агроценозам и нативным экосистемам показал, что умеренные нарушения лесостепных экосистем – сенокосы, пашни, посевы – не приводят к гибели зоообществ почвы, а вызывают их перестройку, сохраняя ключевые элементы прежней структуры, весьма устойчивой к колебаниям среды. Индекс различия Брэя-Кертиса сообществ почвенной мезофауны некосимой и косимой луговых степей имеет низкие значения – 0,4 (при интервале от 0 до 1). Неизменным остается набор доминантов – кольчатых червей (Lumbricidae, Enchytraeidae) и нематод (Mermithidae). Тем не менее в сообществе педобионтов косимой степи по сравнению с некосимой резко снизилось обилие хищных многоножек-геофилид (в 25 раз) и паразитических мермитид (в 2–3 раза. Зато почти в 3 раза увеличилось обилие дождевых червей. При этом, на видовом уровне доминирующие в нативных черноземах *E. nordenskioldi* в косимой луговой степи уступили лидирующие позиции *E. rosea*. В функциональном плане ведущей группой обоих сообществ остались сапрофаги. Роль гумификаторов в косимом варианте лугово-степного сообщества зооэдафона даже возросла по сравнению с некосимым. Этот парадокс обусловлен, по-видимому, ущербностью заповедной луговой степи, лишенной стадных копытных, обязательных в степной экосистеме (Мордкович, 1982). В косимой луговой степи этот недостаток в какой-то мере компенсируется массивованным кошением травостоя и уплотнением почвы сельхозтехникой.

Распашка луговой степи, несмотря на очевидные нарушения среды, в то же время стимулировала деструкцию корней, что создало комфортные условия для люмбрицид. Поэтому их численность в черном пару оказалась не ниже, чем в некосимой луговой степи, а снижение численности *E. nordenskioldi* компенсировалось увеличением численности таких видов, как *E. rosea*, *Allolobofora caliginosa*, *Octolasion complanatum* (Arnoldi, Ghilarov, 1963).

Более масштабно и разнообразно, по сравнению с Курской заповедной лесостепью, изучены особенности структурных сообществ зооэдафона в агроценозах Поволжского сектора лесостепной зоны. Установлено, что в этих агроценозах, с их регулярными технологическими нарушениями почвенного и растительного ярусов, выживать способны только полифаги с высокой экологической пластичностью в отношении физико-химических, гидротермических и трофических условий. Наибольшее обилие почвенного населения Поволжской лесостепи связано с черноземными почвами (Алейникова, 1964). Степень заселения почв беспозвоночными увеличивается от светло-серых к темно-серым и черноземным почвам. В светло-серых почвах численность мезофауны достигает 22–51 экз./м², микрофауны – 4657–10780 экз./м², в темно-серых почвах – 39–61 и 18770–22037 экз./м², в черноземах – 52–109 и 25719–44500 экз./м² соответственно. Обилие животного населения зависит от различных сельскохозяйственных культур на полях. На парах оно сильно сокращается. Влияние сельскохозяйственных культур наиболее сильно сказывается на микроартроподах. Количество ногохвосток и панцирных клещей увеличивается от пара и пропашных культур к злакам и многолетним травам в 5–9 раз (Алейникова, 1964; Утробина, 1964; Гатилова, 1964).

Разница в степени заселенности почв более крупными беспозвоночными в зависимости от сельскохозяйственных культур выражена менее отчетливо. При этом фитофаги-щелкуны, широко распространенные во всех почвах и зонах Среднего Поволжья, наиболее многочисленны и разнообразны под многолетними травами. Чернотелки-сапрофитофаги, отсутствующие в почвах лесной зоны, в лесостепи, особенно в черноземах, являются немногочисленным, но постоянным контингентом агроценозов, приуроченным, главным образом, к паровым полям и посевам пропашных культур (Алейникова, Утробина, 1964). Та же зависимость характерна для жужелиц, которые в почвах под кукурузой встречаются в количестве 23–36 экз./м², а под люцерной – только 3–5 экз./м² (Утробина, 1964). Обильны в черноземах агроценозов хрущи, особенно под многолетними травами. Многоножки отсутствуют. Численность дождевых червей в полевых землях Поволжского сектора лесостепья невелика (найжены только в темно-серых лесных почвах).

В целом разница в численности микро- и мезофауны под покровом различных сельскохозяйственных культур меньше, чем в различных типах почв лесной, лесостепной и степной зон Среднего Поволжья (Алейникова, 1964).

6.2. Пожары в лесостепи — явление регулярное, но более экологически щадящее, чем в лесной зоне, мало затрагивающее луга с их полугидроморфным режимом и даже луговые степи между колками на водоразделах, испытывающие дефицит влаги лишь изредка. Из-за малой площади колка и небольшого запаса горючего материала в обособленном биотопе, пожары в них недолгие и, как правило, затрагивающие лишь древостой и подстилку, но не почву. Одни горевшие колки: восстанавливаются до исходного состояния в течение 2–4 лет, другие зарастают быстро проходящей рудеральной растительностью, потом дерновинно-злаковой, превращаясь надолго в луговые экосистемы, достигающие в ходе сукцессии климаксового состояния луговых степей (Структура ... , 1974, 1976).

Исследования, проведенные в 2008 г. на водораздельном участке южной лесостепи в Новосибирской области, где колки выполнены березой с подростом из осины, шиповника, и с травяным покровом под пологом, включающим более 25 видов травянистых растений, показали, что горелый колкок сильно и значимо отличается от контрольного по показателям гидротермического режима, что объясняется разреженностью крон деревьев на свежей гари и гибелью их на прошлогодней (табл. 6).

В негорелом колке обнаружено 15 видов коллембол. Такой уровень видового богатства — один из самых высоких среди всех исследованных биотопов Барабы. Общая плотность населения коллембол достигает 10,9 тыс. экз./м².

На свежей гари коллемболы встречаются почти исключительно в сохранившихся фрагментах мало пострадавшей от огня подстилки. В них население достигает высоких показателей плотности, во много раз превышающих таковые контрольного колка. Средняя плотность населения коллембол свежей гари в 3 раза выше, чем в аналогичной позиции негорелого колка (до 33,5 тыс. экз./м²) (Березина, 2008).

Таблица 6

Показатели гидротермического режима в исследованных биотопах Барабы и общая характеристика населения педобионтов, (по: Березина, 2008)

Показатель	Гарь			Контроль
	свежая		прошлогодня	
	голая земля	с подстилкой		
Влажность почвы, %	5,2±0,8	9,5±1,8	7,8±1,2	13,7±0,8
Температура почвы на глубине 2,5 см, °С	18,3±0,8	14,3±0,5	16,0±0,7	10,6±0,1
Температура поверхности почвы, °С	27,5±1,5	24,4±1,8	25,7±1,2	17,0±1,8

В горелом колке обнаружен ряд видов, не встречавшихся в контрольном. Жужелицы (имаго), более доступны огню, чем коллемболы. В негорелом колке их 6 видов. Общая численность жужелиц составляет 83 экз./10 ловушко-суток, что на порядок величин больше, чем в любом луговом сообществе лесостепи. По своим биотопическим предпочтениям обитатели колючего сообщества относятся к психроаридной лесной, реже к психрогумидной лесной экологическим группам (Мордкович, Любечанский, 2010).

Сразу после пожара общая численность герпетобионтных жужелиц уменьшилась в 4 раза (до 20 экз./10 ловушко-суток). Однако общее число видов возросло с 6 до 8. Обращает на себя

внимание появление в составе видов-криофилов. Возможно, их появление обязано частичной дефолиации кроны деревьев. В той части колка, где со времени предшествующего пожара прошел год, количество видов жуужелиц возросло по сравнению со свежесгоревшим участком вдвое, а с негорелым – в 2,5 раза. На этой стадии сукцессии сохранились виды, характерные для свежесгоревшего колка, увеличив численность особей в 4–6 раз, и в то же время, вернулись в состав сообщества виды, характерные для негоревшего колка. Заново появились в единичном количестве психроаридные лесные и травяные виды. Общим итогом первого года сукцессии колючего сообщества является восстановление численности жуужелиц после массового ее спада сразу после пожара до исходных значений негорелого колка.

Несхожесть допозарного, пирогенного и послепожарного сообщества коллембол возрастает. О различной реакции на пожар сообществ коллембол и жуужелиц говорят также результаты дисперсионного анализа: фактор "биотоп" сильно и значимо влияет на распределение общей плотности населения коллембол, а для жуужелиц это влияние несущественно (Березина, 2008).

Ход сукцессии сообщества коллембол отличается более масштабными изменениями от стадии к стадии, чем у жуужелиц. Сообщество жуужелиц возвращается к исходному допозарному состоянию быстрее и полнее, чем население коллембол. Уже через год после пожара оно обнаруживает следы сходства с исходным населением негорелого колка. Пожары способствуют замещению видов в сообществах коллембол лесостепных колков с лесных на луговые. У жуужелиц, экологическая классификация которых разработана детальнее, чем у коллембол (Мордкович, Любечанский, 1998; 2010), население на всех этапах пирогенной сукцессии формируется, главным образом, психрофилами, т.е. видами, тяготеющими количественно к лесостепной зоне, с ее сбалансированными экологическими условиями. На всех стадиях сукцессии сугубо аридные виды даже в свежесгоревшем колке, несмотря на иссушение почвы, так и не появились.

В заключение отметим, что пожары в лесостепной зоне, по сравнению с лесной, приводят не к полной деградации биоты и последующей сукцессии с нуля, а лишь к перестройке уцелевшего состава и структуры таксоценов на том же или более высоком уровне численности многих видов.

6.3. Рекультивация земель в регионах горнодобычи – единственная стратегия хозяйственной эксплуатации ландшафта, направленная не на безальтернативную деградацию, или упрощение естественных экосистем, а на их воссоздание с нуля. Не миновала этой участи и лесостепь, с её уникальными плодородными почвами. Ярким примером реставрации лесостепных экосистем на промышленных отвалах угледобычи открытым способом служит территория Канско-Ачинского топливно-энергетического комплекса (КАТЭК) на юге Красноярского края в Средней Сибири. Обязательная рекультивация земель здесь большей частью ограничивается вывозом и отсыпкой вскрышных пород в виде валов, разделенных ложбинами протяженностью несколько километров. Искусственно формируемый рельеф напоминает естественный гривно-ложбинный в Барабинской лесостепи юга Западной Сибири. Небольшую часть отвалов разравнивают в плато под конкретные проекты благоустройства территории. Вскрышные породы Канско-Ачинского бурогоугольного бассейна имеют идеальный механический состав, не токсичны, обладают естественным плодородием и представляют собой оптимальный подстилающий субстрат для почвообразования черноземного типа. Поэтому на отвалах КАТЭКа с первых дней и даже часов их существования без дополнительных мер со стороны человека в ходе экогенетических сукцессий формируются примитивные, но быстро и эффективно развивающиеся экосистемы.

Первыми включаются в биотический круговорот: микроорганизмы и протисты (Богородская и др., 2010), следом беспозвоночные. Среди последних лидируют микроартроподы: коллемболы и панцирные клещи, сразу же появляющиеся в субстрате отвалов и достигающие уже через месяц высокой численности. Далее в ходе сукцессии она многократно увеличивается, но за счет лишь немногих видов-эврибионтов (например, панцирные клещи *Oppiella nova*, *Tectocephus velatus* и др.) (Бабенко, 1982; Дмитриенко, 1990; Сукцессии ... , 1993; Стебаева, Андриевский, 1997).

Высоким обилием, таксономическим и экологическим разнообразием среди мезофауны выделяются жуки-жуужелицы, благодаря широкому диапазону форетических, трофических и топических возможностей. Они появляются на техногенных отвалах КАТЭКа с первых часов после отсыпки, прилетая на запах сырой земли и оставаясь в составе зооэдафона ведущей группой на протяжении десятилетий. По этим причинам жуужелицы претендуют на роль модельного объекта для характеристики, анализа и диагностики этапов и направления сукцессии (Сукцессии ..., 1993; Мордкович, Любечанский, 2019а, б).

