

**О НЕКОТОРЫХ ФАКТОРАХ, ЛИМИТИРУЮЩИХ ПОЧВООБРАЗОВАТЕЛЬНУЮ РОЛЬ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ РОССИИ**

© 2018 М.Я. Войтехов

Адрес: Талдомская администрация особо охраняемых природных территорий, г. Талдом, Московская область, 141900, Шоссе Юркинское 2Б, Россия. E-mail: mihail-voytchov@yandex.ru

Цель исследования. Изучение факторов, лимитирующих наиболее массовых представителей разных экологических групп фауны дождевых червей Европейской части таежной зоны России (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*): *Dendrobaena octaedra*, *Lumbriscus rubellus*, *Aporrectodea caliginosa* (соответственно: эпигейные, эпигейно-эндогейные, эндогейные), по-разному участвующих в перемешивании минеральных и органических слоёв почвы.

Место и время проведения. Европейская часть таежной зоны России в период 2017-2018 гг.

Основные результаты. Рассмотрено влияние кислотности минеральной подпочвы и состава опада на их выживаемость и предпочтения. Для *D. octaedra*, не участвующего в перемешивании минеральных и органических слоёв почвы, лимитирующие факторы среди исследованного набора сочетаний свойств минеральной подпочвы и опада не выявлены. Для наиболее эффективного в педотурбациях *L. rubellus* лимитирующим фактором в ельниках является воздействие на их покровы химических свойств подстилки. *A. caliginosa* и *D. octaedra* не чувствительны к химическим раздражителям слоя F еловой подстилки. Субстраты, видимо, токсичные для покровов *L. rubellus*, пригодны для питания *D. octaedra*, но не *A. caliginosa*. Обогащённые содержащими карбонат копролитами червей продукты разложения опада ели, пихты, можжевельника, брусники, сфагнома используются *L. rubellus* для питания. Продукты разложения опада ели, обогащённого копролитами либо опадом листопадных пород, пригодны для питания *L. rubellus* и *A. caliginosa*. Продукты разложения опада сосны и кедра, в т.ч. обогащённые копролитами, не привлекательны в качестве источника питания *L. rubellus*.

Заключение. Высказаны предположения о том, что активное перемещение минеральных частиц на поверхность свежего опада является эволюционно выработанным типом поведения *L. rubellus*, ведущим к созданию пригодной для него среды (снижению кислотности подстилки и повышению скорости её разложения) и, что *L. rubellus* участвует в формировании грубогумусового и грубогумусированного горизонтов таежных почв. Однако разложение подстилки хвойных ускоряет подкисление минерального слоя почвы, что в дальнейшем ведёт к исключению из почвообразовательных процессов даже ограниченной вермопедотурбации. Из изученных видов к формируемой климаксовой таежной растительностью среде обитания наиболее приспособлен наименее эффективный в педотурбациях вид *D. octaedra*, а наиболее эффективный *L. rubellus* наименее приспособлен.

Ключевые слова: таёжная зона; дождевые черви; кислотность почвы; опад; подстилка; гумус; зоопедотурбации

Цитирование: Войтехов М.Я. О некоторых факторах, лимитирующих почвообразовательную роль дождевых червей в Европейской части таежной зоны России // Почвы и окружающая среда. 2018. № 1(4). С.267–276.

ВВЕДЕНИЕ

Продукция фитоценозов в таёжной зоне возрастает с севера на юг (Базилевич, 1993), а накопление подстилки и иммобилизация в ней элементов минерального питания имеет обратную тенденцию (Титлянова, Шибарева, 2012). Скорость разложения растительных остатков во многом определяет продуктивность лесных почв (Морозов, 1930; Стриганова, 1980). Среди биогенных факторов трансформации подстилки важная роль принадлежит дождевым червям (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*), обилие и разнообразие которых возрастает от тундры к подтайге и луговым степям (Безкоровайная, 2009; Тупов et al., 2006).