Техногенная нивелировка рельефа отвалов ускоряет развитие сукцессии на первом этапе (1–3 года), но после этого до 25 лет прогресс прекращается, а сукцессия затормаживается, так и не достигая климаксовой стадии, эталонной для лесостепного ландшафта (Мордкович, Любечанский, 2019б).

Параметры демографической структуры населения жужелиц (видовое разнообразие, плотность населения, индекс Менхиника) после 25 лет сукцессии на всех позициях техногенных катен так и не достигают полного сходства с луговыми, лесными, лугово-степными сообществами естественной лесостепи, а лишь слегка напоминают их в отдельные годы и сроки сезона. Из этого следует, что принятые на сегодня стандарты биологической рекультивации, якобы достаточные для восстановления естественного ландшафта – 12–25 лет (Моторина, 1986), не соответствуют реалиям сукцессионного процесса, который достигает оптимального состояния в рекультивированных экосистемах, как минимум, в 1,5 раза дольше.

Порядок, скорость и направление сукцессии таксоцена жужелиц существенно различаются в зависимости от положения суррогатных ценозов в рельефе неспланированных отвалов. На элювиальных и транзитных позициях техногенных катен сообщества приобретают лишь некоторые черты остепненно-луговых и лугово-степных сообществ зональной лесостепи. На аккумулятивной позиции сукцессия развивается более полно, но медленнее. Однако таксоцен жужелиц обретает к 25 годам черты сходства не с зональными травяными, а интразональными лесными сообществами, опережая на годы появление соответствующих древесных компонентов растительного покрова, тем самым подсказывая избирательный выбор вариантов биологической рекультивации на разных элементах рельефа неспланированных отвалов вместо единой стандартной схемы (Мордкович, Любечанский, 2019а).

7. ПЕРСПЕКТИВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ ПОЧВЕННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В ЛЕСОСТЕПЬЕ

Исследования почвенных беспозвоночных в лесостепи продолжаются в настоящее время. В недавних работах можно выделить несколько активно развивающихся и новых направлений:

Инвентаризационное. Кроме "классических" групп почвенных беспозвоночных, на новом современном уровне исследуются почвенные простейшие (раковинные амебы – Мазей, Ембулаева, 2009; Чернышов, Мазей, 2010; жгутиконосцы – Тихоненков и др., 2013), моллюски (Стойко и др., 2009), нематоды и др. Дополняются сведения и по давно исследуемым группам. Активно изучается фауна и население жужелиц, пауков (Azarkina, Trilikauskas, 2012, 2013а, 2013б; Azarkina et al., 2018), с охватом новых территорий и новой проблематикой. Исследуется влияние изменений климата на сообщества почвенных животных (Беспалов и др., 2010, Мордкович и др., 2020). Появились возможности сопоставления данных, собранных в 1960-е – 1980-е гг., с современными. Такого рода исследования "прежде и теперь" ведутся в Центрально-Черноземном заповеднике (Гречаниченко, Гусева, 1999, 2000), в Казахстане и Южной Сибири (Мордкович и др., 2020).

Функционально-биологическое. С развитием новых инструментальных методов (например определения соотношений стабильных изотопов углерода и азота в беспозвоночных и элементах среды их обитания) появляются исследования трофических сетей, в которые включены почвенные беспозвоночные лесостепи (Любечанский и др., 2015, Samoylova, Tiunov, 2017; Iakovlev et al., 2017). Результаты этих работ позволили конкретизировать трофическую роль таких полифагов, как муравьи или личинки жуков-щелкунов; расширить представления о пищевых предпочтениях разных представителей такой разнообразной группы, как жужелицы.

Палеонтологическое. В лесостепных районах Западной Сибири и Урала расширяется исследование плейстоцен-голоценовых обстановок по палеоэнтомологическому материалу. Климатические реконструкции, сделанные на основе изученных тафоценозов, свидетельствуют о значительно более аридном и прохладном климате на территории нынешней лесостепной зоны Западной Сибири (Zinovyev et al., 2016; Gurina et al., 2019), а также о встрече видов жесткокрылых на этой территории, ныне характерных либо для тундр, либо для степей (феномен "разбегания" плейстоценовой фауны, хорошо известный для млекопитающих). Подобным же образом исследуются природные условия прошлого по ископаемым раковинным корненожкам в лесостепной зоне Европейской части России (Novenko et al., 2018).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Русская лесостепь – наиболее масштабный, полно и многопланово изученный геобиом Евразии, который послужил колыбелью и испытательным полигоном почвенной зоологии. На его

примере наработаны главные методы и ключевые результаты, послужившие моделью для аналогичных исследований в других регионах России.

Данные, опубликованные многочисленными авторами, показали, что лесостепной комплекс отличается феноменально высоким среди других широтных зон умеренного пояса Евразии уровнем родового и видового богатства. Общий уровень α -разнообразия членистоногих достигает здесь 3700 видов, что в 1,5–2 раза выше, чем в лесной и степной ландшафтных зонах. Большой вклад в этот результат вносят обитатели почвы. Важными показателями самобытности лесостепи можно также считать самую высокую в широтно-зональном ряду геобиомов плотность зооразнообразия – 0,82 вида/км² – и его мощную концентрацию – 70 % от общего уровня зооразнообразия Западно-Сибирской равнины.

Лесостепь – это не конгломерат лесных и степных видов, суммарная доля которых в лесостепной фауне не превышает 20 %, а оригинальный комплекс, ядро которого составляют виды педобионтов, отличительной особенностью которых служат стресс-толерантность, мезофилия, политофия.

Применение катенного подхода к анализу структуры сообществ и использование зонально-катенной стандартизированной матрицы местообитаний позволило конкретизировать и оптимизировать понятие биотопического ареала (внутреннее “кружево ареала”) и упорядочить типологию топических комплексов видов как элементов структуры сообществ, а также процедуру их сравнения между собой в пространстве и во времени.

В ответ на часто и быстро сменяющие друг друга тренды абиотических условий: аридизации, гумидизации или заболачивания, засоления или рассоления – экогенетические сукцессии в каждом конкретном сообществе происходят в ломаном ритме, начинаясь и не доходя до конца, затормаживаясь и разгоняясь, перебивая, ослабляя или усиливая друг друга. Несмотря на разный облик в конкретный момент времени, все сообщества катены, но в разном порядке и ритме проходят один и тот же набор состояний, пользуясь одним и тем же резервом изменчивости. Нет никаких оснований считать их независимыми – луговыми, лесными, болотными, солончаковыми или степными. Можно лишь говорить о луговом, болотном, степном состоянии одного и того же ценоза, оптимального в широтах, где при самых сильных колебаниях климата в среднем складываются наиболее комфортные условия обитания для биоты.

Одним из ярких и важных феноменов экосистем лесостепи является биотический круговорот, в структуре которого кроме процессов создания продукции и ее деструкции важнейшую роль играет процесс депонирования особой биокосной субстанции – гумуса. Ведущую роль в этом процессе играют почвообитающие беспозвоночные – гумификаторы и минерализаторы. О значимости этих педобионтов в процессах гумификации свидетельствует последовательное уменьшение численности их населения с запада на восток лесостепной зоны по мере увеличения суровости климата. Следствием исчезновения олигохет в зональных почвах западносибирской лесостепи оказывается уменьшение вдвое содержания гумуса в черноземах и серых лесных почвах. Важным становится вопрос о пересмотре дефиниции почвенного тела с трехфазного образования в четырехфазное, с учетом решающего вклада педобионтов-гумификаторов в процессы почвообразования. Это ставит под сомнение правомочность отнесения сибирских почв, лишенных важнейших групп эффективных гумификаторов, к черноземам.

В связи с острой проблемой исчезновения специфических местообитаний и появления новых экологических ниш, они могут заполняться только педобионтами со стресс-толерантной стратегией выживания. Главным их источником служит лесостепь.

С природоохранной позиций лесостепь проставляется мощнейшим, чрезвычайно мобильным и потенциально богатым резерватом биоразнообразия. Её потенциала хватает не только на самоё себя, но и на соседние геобиомы, что гарантирует их выживание в условиях резко меняющегося климата. Благодаря экологическому универсализму, зооэдафон лесостепи более устойчив и к антропогенному прессу, нежели сообщества беспозвоночных других широтных зон. При рекультивации лесостепного ландшафта с нуля, даже при самых благоприятных условиях зооэдафон выступает в качестве пионера заселения отвалов горнодобычи. Однако педозоологическая сукцессия, бурно развивающаяся на них, через 5–7 лет начинает буксовать и продолжается десятилетиями в рамках бесконечных флуктуаций.

ФИНАНСОВАЯ ПОДДЕРЖКА

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ № 19-14-50185 (программа "Экспансия") и программы фундаментальных научных исследований (ФНИ) государственных академий наук на 2013-2020 гг., проект № VI.51.1.7. (0311-2016-0007).

ЛИТЕРАТУРА

1. Ажеганова Н.С. *Краткий определитель пауков (Aranei) лесной и лесостепной зон СССР*. Л. Наука. 1968. 149 с.
2. Алейникова М.М. *Почвенная фауна различных ландшафтов Среднего Поволжья // Почвенная фауна Среднего Поволжья*. М. Наука. 1964. С. 5-51.
3. Алейникова М.М., Утробина Н.М. *Фауна чернотелок (Tenebrionidae) и их размещение в Среднем Поволжье // Почвенная фауна Среднего Поволжья*. М. Наука. 1964. С. 52-67.
4. Алехин В.В. *Флора Центрально-Черноземного госзаповедника // Труды Центрально-Черноземного заповедника*. № 1. 1940. С. 8-144.
5. Арнольди К.В. О теории ареала в связи с экологией и происхождением видовых популяций // *Зоологический журнал*. 1957. Т. 36. № 11. С. 1609-1629.
6. Арнольди К.В. *Лесостепь Русской равнины и попытка ее зоогеографической и ценологической характеристики на основании изучения насекомых // Труды Центрально-Черноземного заповедника*. № 8. Изд-во Воронежского университета. Воронеж. 1965. С. 138-166.
7. Арнольди К.В., Шарова И.Х., Клюканова Г.Н., Бутрина Н.Н. *Жужелицы (Carabidae, Coleoptera) Стрелецкой степи под Курском и их сезонная динамика активности // Фауна и экология животных*. Изд-во МГПИ. 1972. С. 215-230.
8. Афанасьева Е.А. *Чернозем Среднерусской возвышенности*. М. Наука. 1966. 224 с.
9. Бабенко А.Б. Динамика почвенных микроартропод при зарастании техногенных отвалов // *Зоологический журнал*. 1982. Т. 61. № 12. С. 1815-1825.
10. Бабенко А.Б., Потапов М.Б., Стебаева С.К., Чернова Н.М. *Определитель коллембол фауны России и сопредельных стран. Семейство Hurogastruridae*. М. Наука. 1994. С. 1-336.
11. Берг Л.С. *Географические зоны Советского Союза*. Гос. изд-во географ. лит-ры. 1947. 401 с.
12. Берг Л.С. *Природа СССР*. М.: Гос. изд-во географ. лит-ры. 1955. 494 с.
13. Берзина О.Г. Коллемболы (Hexapoda, Collembola) на катенах соленых озер южной лесостепи Западной Сибири // *Евразийский экологический журнал*. 2006. Т. 5. № 3. С. 199-202.
14. Берзина О.Г. Пространственная структура сообществ коллембол (Hexapoda, Collembola) южной лесостепи Западной Сибири // *Евразийский энтомологический журнал*. 2008. Т. 7. № 3. С. 196-202.
15. Беспалов А.Н., Дудко Р.Ю., Любечанский И.И. Дополнения к фауне жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Новосибирской области: южные виды расселяются к северу? // *Евразийский энтомологический журнал*. 2010. Т. 9. № 4. С. 625-628.
16. *Биогеографическое и ландшафтное изучение лесостепи*. Ред. Д.Л. Арманд. М. Наука. 1972. 197 с.
17. Бобринский Н.А. *Животный мир и природа СССР*. М. Изд-во МОИП. 1948. 251 с.
18. Богородская А.В., Краснощекова Е.Н., Трефилова О.В., Шишкин А.С. Сезонная динамика развития микробоценозов и комплексов беспозвоночных на отвалах вскрышных пород Бородинского бурогоугольного разреза (КАТЭК) // *География и природные ресурсы*. 2010. № 4. С. 36-45.
19. Буланова-Захваткина Е.М. *Панцирные клещи-орибатиды*. М. Высшая школа. 1967. 254 с.
20. Бызова Ю.Б. Зависимость потребления кислорода от образа жизни и размера тела на примере дождевого червя (Oligochaeta, Lumbricidae) // *Журнал общей биологии*. 1965. Т. 26. № 5. С. 555-561.
21. Бызова Ю.Б. *Дыхание почвенных беспозвоночных*. М., КМК. 2007. 336 с.
22. Быков Б.А. *Экологический словарь*. Алма-Ата. Наука. 1988. 248 с.
23. Вернадский В.И. *Философские мысли натуралиста*. М. Наука. 1988. 520 с.
24. Волковинцер В.В. *Экологическая структура мезогеобия // Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы*. Т. 1. Новосибирск. Наука. 1974. С. 267-279.
25. Волковинцер В.В. *Динамика состава животного населения почв // Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы*. Т. 2. Новосибирск. Наука. 1976. С. 416-428.
26. Всеволодова-Перель Т.С. *Дождевые черви фауны России. Кадастр и определитель*. М. Наука. 1997. 102 с.
27. Гатилова Ф.Г. *К фауне панцирных клещей (Oribatei) лесостепи Приволжской возвышенности // Почвенная фауна Среднего Поволжья*. М. Наука. 1964. С. 120-132.
28. Гельцер Ю.Г., Корганова Г.А., Алексеев Д.А. *Определитель почвообитающих раковинных амёб*. Изд-во МГУ. 1995. 87 с.
29. Герцык В.В. *Изменение лесостепного природного комплекса от леса к степи через опушку // Труды Центрально-Черноземного заповедника*. № 8. Изд-во Воронежского университета. Воронеж. 1965. С. 291-321.
30. Гиляров М.С. Соотношение размеров и численности почвенных беспозвоночных // *Доклады АН СССР*. 1944. Т. 43. № 6. С. 283-285.
31. Гиляров М.С. *Особенности почвы, как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых*. М.-Л. Изд-во АН СССР. 1949. 181 с.

32. Гиляров М.С. Некоторые общие задачи эволюционной морфологии беспозвоночных // *Успехи современной биологии*. 1960а. Т. 49. № 2. С. 215-224.
33. Гиляров М.С. Почвенные беспозвоночные как показатели особенностей почвенного и растительного покрова лесостепи // *Труды Центрально-Черноземного заповедника*. № 6. 1960б. С. 283-318.
34. Гиляров М.С. Основные морфологические типы личинок жуков // *Определитель обитающих в почве личинок насекомых*. М. Наука. 1964. С. 61-63.
35. Гиляров М.С. *Закономерности приспособления членистоногих к жизни на суше*. М. Наука. 1970. 275 с.
36. Гиляров М.С. *Экологические принципы эволюции наземных животных*. *Избранные труды*. М. КМК. 2012. 594 с.
37. Гиляров М.С., Чернов Ю.И. Почвенные беспозвоночные в составе сообществ умеренного пояса // *Ред. Родин Л.Е., Смирнов Н.Н. Ресурсы биосферы (Итоги советских исследований по Международной биологической программе)*. Вып. 1. Л. Наука. 1975. С. 218-240.
38. Глазовская М.А., Геннадиев А.Н. *География почв с основами почвоведения*. М. Изд-во МГУ. 1995. 246 с.
39. Горышина Т.К., Ниценко А.А., Гребенщиков О.С. *Терминологический словарь по экологии, геоботанике и почвоведению*. Л. Изд-во ЛГУ. 1988. 248 с.
40. Гречаниченко Т.Э., Гусева И.А. Население жужелиц (Coleoptera, Carabidae) гетерогенных лесных биотопов Центральной лесостепи // *Зоологический журнал*. 2000. Т. 79. № 5. С. 548-555.
41. Гречаниченко Т.Э., Гусева Н.А. Структура и динамика населения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) луговой степи // *Зоологический журнал*. 1999. Т. 78. № 4. С. 442-450.
42. Давыдова М.С., Никольский В.В. *Гамазовые клещи Западной Сибири*. Новосибирск, Наука. 1986. 126 с.
43. Дзюба Г.М. Типы почвенных климатов и микроклиматов Барабинской низменности // *Климат почв*. Л. 1971. С. 95-108.
44. Дмитриенко В.К. Динамика сообществ беспозвоночных в грунтах промышленных отвалов западной зоны КАТЭКа, используемых для лесовыращивания // *Современное состояние биоценозов западной зоны КАТЭКа*. Л. Гидрометеоиздат. 1990. С. 186-197.
45. Дмитриенко В.К., Шаймуратова Н.С. Структура комплексов педобионтов рекультивируемых земель западной зоны КАТЭКа // *География и природные ресурсы*. 1986. № 4. С. 81-85.
46. Догель В.А. Количественный анализ фауны лугов в Петергофе // *Русский зоологический журнал*. 1924. Т. 4. № 1-2. С. 117-154.
47. Докучаев В.В. *Учение о зонах природы*. М. Географгиз. 1948. 64 с.
48. Долин В.Г. *Определитель личинок щелкунов фауны СССР*. Киев. Урожай. 1978. 124 с.
49. Дудко Р.Ю., Любчанский И.И. Фауна и зоогеографическая характеристика жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Новосибирской области // *Евразийский энтомологический журнал*. 2002. Т. 1. № 1. С. 30-45.
50. Залеская Н.Т. *Определитель многоножек-костянок СССР (Chilopoda, Lithobiomorpha)*. М. Наука. 1978. 212 с.
51. Захаров А.А., Чернова Н.М. Меркурий Сергеевич Гиляров. *Краткий очерк научно-организационной, педагогической и общественной деятельности* // *Библиография ученых СССР*. М. Наука. 1990. С. 11-28.
52. Злотин Р.И. Зональные особенности биомассы почвенных беспозвоночных животных в открытых ландшафтах Русской равнины // *Проблемы почвенной зоологии*. М. 1969. С. 75-77.
53. Злотин Р.И., Ходашова К.С. Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. М. Наука. 1974. 220 с.
54. Зонн С.В. Почвы // *Средняя полоса Европейской части СССР*. М. Наука. 1967. С.181-190.
55. Исаков Ю.А., Панфилов Д.В. Зональные особенности ресурсов животного мира СССР // *ВИНИТИ. Итоги науки. География*. № 7. Ресурсы животного мира СССР (география запасов; использование, воспроизводство). М. 1969. С. 7-45.
56. *Кадастр сообществ почвообитающих беспозвоночных (мезофауна) естественных экосистем Республики Татарстан*. Казань. Казанский ун-т. 2014. 308 с.
57. Келейникова С.И. О личиночных типах чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Палеарктики // *Энтомологическое обозрение*. 1963. Т. 42. № 3. С. 539-549.
58. Кириков С.В. *Изменения животного мира в природных зонах СССР (XIII—XIX вв.): Степная зона и лесостепь*. М. Изд-во АН СССР. 1959. 175 с.
59. Козловская Л.С., Белоус А.П. Изменения органической части растительных остатков под влиянием олигохет // *Взаимоотношения леса и болота*. М. 1967. С.43-55.
60. Козловская Л.С., Жданникова Е.Н. *Взаимодействие дождевых червей и почвенной микрофлоры // Заболоченные леса и болота Сибири*. М., Изд. АН СССР. 1963. С. 183-217.
61. Козловская Л.С., Загуральская Л.М. *Энхитреиды и почвенная микрофлора // Микроорганизмы в борьбе с вредителями лесного хозяйства*. М. Наука. 1966. С. 29-41.
62. Криволицкий Д.А. Панцирные клещи (Oribatei) в почвах Стрелецкого участка Центрально-Черноземного заповедника им. проф. В. В. Алехина (Курская область) // *Pedobiologia*. 1962. Bd. 4. Hf. 1. P. 53-65.
63. Криволицкий Д.А. Морфо-экологические типы панцирных клещей (Acariformis, Oribatei) // *Зоологический журнал*. 1965. Т. 44. № 8. С. 1168-1181.
64. Криволицкий Д.А. Понятие "жизненная форма" в экологии животных // *Журнал общей биологии*. 1967. Т. 28. № 2. С.153-161.

65. Криволицкий Д.А. Некоторые закономерности зонального распределения панцирных клещей // *Oikos*. 1968. Т. 19. С. 339-344. DOI: [10.2307/3565019](https://doi.org/10.2307/3565019)
66. Криволицкий Д.А. Роль панцирных клещей в биогеоценозах // *Зоологический журнал*. 1976. Т. 55. № 2. С. 226-236.
67. Криволицкий Д.А. Панцирные клещи как индикаторы почвенных условий // *Итоги науки и техники. Сер. Зоология беспозвоночных*. 1978. Т. 5. С. 70-134.
68. Криволицкий Д.А., Покаржевский А.Д., Сизова М.Г. *Почвенная фауна в кадастре животного мира*. Ростов-на-Дону. Изд-во Ростовского университета. 1985. 96 с.
69. Кривошеина Н.П. О некоторых морфо-экологических типах личинок двукрылых (Diptera) // *Журнал общей биологии*. 1959. Т. 20. № 5. С. 405-408.
70. Кривошеина Н.П. *Основные морфологические типы почвенных личинок двукрылых* // Определитель обитающих в почве личинок насекомых. М. Наука. 1964. С. 615-617.
71. Кузнецова Н.А. *Организация сообществ почвообитающих коллембол*. М. Прометей. 2005. 243 с.
72. Курчева Г.Ф. Степень участия беспозвоночных животных в процессе разложения дубового опада в лесу и зависимость их деятельности от погодных условий // *Труды Центрально-Черноземного заповедника*. № 8. Изд-во Воронежского университета. Воронеж. 1965. С. 167-192.
73. Курчева Г.Ф. Роль почвенных животных в разложении и гумификации растительных остатков. М. Наука. 1971. 156 с.
74. Лавренко Е.М. Вопрос о взаимоотношениях степи и леса на новом этапе // *Проблемы физической географии*. М.: Изд-во АН СССР. 1950. Т. 16. С. 124-132.
75. Лепинис А.К., Гельцер Ю.Г., Чибисова О.И., Гептнер В.А. *Определитель Protozoa почв Европейской части СССР*. Вильнюс. Изд-во Митас. 1973. 171 с.
76. Локшина И.Е. *Определитель двупарноногих многоножек (Diplopoda) равнинной части Европейской территории СССР*. М. Наука. 1969. 79 с.
77. Любечанский И.И. Население жуков-жужелиц (Coleoptera, Carabidae) типичных биотопов южной лесостепи Западной Сибири // *Евразийский энтомологический журнал*. 2009. Т. 8. № 3. С. 315-318.
78. Любечанский И.И., Дудко Р.Ю., Тиунов А.В., Мордкович В.Г. Трофическая структура сообщества герпетобионтных насекомых прибрежной экосистемы соленого озера в Южной Сибири по данным изотопного анализа // *Аридные экосистемы*. 2015. Т. 21. № 4 (65). С. 33-42.
79. Мазей Ю.А., Ембулаева Е.А. Изменение сообществ почвообитающих раковинных амёб вдоль лесостепного градиента в Среднем Поволжье // *Аридные экосистемы*. 2009. Т. 15. № 1 (37). С. 13-23.
80. Мартынова Е.Ф. *Отряд Podura (Collembola) — ногохвостки, или подуры* // Определитель насекомых Европейской части СССР. Т.1. Низшие, древнекрылые, с неполным превращением. Ред. Г.Я. Бей-Биенко. Л. Наука. 1964. С. 42-101.
81. *Методы почвенно-зоологических исследований*. / Ред. Гиляров М.С. М. Наука. 1975. 274 с.
82. Мильков Ф.Н. *Лесостепь Русской равнины. Опыт ландшафтной характеристики*. М. Изд-во АН СССР. 1950. 296 с.
83. Мильков Ф.Н. Лесостепной ландшафт и его зональное подразделение // *Известия АН СССР, серия географическая*. 1951. № 5. С. 3-14.
84. Мильков Ф.Н. Взаимоотношения леса и степи и проблема смещения ландшафтных зон на Русской равнине // *Известия Всесоюзного географического общества*. 1952. Т. 84. № 5. С. 431-447.
85. Мильков Ф.Н. Несколько слов в защиту лесостепной географической зоны. // *Изд. Всес. геогр. общ-ва*. 1957. Т. 89. № 6. С. 548-550.
86. Мильков Ф.Н. *Природные зоны СССР*. М. Мысль. 1964. 326 с.
87. Мордкович В.Г. Население герпетобионтных жуков (Coleoptera: Carabidae, Tenebrionidae, Silphidae) в микроландшафтах севера Барабинской лесостепи и его изменения под влиянием хозяйственной деятельности человека // *Зоологический журнал*. 1964. Т. 43. № 5. С. 680-694.
88. Мордкович В.Г. Порядок доминирования экологических групп мезогерпетобия в ходе сезонного развития сообществ Барабинской лесостепи // *Зоологический журнал*. 1973. Т. 52. № 10. С. 1490-1497.
89. Мордкович В.Г. *Состав сообществ мезогерпетобия и их классификация* // Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы. Т. 1. Новосибирск. Наука. 1974. С. 258-266.
90. Мордкович В.Г. *Динамика состава и численности мезогерпетобия как показатель сукцессионного процесса* // Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы. Т. 2. Новосибирск. Наука. 1976. С. 401-415.
91. Мордкович В.Г. *Зоологическая диагностика почв лесостепной и степной зон Сибири*. Новосибирск. Наука. 1977. 110 с.
92. Мордкович В.Г. *Степные экосистемы*. Москва. Наука. 1982. 206 с.
93. Мордкович В.Г. Зоологические сукцессии на молодых техногенных катенах и принцип пространственно-временных аналогов // *Известия РАН. Сер. биол.* 1994. № 3. С. 446-452.
94. Мордкович В.Г. Особенности структурной организации и биогеографический статус энтомокомплекса западно-сибирского лесостепья // *Евразийский энтомологический журнал*. 2006. Т. 5. № 3. С. 181-189.

95. Мордкович В.Г. Феномен лесостепи с энтомологических позиций // *Евразийский энтомологический журнал*. 2007. Т. 6. № 2. С. 123-128.
96. Мордкович В.Г., Баркалов А.В., Василенко С.В. и др. Видовое богатство членистоногих Западно-Сибирской равнины // *Евразийский энтомологический журнал*. 2002. Т. 1. № 1. С. 3-10.
97. Мордкович В.Г., Любечанский И.И. Зонально-катенный порядок экологической ординации населения жужелиц (Coleoptera, Carabidae) Западно-Сибирской равнины // *Успехи современной биологии*. 1998. Т. 118. № 2. С. 205-215.
98. Мордкович В.Г., Любечанский И.И. Экологические группы видов жуков-жуелиц (Coleoptera, Carabidae): сущность, принципы выделения, состав и востребованность // *Евразийский энтомологический журнал*. 2010. Т. 9. № 2. С. 195-202.
99. Мордкович В.Г., Любечанский И.И. Жуки-жуелицы (Coleoptera, Carabidae) и зоодиагностика экологической сукцессии на техногенных катенах бурогольных отвалов КАТЭКа (Красноярский край) // *Известия РАН. Сер. биол.* 2019а. № 5. С. 533-543. DOI: [10.1134/S0002332919050084](https://doi.org/10.1134/S0002332919050084)
100. Мордкович В.Г., Любечанский И.И. Зоологические аспекты экологической сукцессии на выровненном отвале Назаровского углераза КАТЭКа в Красноярском крае // *Сибирский экологический журнал*. 2019б. Т. 26. № 4. С. 428-444. DOI: [10.15372/SEJ20190406](https://doi.org/10.15372/SEJ20190406)
101. Мордкович В.Г., Любечанский И.И., Березина О.Г. и др. *Зооэдафон западно-сибирской северной тайги*. М. КМК. 2014. 168 с.
102. Мордкович В.Г., Худяев С.А., Дудко Р.Ю., Любечанский И.И. Зоодиагностика климатических изменений в степях Центрального Казахстана по сравнению с серединой XX в. на примере жуков-жуелиц и чернотелок // *Сибирский экологический журнал*. 2020. № 5. С. 539-567. DOI : [10.15372/SEJ20200501](https://doi.org/10.15372/SEJ20200501)
103. Мордкович В.Г., Шатохина Н.Г., Титлянова А.А. *Степные катены*. Новосибирск. Наука. 1985. 117 с.
104. Моторина Л.В. *Естественное восстановление биогеоценозов и рекультивация земель, нарушенных при открытой добыче полезных ископаемых* // Общие проблемы биогеоценологии. 1986. Т. 2. С. 44-46.
105. *Определитель коллембол фауны России и сопредельных стран. Сем. Hypogastruridae* / Н.М. Чернова (ред.) М. Наука. 1994. 336 с.
106. *Определитель коллембол фауны СССР* / Бабенко А.Б. (сост). Чернова Н.М., Стриганова Б.Р. (ред.) М. Наука. 1988. 214 с.
107. *Определитель обитающих в почве клещей: Sarcoptiformes* / Гиляров М.С., Криволицкий Д.А. (ред.). М., Наука, 1975. 491 с.
108. *Определитель обитающих в почве клещей: Trombidiformes* / Гиляров М.С. (ред.). М., Наука, 1977. 491 с.
109. *Определитель обитающих в почве клещей: Mesostigmata* / Гиляров М.С. (ред.). М., Наука, 1978. 491 с.
110. *Определитель обитающих в почве личинок насекомых* / Гиляров М.С. (ред.). М. Наука. 1964. 919 с.
111. Перель Т.С. *Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР*. М. Наука. 1979. 272 с.
112. Покаржевский А.Д. *Участие почвенных сапрофагов в миграции зольных элементов в лесостепных биогеоценозах* // Биота основных геосистем Центральной лесостепи. М. ИГАН СССР. 1976. С. 96-108.
113. Покаржевский А.Д. О питании двупарноногих многоножек мертвыми корнями в луговой степи // *Доклады АН СССР*. 1981. Т. 256. № 6. С. 1510-1511.
114. Покаржевский А.Д., Гордиенко С.А. Почвенные животные в биогенной миграции фосфора в лесостепных экосистемах // *Экология*. 1984. № 3. С. 34-37.
115. Покаржевский А.Д., Криволицкий Д.А. Круговорот элементов и структура сообществ животных в лесостепи // *Экология*. 1981. № 4. С. 67-72.
116. Покаржевский А.Д., Татищева И.Г. *Динамика E. nordenskioldi в лугово-степных местообитаниях* // *Материалы III Всесоюз. совещания "Вид и его продуктивность в ареале"*. Вильнюс. 1980. Ч. 1. С. 35-38.
117. Потоцкая В.А. *Определитель личинок коротконадкрылых жуков (Staphylinidae) Европейской части СССР*. М. Наука. 1967. 119 с.
118. *Почвенная фауна Среднего Поволжья*. М. Наука. 1964. 174 с.
119. *Программа и методика биогеоценологических исследований*. М. Наука. 1966. 313 с.
120. Раунер Ю.Л. *Некоторые итоги климатологических исследований в лесостепи Средне-Русской возвышенности* // Биогеографическое и ландшафтное изучение лесостепи. М. Наука. 1972. С. 35-57.
121. Реймерс Н.Ф. *Основные биологические понятия и термины*. М. Просвещение. 1988. 319 с.
122. Реймерс Н.Ф., Яблоков А.В. *Словарь терминов и понятий, связанных с охраной живой природы*. М. Наука. 1982. 144 с.
123. Роде А.А. *Водный режим почв и его типы* // Почвоведение. 1956. № 4. С. 1-23.
124. Семенова Л.М. Особенности строения кутикулы почвенных насекомых в сравнении с водными и наземными как приспособление к условиям существования // *Журнал общей биологии*. 1960. Т. 21. С. 34-40.
125. Семенова Л.М. Зависимость строения кутикулы губоногих (Chilopoda) от условий существования // *Зоологический журнал*. 1961. Т. 40. № 5. С. 686-693.
126. Стамп Л.Д. *Словарь биогеографических терминов*. М. Прогресс. 1975. Т. 1. 407 с., Т. 2. 394 с.
127. Стебаев И.В., Волковинцев В.В. Животное население почв северной части Барабинской лесостепи и водный режим почв // *Зоологический журнал*. 1964. Т. 43. № 10. С. 1425-1439.

128. Стебаев И.В., Гукасян А.Б., Наплекова Н.Н. Саранчовые (Acrididae) и чернотелки (Tenebrionidae) как стимуляторы микробиологических процессов в почвах сухих степей Тувинской автономной республики // *Почвоведение*. 1964. № 9. С. 89-98.
129. Стебаев И.В., Колпаков В.Э. Роль экоморф в почвенно-зоологическом учении и первая попытка их классификации // *Зоологический журнал*. 2003. Т. 82. № 2. С. 224-228.
130. Стебаева С.К. Жизненные формы ногохвосток (Collembola) // *Зоологический журнал*. 1970. Т. 49. № 10. С. 1437-1454.
131. Стебаева С.К., Андриевский В.С. Ногохвостки (Collembola) и панцирные клещи (Oribatei) на бурогольных отвалах Сибири // *Зоологический журнал*. 1997. Т. 76. № 9. С. 1004-1015.
132. Стойко Т.Г., Булавкина О.В., Мазей Ю.А. Структура сообщества наземных раковинных моллюсков в лесостепной катене // *Зоологический журнал*. 2009. Т. 88. № 10. С. 1155-1162.
133. Стриганова Б.Р. *Закономерности строения органов питания личинок жесткокрылых*. М. Наука. 1966. 128 с.
134. Стриганова Б.Р. *Питание почвенных сапрофагов*. М. Наука. 1980. 242 с.
135. Стриганова Б.Р. Определение пищевого рациона у дождевых червей *Nicodriellus caliginosis* и *Eisenia nordenskioldi* (Lumbricidae, Oligochaeta) // *Доклады АН СССР*. 1982. Т. 226. С. 500-503.
136. Стриганова Б.Р., Кудряшева И.В., Туинов А.В. Пищевая активность дождевых червей *Eisenia nordenskioldi* (Eisen) (Oligochaeta, Lumbricidae) в лесостепных дубравах и их участие в деструкционных процессах // *Почвоведение*. 1987. № 1. С. 72-77.
137. *Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы Т. 1. Биогеоценозы и их компоненты* / Ковалев Р.В. (ред.) Новосибирск. Наука. 1974. 315 с.
138. *Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы. Т. 2. Биогеоценозические процессы* / Ковалев Р.В. (ред.) Новосибирск. Наука. 1976. 496 с.
139. *Сукцессии и биологический круговорот* / Курачев В.М. (ред.) Новосибирск. Наука. 1993. 157 с.
140. Тихомирова А.Л. *Морфо-экологические особенности и филогенез стафилинид (с каталогом фауны СССР)*. М. Наука. 1973. 191 с.
141. Тихоненков Д.В., Белякова О.И., Мазей Ю.А. Локальные и региональные факторы и пространственное распределение гетеротрофных жгутиконосцев наземных биотопов // *Зоологический журнал*. 2013. Т. 92. № 4. С. 379-388. DOI: [10.7868/S0004451341304017X](https://doi.org/10.7868/S0004451341304017X)
142. Утехин В.Д. *Растительный покров территории Курского стационара и его продуктивность* // Биогеографическое и ландшафтное изучение лесостепи. М. Наука. 1972. С. 143-179.
143. Утехин В.Д. *Первичная биологическая продуктивность лесостепных экосистем*. М. Наука. 1977. 144 с.
144. Утробина Н.М. *Обзор жуужелиц Среднего Поволжья* // Почвенная фауна Среднего Поволжья. М. Наука. 1964. С. 93-120.
145. Чернов Ю.И. *Некоторые особенности структуры животного населения европейской лесостепи на примере беспозвоночных* // Структура и функционально-биогеоценозическая роль животного населения суши. М. Изд-во МОИП. 1967. С. 7-10.
146. Чернов Ю.И., Ходашова К.С., Злотин Р.И. Наземная биомасса и некоторые закономерности ее зонального распределения // *Журнал общей биологии*. 1967. Т.28. №2. С.188-197.
147. Чернышов В.А., Мазей Ю.А. Сообщества почвообитающих раковинных амёб в биогеоценозах подгаежной зоны Западной Сибири и их изменения вдоль ландшафтных катен // *Известия Пензенского государственного педагогического университета им. В.Г. Белинского*. 2010. № 21. С. 66-73.
148. Чеснова Л.В., Стриганова Б.Р. *Почвенная зоология — наука XX века*. М. Янус-К. 1999. 156 с.
149. Шарова И.Х. Морфо-экологические типы личинок жуужелиц (Carabidae) // *Зоологический журнал*. 1960. Т. 39. № 5. С. 691-708.
150. Шарова И.Х. *Жизненные формы жуужелиц (Coleoptera, Carabidae)*. М. Наука. 1981. 360 с.
151. Шарова И.Х., Лапшин Л.В. Биотопическое распределение и численность жуужелиц в Восточной Оренбургской лесостепи // *Ученые записки МГПИ*. 1971. Т. 46. С. 87-97.
152. *Arnoldi K.V., Ghilarov M.S. Die Wirbellosen in Boden und in der Streu als Indikatoren der Besonderheiten der Bodennund Phlanzenzendecke der Waldsteppenzone* // *Pedobiologia*. 1963. Bd.2. S.183-222.
153. *Azarkina G.N., Lyubechanskii I.I., Trilikauskas L.A., Dudko R.Yu., Bepalov A.N., Mordkovich V.G. A checklist and zoogeographic analysis of the spider fauna (Arachnida: Aranei) of Novosibirsk Region (West Siberia, Russia)* // *Arthropoda Selecta*. 2018. Vol. 27. № 1. P. 73-93. DOI: [10.15298/arthsel.27.1.11](https://doi.org/10.15298/arthsel.27.1.11)
154. *Azarkina G.N., Trilikauskas L.A. Spider Fauna (Aranei) Of The Russian Altai, Part I: Families Agelenidae, Araneidae, Clubionidae, Corinnidae, Dictynidae And Eresidae* // *Euroasian Entomological Journal*. 2012. Vol. 11. № 3. P. 199-208.
155. *Azarkina G.N., Trilikauskas L.A. Spider Fauna (Aranei) Of The Russian Altai, Part Ii: Families Gnaphosidae, Hahniidae, Linyphiidae, Liocranidae And Lycosidae* // *Euroasian Entomological Journal*. 2013a. Vol. 12. № 1. P. 51-67.
156. *Azarkina G.N., Trilikauskas L.A. New Data On Spider Fauna (Aranei) of The Russian Altai, Part III: Families Mimetidae, Miturgidae, Oxyopidae, Philodromidae, Pholcidae, Pisauridae, Salticidae, Sparassidae, Tetragnathidae,*

- Theridiidae, Thomisidae, Titanoecidae, Uloboridae And Zoridae // *Euroasian Entomological Journal*. 2013b. Vol. 12. № 3. P. 243-254.
157. Chernova N.M., Byzova Ju.B., Chernova A.I. Relationship of number, biomass and gaseous exchange rate indices in microarthropods in substrates with various organic matter contents // *Pedobiologia*. 1971. Bd. 11. P. 306-314.
158. Edwards C.A.T. *Relationship between weights, volumes and numbers of soil animals* // *Progress in Soil Biology*. Graff O. and Satchel J.E. (Eds.), Amsterdam: North-Holland Publishing Company. 1967. P. 585-596.
159. Forsslund K.H. Studien über die Tierwelt des nordschwedischen Waldbodens. // *Medd. St. Skogsforsoksanst. 1943 (1944)*. 34: 1-264.
160. France R. *Das Edaphon*. Stuttgart. 1921. 99 p.
161. Frenzel G. *Untersuchungen über die Tierwelt des Wiesenbodens*. G. Fischer. Jena. 1936. 130 p.
162. Gurina A.A., Dudko R.Y., Tshernyshev S.E., Legalov A.A., Zinovyev E.V. Late pleistocene insects from the Dubrovino site at Ob river (West Siberia, Russia) and their paleoenvironmental significance // *Palaeontologia Electronica*. 2019. V. 22. № 1. DOI: [10.26879/914](https://doi.org/10.26879/914)
163. Iakovlev I.K., Novgorodova T.A., Reznikova Z.I., Tiunov A.V. Trophic position and seasonal changes in the diet of the red wood ant *Formica aquilonia* as indicated by stable isotope analysis // *Ecological Entomology*. 2017. V. 42. № 3. P. 263-272. DOI: [10.1111/een.12384](https://doi.org/10.1111/een.12384)
164. Nielsen C.J. Respiratory metabolism of some populations enchytraeid worms and free living nematodes // *Oikos*. 1961. Vol. 12. No. 1. P. 17-35. DOI: [10.2307/3565169](https://doi.org/10.2307/3565169)
165. Novenko E.Y., Mazei N.G., Kupriyanov D.A., Tsyganov A.N., Payne R.J., Chernyshov V.A. et al. Vegetation dynamics and fire history at the southern boundary of the forest vegetation zone in European Russia during the middle and late Holocene // *The Holocene*. 2018. V. 28. № 2. P. 308-322. DOI: [10.1177/0959683617721331](https://doi.org/10.1177/0959683617721331)
166. Samoylova E.S., Tiunov A.V. Flexible trophic position of polyphagous wireworms (Coleoptera, Elateridae): a stable isotope study in the steppe belt of Russia // *Applied Soil Ecology*. 2017.V. 121. P. 74-81. DOI: [10.1016/j.apsoil.2017.09.026](https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.09.026)
167. Zinovyev E.V., Dudko R.Y., Gurina A.A., Tsepelev K.A., Tshernyshev S.E., Kostyunin A.E. et al. First records of sub-fossil insects from quaternary deposits in the southeastern part of West Siberia, Russia // *Quaternary International*. 2016. V. 420. P. 221-232. DOI: [10.1016/j.quaint.2015.09.023](https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.09.023)

Поступила в редакцию 05.03.2021; принята 22.03.2021; опубликована 10.04.2021

Сведения об авторах:

Мордкович Вячеслав Генрихович – д.б.н., проф., г.н.с. лаборатории экологии беспозвоночных животных Института систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия; mordkovichvg@rambler.ru

Любечанский Илья Игоревич – к.б.н., с.н.с. лаборатории экологии беспозвоночных животных Института систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия; lubech@gmail.com

Авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.



Статья доступна по лицензии [Creative Commons Attribution 4.0 License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)

SOIL INVERTEBRATES OF THE RUSSIAN FOREST-STEPPE (REVIEW OF THE 20-21 CENTURY PUBLICATIONS AND REVISION OF THE RESULTS)

© 2021 V. G. Mordkovich, I.I. Lyubechanskii 

Address: Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia. E-mail: lubech@gmail.com

The review describes the main stages of the formation and development of soil zoology as a science at the intersection of zoology, ecology and soil science, approximately over a century, i.e. from the beginning of the 1920s until now. The analysis of soil-zoological work carried out in the forest-steppe zone, the subject of which was the fauna and population of soil protozoa, worms, molluscs, microarthropods and larger arthropods, collectively referred to as mesofauna. The forest-steppe was chosen as the topic of the review because it is well-studied and because most of the work on this biome was published in Russian, and little is known abroad (which is not surprising, since more than 80% of the forest-steppe territory is located in Russia). The authors reviewed about 170 the most significant works inventoring soil fauna, analyzing its ecological structure and the functional role of its various components, as well as the studies of the anthropogenic impact on soil animal populations. The works are presented on a territorial basis: the west of

the European part of the USSR (Russia), the Volga region and West Siberia. The high species richness and originality of the soil fauna in the forest-steppe, its high resistance to natural and anthropogenic influences were shown. At the end, the review indicates some promising directions for soil fauna research in the Russian forest-steppe.

Key words: soil zoology; ecology; history of science; fauna; community structure; functional role

How to cite: Mordkovich V.G., Lyubchanskii I.I. Soil invertebrates of the Russian forest-steppes (review of XX-XXI century publications and the revision of the results) // *The Journal of Soils and Environment*. 2020. 3(4). e131. doi: [10.31251/pos.v3i4.131](https://doi.org/10.31251/pos.v3i4.131) (in Russian with English abstract).

REFERENCES

1. Azheganova N.S. *Brief manual for the identification of spiders (Aranei) of the forest- and forest-steppe zones of the USSR*. Leningrad: Nauka Publ., 1968, 149 p. (in Russian)
2. Aleinikova M.M. *Soil fauna of the different landscapes of the Middle Volga region* In book: Soil fauna of the Middle Volga region. Moscow: Nauka Publ., 1964, p. 5-51. (in Russian)
3. Aleinikova M.M., Utrobina N.M. *Fauna of Tenebrionidae and their distribution in the Middle Volga region* In book: Soil fauna of the Middle Volga region. Moscow: Nauka Publ., 1964, p. 52-67. (in Russian)
4. Alekhin V.V. *Flora of the Central Chernozem state nature reserve* In book: Works of the Central Chernozem state nature reserve, No 1, 1940, p. 8-144. (in Russian)
5. Arnoldi K.V. On the theory of the areal in connection with the ecology and origin of populations, *Zoologicheskii Zhurnal* 1957, Vol. 36, No11, p. 1609-1629. (in Russian)
6. Arnoldi K.V. *Forest-steppe of the Russian Plain and an attempt at its zoogeographic and cenological characteristics based on the study of insects* In book: Transactions of the Central Chernozem state nature reserve. No 8. Voronezh, 1965, p.138-166. (in Russian)
7. Arnoldi K.V., Sharova I.Kh., Klyukanova G.N., Butrina N.N. *Ground beetles (Carabidae, Coleoptera) of the Streletskaia steppe near Kursk and their seasonal dynamics of activity* In bok: Fauna and ecology of animals. Moscow: MGPI Publ., 1972, p. 215-230. (in Russian)
8. Afanasyeva E.A. *Chernozem of the Central Russian Plain*. Moscow: Nauka Publ. 1966. 224 p. (in Russian)
9. Babenko A.B. Dynamics of soil microarthropods during overgrowing of technogenic dumps, *Zoologicheskii Zhurnal*, 1982, Vol. 61. No 12, p. 1815-1825. (in Russian)
10. Babenko A.B., Potapov M.B., Stebaeva R.K., Chernova N.M. *Keys to collembolans of the fauna of Russia and neighboring countries. Family Hypogastruridae*. Moscow: Nauka Publ., 1994, p. 1-336. (in Russian)
11. Berg L.P. *Geographic zones of the Soviet Union*. Moscow: Geographgiz, 1947, 401 p. (in Russian)
12. Berg L.P. *The nature of the USSR*. Moscow: Geographgiz, 1955, 494 p. (in Russian)
13. Berezina O.G. The springtails (Hexapoda, Collembola) on the salty lake catenas of the southern forest-steppe of West Siberia на катенах соленых озер южной лесостепи Западной Сибири // *Euroasian Entomological Journal*. 2006. V. 5. No 3. P. 199-202. (in Russian)
14. Berezina O.G. The spatial structure of springtails community (Hexapoda, Collembola) of the southern forest-steppe of Western Siberia, *Euroasian Entomological Journal*, 2008, Vol. 7, No 3, p. 196-202. (in Russian)
15. Bespalov A.N., Dudko R.Yu., Lyubchanskii I.I. Additions to the ground beetle fauna (Coleoptera, Carabidae) of the Novosibirsk Oblast: do the southern species spread to the north? // *Euroasian Entomological Journal*, 2010, Vol. 9, No 4, p. 625-628. (in Russian)
16. *Biogeographic and landscape study of the forest-steppe*. Ed. D.L. Armand. Moscow: Nauka Publ., 1972, 197 p. (in Russian)
17. Bobrinsky N.A. *Fauna and nature of the USSR*. Moscow: MOIP Publ., 1948, 251 p. (in Russian)
18. Bogorodskaya A.V., Krasnoshchekova E.N., Trefilova O.V., Shishikin A.P. Seasonal dynamics of the development of microbocenoses and invertebrate complexes on overburden dumps of the Borodinsky lignite open-pit mine (KATEK) // *Geography and natural resources*. 2010. No. 4. P. 36-45. (in Russian)
19. Bulanova-Zakhvatkina E.M. *Oribatid mites*. Moscow: Vysshaya Shkola Publ., 1967, 254 p. (in Russian)
20. Byzova Yu.B. Dependence of oxygen consumption on lifestyle and body size by the example of an earthworm (Oligochaeta, Lumbricidae) // *Journal of General Biology*, 1965, Vol. 26, No. 5, p. 555-561.
21. Byzova Y.B. *Respiration of soil invertebrates*. Moscow: KMK Publ., 2007, 336 p. (in Russian)
22. Bykov B.A. *Ecological Dictionary*. Alma-Ata. Nauka Publ., 1988, 248 p. (in Russian)
23. Vernadsky V.I. *Philosophical thoughts of a naturalist*. Moscow: Nauka Publ., 1988, 520 p. (in Russian)
24. Volkovintser V.V. *Ecological structure of mesogeobia* In book: Structure, functioning and evolution of the system of biogeocenoses in Baraba. Vol. 1. Novosibirsk, Nauka Publ., 1974, p. 267-279. (in Russian)
25. Volkovintser V.V. *Dynamics of the composition of the animal population of soils* In book: Structure, functioning and evolution of the system of biogeocenoses in Baraba. Vol. 2. Novosibirsk: Nauka Publ., 1976, p. 416-428. (in Russian)
26. Vsevolodova-Perel V.P. *Earthworms of the fauna of Russia. Cadastre and identification keys*. Moscow: Nauka Publ., 1997, 102 p. (in Russian)

27. Gatilova F.G. *To the fauna of oribatid mites (Oribatei) of the forest-steppe of the Volga Upland* In book: Soil fauna of the Middle Volga region. Moscow: Nauka Publ., 1964, p. 120-132. (in Russian)
28. Geltser Yu.G., Korganova G.A., Alekseev D.A. *Identification keys to soil-living shell amoebas*. Moscow: Moscow State University Publ., 1995, 87 p. (in Russian)
29. Gertsyk V. V. *Change of the forest-steppe natural complex from forest to steppe across the edge* // Transactions of the Central Chernozem Reserve. No 8. Voronezh: Publishing House of Voronezh University, 1965, p. 291-321. (in Russian)
30. Gilyarov M.S. The ratio of the size and number of soil invertebrates, *Reports of the Academy of Sciences of the USSR, 1944, Vol. 43, No. 6, p. 283-285*. (in Russian)
31. Gilyarov M.S. *Features of soil as a habitat and its importance in the evolution of insects* Moscow-Leningrad: Publishing House of the Academy of Sciences of the USSR, 1949, 181 p. (in Russian)
32. Gilyarov M.S. Some general problems of the evolutionary morphology of invertebrates, *Advances in modern biology, 1960a, Vol. 49, No. 2, p. 215-224*. (in Russian)
33. Gilyarov M.S. *Soil invertebrates as indicators of the characteristics of the soil and vegetation cover of the forest-steppe* In book: Transactions of the Central Chernozem Reserve, No. 6, 1960b, p. 283-318. (in Russian)
34. Gilyarov M.S. *The main morphological types of beetle larvae* In book: Keys to insect larvae inhabiting the soil. Moscow: Nauka Publ., 1964, p. 61-63. (in Russian)
35. Gilyarov M.S. *Principles of arthropods adaptation to life in the terrestrial environment*. Moscow: Nauka Publ., 1970, 275 p. (in Russian)
36. Gilyarov M.S. *Ecological principles of the evolution of terrestrial animals. Selected works*. Moscow: KMK Publ., 2012, 594 p. (in Russian)
37. Gilyarov M.S., Chernov Yu.I. *Soil invertebrates in the communities of the temperate zone* In book: Biosphere resources (Results of Soviet research under the International Biological Program). Ed. Rodin L.E., Smirnov N.N. Issue 1. Leningrad: Nauka, 1975, p. 218-240. (in Russian)
38. Glazovskaya M.A., Gennadiev A.N. *Geography of soils with the basics of soil science*. Moscow: Moscow State University Publ., 1995, 246 p. (in Russian)
39. Goryshina V.K., Nitsenko A.A., Grebenshchikov O.P. *Terminological Dictionary of Ecology, Geobotany and Soil Science. Leningrad*: Leningrad State University, 1988, 248 p. (in Russian)
40. Grechanichenko T.E., Guseva N.A. Specific features of carabid populations (Coleoptera, Carabidae) in forest biotopes of Central forest-steppe // *Zoologicheskii Zhurnal, 2000, Vol. 79, No 5, p. 548-555*. (in Russian)
41. Grechanichenko T.E., Guseva N.A. Structure and dynamics of carabid community (Coleoptera, Carabidae) in meadow steppe, *Zoologicheskii Zhurnal, 1999, Vol. 78, No 4, p. 442-450*. (in Russian)
42. Davydova M.S., Nikolsky V.V. *Gamasid mites of Western Siberia*. Novosibirsk: Nauka Publ: 1986, 126 p. (in Russian)
43. Dzyuba G.M. *Types of soil climates and microclimates of the Baraba lowland* In book: Soil climate. Leningrad, 1971, p. 95-108. (in Russian)
44. Dmitrienko V.K. *Dynamics of invertebrate communities in the soils of industrial dumps in the western zone of KATEK, used for forest growing* In book: Current state of biocenoses in the western zone of KATEK. Leningrad: Gidrometeoizdat Publ., 1990 p. 186-197. (in Russian)
45. Dmitrienko V.K., Shaimuratova N.P. The structure of pedobiont complexes of the reclaimed lands of the western zone of KATEK // *Geography and natural resources, 1986, No. 4, p. 81-85*. 49. (in Russian)
46. Dogel V.A. Quantitative studies of terrestrial fauna/ An essay of quantitative analysis of the fauna of meadows, *Revue Zoologique Russe, 1924, Vol. 4, No 1-2, p. 117-154*. (in Russian)
47. Dokuchaev V. V. *The doctrine of zones of nature*. Moscow: Geografiz Publ., 1948, 64 p. (in Russian)
48. Dolin V.G. *Keys to the larvae of click-beetles (Elateridae) of the fauna of the USSR*. Kiev: Urozhai Publ., 1978, 124 p.
49. Dudko R. Ju., Lyubchanskii I.I. Faunal and zoogeographic analysis of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) of Novosibirsk Oblast', *Euroasian Entomological Journal, 2002, Vol. 1, No 1, p. 30-45*. (in Russian)
50. Zaleskaya N.V. *Key to the centipedes of the USSR (Chilopoda, Lithobiomorpha)*. Moscow: Nauka Publ., 1978, 212 p. (in Russian)
51. Zakharov A.A., Chernova N.M. *Mercury Sergeevich Gilyarov. A brief outline of scientific-organizational, pedagogical and social activities* In book: Bibliography of scientists of the USSR. Moscow: Nauka Publ., 1990, p. 11-28. (in Russian)
52. Zlotin R.I., Khodashova K.P. *The role of animals in the biological cycle of forest-steppe ecosystems*. Moscow: Nauka Publ., 1974, 220 p. (in Russian)
53. Zlotin R.I. *Zonal features of the biomass of soil invertebrates in the open landscapes of the Russian Plain* In book: Problems of soil zoology, Moscow: Nauka Publ., 1969, p. 75-77. (in Russian)
54. Zonn P.V. *Soils* In book: Middle zone of the European part of the USSR. Moscow: Nauka Publ., 1967, p. 181-190. (in Russian)
55. Isakov Yu.A., Panfilov D.V. *Zonal features of the resources of the animal world of the USSR* In book: VINITI. Results of science. Geography. No 7. Resources of the animal world of the USSR (geography of reserves; use, reproduction). Moscow, 1969, p. 7-45. (in Russian)

56. *Inventory of communities of soil-inhabiting invertebrates (mesofauna) of natural ecosystems of the Republic of Tatarstan*. Kazan University, 2014, 308 p. (in Russian)
57. Keleinikova R.I. About larval types of darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) of the Palearctic, *Entomological Review*, 1963, Vol. 42, No. 3, p. 539-549. (in Russian)
58. Kirikov P.V. *Changes in the fauna in natural zones of the USSR (XIII-XIX centuries): Steppe zone and forest-steppe*. Moscow: Publishing house of the Academy of Sciences of the USSR, 1959, 175 p. (in Russian)
59. Kozlovskaya L.P., Belous A.P. *Changes in the organic part of plant residues under the influence of oligochaetes* In book: Relationships between forest and bog. Moscow, 1967, p.43-55. (in Russian)
60. Kozlovskaya L.P., Zhdannikova E.N. *Interaction of earthworms and soil microflora* In book: Moist forests and bogs of Siberia. Moscow: Academy of Sciences of the USSR, 1963, p. 183-217. (in Russian)
61. Kozlovskaya L.P., Zagurskaya L.M. *Enchitreids and soil microflora* In book: Microorganisms in the fight against forest pests. Moscow: Nauka Publ., 1966, p. 29-41. (in Russian)
62. Krivolutsky D.A. Soil mites (Oribatei) in the soils of the Streletsky area of the Central Chernozem Reserve (Kursk region) // *Pedobiologia*, 1962, Bd. 4, Hf. 1, p. 53-65. (in Russian)
63. Krivolutsky D.A. Morpho-ecological types of mites (Acariformis, Oribatei), *Zoologicheskii Zhurnal*, 1965, Vol. 44, No. 8, p. 1168-1181. DOI: [10.2307/3565019](https://doi.org/10.2307/3565019) (in Russian)
64. Krivolutsky D.A. The concept of "life form" in animal ecology, *Journal of General Biology*, 1967, Vol. 28, No.2. P.153-161. (in Russian)
65. Krivolutskiy D.A. Some patterns of zonal distribution of oribatid mites, *Oikos*, 1968, Vol. 19, p. 339-344. DOI: [10.2307/3565019](https://doi.org/10.2307/3565019) (in Russian)
66. Krivolutskiy D.A. The role of oribatid mites in biogeocenoses // *Zoologicheskii Zhurnal* 1976. V. 55. No. 2. P. 226-236. (in Russian)
67. Krivolutsky D.A. Oribatid mites as indicators of soil conditions, *Results of Science and Technology. Ser. Zoology of invertebrates*, 1978, Vol. 5, p. 70-134. (in Russian)
68. Krivolutsky D.A., Pokarzhevsky A.D., Sizova M.G. *Soil fauna in the cadastre of the animal world*. Rostov University Publ., 1985, 96 p. (in Russian)
69. Krivosheina N.P. On some morpho-ecological types of Diptera larvae, *Journal of General Biology*, 1959, Vol. 20, No. 5, p. 405-408. (in Russian)
70. Krivosheina N.P. *The main morphological types of soil dipteran larvae* In book: Keys to insect larvae inhabiting soil, Moscow: Nauka Publ., 1964, p. 615-617.
71. Kuznetsova N.A. *Organization of communities of soil-living collembolans*. Moscow: Prometheus Publ., 2005, 243 p. (in Russian)
72. Kurcheva G.F. *The degree of participation of invertebrates in the process of decomposition of oak litter in the forest and the dependence of their activity on weather conditions* In book: Transactions of the Central Chernozem Reserve. No 8. Voronezh: Voronezh University, 1965, p. 167-192. (in Russian)
73. Kurcheva G.F. *The role of soil animals in the decomposition and humification of plant residues*. Moscow: Nauka Publ., 1971, 156 p. (in Russian)
74. Lavrenko E.M. *The question of the relationship between the steppe and the forest at a new stage* In book: Problems of physical geography. Moscow: Publishing house of the Academy of Sciences of the USSR, 1950, Vol. 16, p. 124-132. (in Russian)
75. Lepinis A.K., Geltser Yu.G., Chibisova O.I., Geptner V.A. *Keys to Protozoa of soils in the European part of the USSR*. Vilnius: Mitar Publ., 1973, 171 p. (in Russian)
76. Lokshina I.E. *Keys to centipedes (Diplopoda) of the plain part of the European territory of the USSR*. Moscow: Nauka Publ., 1969, 79 p. (in Russian)
77. Lyubechanskii I.I. Carabid beetles community of the typical habitats in southern forest-steppe (West Siberia), *Euroasian Entomological Journal*, 2009, Vol. 8, No 3, p. 315-318. (in Russian)
78. Lyubechanskii I.I., Dudko R.Ju., Tiunov A.V., Mordkovich V.G. Trophic structure of ground-dwelling insects in the coastal zone of a salt lake in Southern Siberia based on the data of isotopic analysis, *Arid Ecosystems*, Vol. 5., No. 4, p. 222-229. (in Russian)
79. Mazei Yu.A., Embulaeva E.A. Changes of soil-inhabited testate amoebae communities along forest-steppe gradient in the Middle Volga region, *Arid Ecosystems*, 2009, Vol. 15, No 1 (37), p. 13-23. (in Russian)
80. Martynova E.F. *Order Podura (Collembola) – springtails, or podura* In book: Keys to insects of the European part of the USSR. Vol.1. Ed. G.Ya. Bey-Bienko. Leningrad: Nauka Publ., 1964, p. 42-101. (in Russian)
81. *Methods of soil-zoological research.* / Ed. Gilyarov M.P. Moscow: Nauka Publ., 1975, 274 p. (in Russian)
82. Milkov F.N. *Forest-steppe of the Russian Plain. Experience in landscape characterization*. Moscow, Publishing house of the Academy of Sciences of the USSR, 1950, 296 p. (in Russian)
83. Milkov F.N. Forest-steppe landscape and its zonal subdivision, *Izvestiya AN SSSR, Geographic Series*, 1951, No. 5, p. 3-14. (in Russian)
84. Milkov F.N. The relationship between forest and steppe and the problem of displacement of landscape zones on the Russian Plain, *News of the Soviet Geographical Society*, 1952, Vol. 84, No. 5, p. 431-447. (in Russian)
85. Milkov F.N. *A few words in defense of the forest-steppe geographical zone* In book: Soviet. Geogr. Society. 1957, V. 89, No. 6, p. 548-550. (in Russian)

86. Milkov F.N. *Natural zones of the USSR*. Moscow: Mysl Publ., 1964, 326 p. (in Russian)
87. Mordkovich V.G. The population of herpetobiont beetles (Coleoptera: Carabidae, Tenebrionidae, Silphidae) in the microlandscapes of the north of the Baraba forest-steppe and its changes under the influence of human economic activity, *Zoologicheskii Zhurnal*, 1964, Vol. 43, No. 5, p. 680-694. (in Russian)
88. Mordkovich V.G. The order of predominance of the mesoherpetobium ecological groups in the process of seasonal development of communities in the Baraba forest-steppe, *Zool.Zh.*, 1973, Vol. 52, No 10, p. 1490-1497. (in Russian)
89. Mordkovich V.G. *Composition of mesoherpetobial communities and their classification* In book: Structure, functioning and evolution of the Baraba biogeocenoses. Vol. 1. Novosibirsk: Nauka Publ., 1974, p. 258-266. (in Russian)
90. Mordkovich V.G. *Dynamics of the composition and abundance of mesoherpetobium as an indicator of the successional process* In book: Structure, functioning and evolution of the Baraba biogeocenoses. Vol. 2. Novosibirsk: Nauka Publ., 1976, p. 401-415. (in Russian)
91. Mordkovich V.G. *Zoological diagnostics of soils in the forest-steppe and steppe zones of Siberia*. Novosibirsk: Nauka Publ., 1977. 110 p. (in Russian)
92. Mordkovich V.G. *Steppe ecosystems*. Moscow. Nauka Publ., 1982. 206 p. (in Russian)
93. Mordkovich V.G. Zoological successions on young technogenic catenas and the principle of space-time analogs, *Izvestiya RAN. Ser. Biol.*, 1994, No. 3, p. 446-452. (in Russian)
94. Mordkovich V.G. Features of structural organization and biogeographical status of insect complexes in the West Siberian forest-steppe, *Euroasian Entomological Journal*, 2006, Vol. 5, No. 3, p. 181-189. (in Russian)
95. Mordkovich V.G. Phenomenon of forest-steppe from an entomological point of view, *Euroasian Entomological Journal*, 2007, Vol. 6, No. 2, p. 123-128. (in Russian)
96. Mordkovich V.G., Barkalov A.V., Vasilenko S.V., Grishina L.G., Dubatolov V.V., Dudko R.Yu., Zinchenko V.K., Zolotareno G.S., Legalov A.A., Marchenko I.I., Chernyshev S.E. Species richness of arthropods in West-Siberian Plane, *Euroasian Entomological Journal*, 2002, Vol. 1, No. 1, p. 3-10. (in Russian)
97. Mordkovich V.G., Lyubchanskii I.I. Zonal-catenal order of ecological ordination in carabids (Coleoptera, Carabidae) from the West Siberian Plain, *Uspekhi sovremennoi biologii*, 1998, Vol. 118, No. 2, P.205-215. (in Russian)
98. Mordkovich V.G., Lyubchanskii I.I. Ecological groups of ground beetle species (Coleoptera, Carabidae): characteristics, principles of isolation, composition and demand for environmental research, *Euroasian Entomological Journal*, 2010, Vol. 9, No. 2, p. 195-202. (in Russian)
99. Mordkovich V.G., Lyubchanskii I.I. Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae) and Zoodiagnostics of Ecological Succession on Technogenic Catenas of Brown Coal Dumps in the KAFEC area (Krasnoyarsk Krai), *Biology Bulletin*, 2019, Vol. 46, No. 5, p. 500–509. (in Russian) DOI: [10.1134/S106235901905008X](https://doi.org/10.1134/S106235901905008X)
100. Mordkovich V.G., Lyubchanskii I.I. Zoological Aspects of Ecological Succession on the Graded-Flat Dump of the Nazarovo Lignite Open-Cast Mine in Krasnoyarsk Krai, *Contemporary Problems of Ecology*. 2019, Vol. 12, No. 4, p. 346–359. (in Russian) DOI: [10.1134/S1995425519040073](https://doi.org/10.1134/S1995425519040073)
101. Mordkovich V.G., Lyubchanskii I.I., Berezina O.G., Marchenko I.I., Andrievsky V.S. *Zooedaphon of the western Siberian northern taiga*. Moscow: KMK Publ., 2014, 168 p. (in Russian)
102. Mordkovich V.G., Khudyaev R.A., Dudko R.Yu., Lyubchanskii I.I. Zoological Indication of Climate Change in the Central Kazakh Steppe Compared to the Middle of the 20th Century Using the Example of Carabid and Tenebrionid Beetles, *Contemporary Problems of Ecology*, 2020, Vol. 13, No. 5, p. 443–468. DOI: [10.1134/S1995425520050078](https://doi.org/10.1134/S1995425520050078)
103. Mordkovich V.G., Shatokhina N.G., Titlyanova A.A. *Steppe catenas*. Novosibirsk: Nauka Publ., 1985, 117 p.
104. Motorina L.V. *Natural restoration of biogeocenoses and reclamation of lands disturbed by open mining* In book: General problems of biogeocenology, 1986, Vol. 2, p. 44–46. (in Russian)
105. *Keys to collembolans of the fauna of Russia and neighboring countries. Family Hypogastruridae* / N.M. Chernova (ed.). Moscow: Nauka Publ., 1994, 336 p. (in Russian)
106. *Keys to collembolans of the fauna of the USSR* / Babenko A.B. (comp). Chernova N.M., Striganova B.R. (ed.) Moscow: Nauka Publ., 1988, 214 p. (in Russian)
107. *Identification keys to the mites inhabiting the soil: Mesostigmata* / Gilyarov M.S. (ed.). Moscow: Nauka Publ., 1978, 491 p. (in Russian)
108. *Identification keys to the mites inhabiting the soil: Sarcoptiformes* / Gilyarov M.S., Krivolutskiy D.A. (ed.). Moscow: Nauka Publ., 1975, 491 p. (in Russian)
109. *Identification keys to the mites inhabiting the soil: Trombidiformes* / Gilyarov M.S. (ed.). Moscow: Nauka Publ., 1977, 491 p. (in Russian)
110. *Keys to insect larvae inhabiting soil* / Gilyarov M.S. (ed.). Moscow: Nauka Publ., 1964, 919 p.
111. Perel V.P. *Distribution and patterns of dispersal of earthworms of the fauna of the USSR*. Moscow: Nauka Publ., 1979, 272 p. (in Russian)
112. Pokarzhevsky A.D. *Participation of soil saprophages in the migration of ash elements in forest-steppe biogeocenoses* In book: Biota of the main geosystems of the Central forest-steppe. Moscow: IGAN USSR Publ., 1976, p. 96-108. (in Russian)

113. Pokarzhevsky A. D. On the nutrition of diplopods on dead roots in the meadow steppe, *Reports of the Academy of Sciences of the USSR*, 1981, Vol. 256, No. 6, p. 1510-1511. (in Russian)
114. Pokarzhevsky A.D., Gordienko R.A. Soil animals in biogenic migration of phosphorus in forest-steppe ecosystems, *Ecology*, 1984, No. 3, p. 34-37. (in Russian)
115. Pokarzhevsky A.D., Krivolutsky D.A. The cycle of elements and the structure of animal communities in the forest-steppe, *Ecology*, 1981, No. 4, p. 67-72. (in Russian)
116. Pokarzhevsky A.D., Tatishcheva I.G. *Dynamics of E. nordenskioldi in meadow-steppe habitats* In book: Proceedings of the III USSR meeting "Species and its productivity in the area". Vilnius, 1980, Part 1, p. 35-38.
117. Pototskaya V.A. *Keys to larvae of rove beetles (Staphylinidae) of the European part of the USSR*. Moscow: Nauka Publ., 1967, 119 p. (in Russian)
118. *Soil fauna of the Middle Volga region*. Moscow: Nauka Publ., 1964, 174 p. (in Russian)
119. *Program and methodology of biogeocenological research*. Moscow: Nauka Publ., 1966, 313 p. (in Russian)
120. Rauner Yu.L. *Some results of climatological studies in the forest-steppe of the Central Russian Plain* In book: Biogeographic and landscape study of the forest-steppe. Moscow: Nauka Publ., 1972, p. 35-57. (in Russian)
121. Reimers N.F. *Basic biological concepts and terms*. Moscow: Prosvetschenie Publ., 1988, 319 p. (in Russian)
122. Reimers N.F., Yablokov A.V. *Glossary of terms and concepts related to the protection of wildlife*. Moscow: Nauka Publ., 1982, 144 p. (in Russian)
123. Rode A.A. Water regime of soils and its types, *Pochvovedenie*, 1956, No. 4, p. 1-23. (in Russian)
124. Semenova L.M. Features of the structure of the cuticle of soil insects in comparison with aquatic and terrestrial ones as an adaptation to living conditions, *Journal of General Biology*, 1960, Vol. 21, p. 34-40. (in Russian)
125. Semenova L.M. The dependence of the structure of the cuticle of the millipeds (Chilopoda) on the conditions of their existence, *Zool. Zh.*, 1961, Vol. 40, No. 5, p. 686-693. (in Russian)
126. Stump L.D. *Dictionary of biogeographic terms*. Moscow: Progress Publ., 1975, Vol. 1. 407 p., Vol. 2. 394 p. (in Russian)
127. Stebaev I.VOL., Volkovintser V. Animal population of soils in the northern part of the Baraba forest-steppe and the water regime of soils, *Zoologicheskii Zhurnal*, 1964, Vol. 43, No. 10, p. 1425-1439. (in Russian)
128. Stebaev I.V., Gukasyan A.B., Naplekova N.N. Locusts (Acrididae) and darkling beetles (Tenebrionidae) as stimulators of microbiological processes in the soils of dry steppes of the Tuva Autonomous Republic, *Pochvovedenie*, 1964, No. 9, p. 89-98. (in Russian)
129. Stebaev I.V., Kolpakov V.E. The role of ecomorphs in the theory of soil zoology and the first attempt of their classification, *Zoologicheskii Zhurnal*, 2003, Vol. 82, No. 2, p. 224-228. (in Russian)
130. Stebaeva S.K. Life forms of springtails (Collembola), *Zoologicheskii Zhurnal*, 1970, Vol. 49, No. 10, p. 1437-1454. (in Russian)
131. Stebaeva S.K., Andrievsky V.S. Collembola and Oribatei on brown coal dumps in Siberia, *Zoologicheskii Zhurnal*, 1997, Vol. 76, No. 9, p. 1004-1015. (in Russian)
132. Stoiko T. G., Bulavkina O. V., Mazei Yu. A. The structure of terrestrial shell-bearing mollusk community on forest-steppe catena, *Zoologicheskii Zhurnal*, 2009, Vol. 88, No. 10, p. 1155-1162. (in Russian)
133. Striganova B.R. *Principles of the feeding organs structure of coleopteran larvae*. Moscow: Nauka Publ., 1966, 128 p.
134. Striganova B.R. *Nutrition of soil saprophages*. Moscow: Nauka Publ., 1980, 242 p. (in Russian)
135. Striganova B.R. Determination of the diet of the earthworms *Nicodriellus caliginosis* and *Eisenia nordenskioldi* (Lumbricidae, Oligochaeta), *Reports of the USSR Academy of Sciences*, 1982, Vol. 226, p. 500-503. (in Russian)
136. Striganova B.R., Kudryasheva I.V., Tiunov A.V. Food activity of earthworms *Eisenia nordenskioldi* (Eisen) (Oligochaeta, Lumbricidae) in forest-steppe oak forests and their participation in destruction processes, *Pochvovedenie*. 1987. No. 1. p. 72-77. (in Russian)
- Structure, functioning and evolution of the Baraba biogeocenoses*. Vol. 1. Biogeocenoses and their components / Kovalev R.V. (ed.). Novosibirsk: Nauka Publ., 1974, 315 p. (in Russian)
137. *Structure, functioning and evolution of the Baraba biogeocenoses*. Vol. 2. Biogeocenotic processes Kovalev R.V. (ed.). Novosibirsk: Nauka Publ., 1976. 496 p. (in Russian)
138. *Successions and biological turnover* / Kurachev V.M. (ed.) Novosibirsk: Nauka Publ., 1993, 157 p. (in Russian)
139. Tikhomirova A.L. *Morpho-ecological features and phylogeny of rove beetles (with the catalog of the fauna of the USSR)*. Moscow: Nauka Publ., 1973, 191 p. (in Russian)
140. Tikhonenkov D. V., Belyakova O. I., Mazei Yu. A. Local and regional factors in spatial distribution of heterotrophic flagellates in terrestrial biotopes, *Zoologicheskii Zhurnal*, 2013, V. 92, No. 4, p. 379-388. (in Russian)
DOI: [10.7868/S004451341304017X](https://doi.org/10.7868/S004451341304017X)
141. Utekhin V.D. *Vegetation cover of the territory of the Kursk station and its productivity* // Biogeographic and landscape study of the forest-steppe. Moscow: Nauka Publ., 1972, p. 143-179. (in Russian)
142. Utekhin V.D. *Primary biological productivity of forest-steppe ecosystems*. Moscow: Nauka Publ., 1977, 144 p.
143. Utrobina N.M. *Review of ground beetles of the Middle Volga region* In book: Soil fauna of the Middle Volga region, Moscow: Nauka Publ., 1964, p. 93-120. (in Russian)

144. Chernov Yu.I. *Some features of the structure of the animal population of the European forest-steppe on the example of invertebrates*. In book: Structure and functional biogeocenotic role of the animal population of the terrestrial ecosystems. Moscow: MOIP Publ., 1967, p. 7-10. (in Russian)
145. Chernov Yu.I., Khodashova K.P., Zlotin R.I. Ground biomass and some patterns of its zonal distribution, *Journal of General Biology*, 1967, Vol.28, No. 2, p.188-197. (in Russian)
146. Chernyshov V.A., Mazei Yu.A. Communities of soil-dwelling shell amoebae in biogeocenoses of the subtaiga zone of Western Siberia and their changes along landscape catenas, *Izvestiya of the V.G. Belinsky Penza State Pedagogical University*, 2010, Vol. I, No. 21. p. 66-73. (in Russian)
147. Chesnova L.V., Striganova B.R. *Soil zoology is a science of the 20th century*. Moscow: Janus-K. Publ., 1999, 156 p. (in Russian)
148. Sharova I.Kh. Morpho-ecological types of ground beetle larvae (Carabidae), *Zoologicheskii Zhurnal*, 1960, Vol. 39, No. 5, p. 691-708. (in Russian)
149. Sharova I.Kh. *Life forms of ground beetles (Coleoptera, Carabidae)*. Moscow: Nauka Publ., 1981, 360 p. (in Russian)
150. Sharova I.Kh., Lapshin L.V. Biotopic distribution and number of ground beetles in the Eastern Orenburg forest-steppe, *Uchenye zapiski MGPI*, 1971, Vol. 46, p. 87-97. (in Russian)
151. Arnoldi K.V., Ghilarov M.S. Die Wirbelosen in Boden und in der Streu als Indikatoren der Besonderheiten der Bodenund Phlanzendecke der Waldsteppenzone, *Pedobiologia*, 1963, Bd.2, p.183–222.
152. Azarkina G.N., Lyubchanskii I.I., Trilikauskas L.A., Dudko R.Yu., Besspalov A.N., Mordkovich V.G. A checklist and zoogeographic analysis of the spider fauna (Arachnida: Aranei) of Novosibirsk Region (West Siberia, Russia), *Arthropoda Selecta*, 2018. Vol. 27, No 1, p. 73–93. DOI: [10.15298/arthsel.27.1.11](https://doi.org/10.15298/arthsel.27.1.11)
153. Azarkina G.N., Trilikauskas L.A. Spider Fauna (Aranei) Of The Russian Altai, Part I: Families Agelenidae, Araneidae, Clubionidae, Corinnidae, Dictynidae And Eresidae, *Euroasian Entomological Journal*, 2012, Vol. 11, No 3. p. 199-208.
154. Azarkina G.N., Trilikauskas L.A. Spider Fauna (Aranei) Of The Russian Altai, Part II: Families Gnaphosidae, Hahniidae, Linyphiidae, Liocranidae And Lycosidae, *Euroasian Entomological Journal*, 2013a, Vol. 12, No 1, p. 51-67.
155. Azarkina G.N., Trilikauskas L.A. New Data On Spider Fauna (Aranei) Of The Russian Altai, Part III: Families Mimetidae, Miturgidae, Oxyopidae, Philodromidae, Pholcidae, Pisauridae, Salticidae, Sparassidae, Tetragnathidae, Theridiidae, Thomisidae, Titanocidae, Uloboridae And Zoridae, *Euroasian Entomological Journal*, 2013b, Vol. 12, No 3, p. 243-254.
156. Chernova N.M., Byzova Ju.B., Chernova A.I. Relationship of number, biomass and gaseous exchange rate indices in microarthropods in substrates with various organic matter contents, *Pedobiologia*, 1971, Bd. 11, p. 306-314.
157. Edwards C.A.T. *Relationship between weights, volumes and numbers of soil animals* // In: Graff O. and Satchel J.E. (Eds.) "Progress in Soil Biology". North-Holland Publishing Company, Amsterdam: 1967. P. 585-596.
158. Forsslund K.H. Studien über die Tierwelt des nordschwedischen Waldbodens, *Medd. St. Skogsforsoksanst. 1943 (1944)*, 34: 1–264.
159. France R. *Das Edaphon*. Stuttgart. 1921. 99 p.
160. Frenzel G. *Untersuchungen über die Tierwelt des Wiesenbodens*. G. Fischer. Jena., 1936, 130 p.
161. Gurina A.A., Dudko R.Y., Tshernyshev S.E., Legalov A.A., Zinovyev E.V. Late pleistocene insects from the Dubrovino site at Ob river (West Siberia, Russia) and their paleoenvironmental significance, *Palaeontologia Electronica*, 2019, Vol. 22, No 1. DOI: [10.26879/914](https://doi.org/10.26879/914)
162. Iakovlev I.K., Novgorodova T.A., Reznikova Z.I., Tiunov A.V. Trophic position and seasonal changes in the diet of the red wood ant *Formica aquilonia* as indicated by stable isotope analysis, *Ecological Entomology*, 2017, Vol. 42, No 3, p. 263-272. DOI: [10.1111/een.12384](https://doi.org/10.1111/een.12384)
163. Nielsen C.J. Respiratory metabolism of some populations enchytraeid worms and free living nematodes, *Oikos*. 1961, Vol. 12, No. 1, p. 17-35. DOI: [10.2307/3565169](https://doi.org/10.2307/3565169)
164. Novenko E.Y., Mazei N.G., Kupriyanov D.A., Tsyganov A.N., Payne R.J., Chernyshov V.A. et al. Vegetation dynamics and fire history at the southern boundary of the forest vegetation zone in European Russia during the middle and late Holocene, *The Holocene*, 2018, Vol. 28, No 2, p. 308-322. DOI: [10.1177/0959683617721331](https://doi.org/10.1177/0959683617721331)
165. Samoylova E.S., Tiunov A.V. Flexible trophic position of polyphagous wireworms (Coleoptera, Elateridae): a stable isotope study in the steppe belt of Russia, *Applied Soil Ecology*, 2017, Vol. 121, p. 74-81. DOI: [10.1016/j.apsoil.2017.09.026](https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2017.09.026)
166. Zinovyev E.V., Dudko R.Y., Gurina A.A., Tsepelev K.A., Tshernyshev S.E., Kostyunin A.E. et al. First records of sub-fossil insects from quaternary deposits in the southeastern part of West Siberia, Russia, *Quaternary International*, 2016, V. 420, p. 221-232. DOI: [10.1016/j.quaint.2015.09.023](https://doi.org/10.1016/j.quaint.2015.09.023)

Received 05 March 2021;

Accepted 22 March 2021

Published 10 April 2021

About the authors:

Mordkovich Vyacheslav H. – Doctor of Biological Sciences, Professor, Principal Researcher in the Laboratory of Invertebrate Ecology, Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia; mordkovichvg@rambler.ru

Lyubechanskii Ilya I. – Candidate of Biological Sciences, Senior Researcher in the Laboratory of Invertebrate Ecology, Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia; lubech@gmail.com

The authors read and approved the final manuscript



The article is available under [Creative Commons Attribution 4.0 License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)