Наиболее интересные и подробные исследования роли дождевых червей в почвообразовании в таёжной зоне проводятся в Северной Америке, где ранее не было собственных видов дождевых червей, и их инвазии связывают с европейскими колонистами. В незаселённых дождевыми червями регионах Северной Америки гумус в лесах формируется только типов модер и мор (мы используем

здесь западноевропейско-американское толкование понятия «гумус» как органическое вещество почвы и подстилки), а после инвазии дождевых червей формируется муль, что иногда сопровождается повышением рН почвы с ~ 4,0 до ~ 7,0 (Addison, 2009).

В лесах, где население почвы сосредоточено в подстилке, органический материал, попавший на поверхность с опадом, распределяется по профилю почвы иначе, чем там, где беспозвоночные глубоко проникают в минеральные слои (Тиунов et al., 2006). Фауна дождевых червей европейской и сибирской частей таёжной зоны России существенно различается. Например, виды рода *Eisenia* могут достигать высокой численности и являться важным агентом переработки подстилки в хвойных лесах Сибири с травяным нижним ярусом (Рыбалов, 2003), а в Европейской части России эту нишу занимают другие виды.

Одним из основных непосредственных источников питания дождевых червей является мицелий почвенных грибов. Причём разные виды грибов могут быть съедобны либо несъедобны для червей (Бызов, 2005). Кроме того, активность дождевых червей способна влиять на состав миксоценозов (Bohlen et al., 2004), также являющихся важным компонентом системы почвенных гетеротрофов.

Питание, роющая деятельность и копролиты дождевых червей могут определять динамику роста и проникновения корней сквозь почву, агрегацию, пористость и количество подстилки на поверхности почвы. Микробные сообщества почвы способны переваривать практически любой органический субстрат, хотя большую часть времени находятся в «спящем» состоянии, потому что нуждаются в усвояемых пищевых ресурсах, но имеют ограниченную возможность перемещения, чтобы добраться до этих ресурсов. В кишечнике дождевых червей микробная активность повышается с помощью системы мутуалистического пищеварения между дождевыми червями и почвенными микроорганизмами, где оба формируют «общую эксплуатацию для общей цели», способствуя лучшему использованию перевариваемых ресурсов почвенной органики (Lavelle, 2007). Кроме кишечника важным средообразующим фактором дождевых червей является кожная слизь, при производстве которой черви могут потерять углерода, возможно, даже больше, чем при дыхании (некоторые виды до 2/3). Расходы червями углерода и азота на слизь могут составлять несколько тонн/га/год. В дополнение к секреции слизи, к стенкам нор и/или копролитов также добавляется экскреция азота из тела дождевых червей (в основном в виде мочевины и аммиака). Корни растений следуют норам как преимущественно лёгким путям удлинения, и польза для них не только в улучшении аэрации и газообмена, но также в питательных настенных покровах, особенно если они проникают глубоко в почву (Brown et al., 2000).

Однако, как заметил А.В. Тиунов (2007, с.37), «средообразующая деятельность почвенных животных, прежде всего дождевых червей, с одной стороны, относительно хорошо исследована, и постулируется, что она в значительной степени определяет динамику почвенных процессов. Это отражается в выделении среди почвенной биоты функционального блока средообразователей, к которому сейчас принято относить всех крупных почвенных сапрофагов. С другой стороны, средообразующая деятельность почвенных животных неизменно выпадает из рассмотрения при построении количественных моделей ключевых почвенных процессов, например динамики деструкции органического вещества».

«Дождевые черви являются типичными представителями функциональной группы средообразователей или «экосистемных инженеров», прямой вклад которых в метаболизм (дыхание) почвенного сообщества относительно невелик ..., а основная экологическая роль состоит в модификации среды обитания других компонентов почвенной биоты Однако системное количественное описание закономерностей и механизмов влияния средообразующей деятельности дождевых червей и других крупных почвенных беспозвоночных на функционирование отдельных групп и всего комплекса почвенной биоты остаётся в зачаточном состоянии» (Тиунов, 2007, с.1).

За более чем десятилетие, прошедшее после опубликования приведённых выше строк, ситуация с изучением участия дождевых червей в почвообразовании мало изменилась. Исследования почвоведов и почвенных зоологов часто носят параллельный, не связанный друг с другом характер.

В естественных европейских таёжных ландшафтах повсеместно представлены эпигейные (подстилочные) виды дождевых червей, а представители других экологических групп более распространены в интразональных (пойменных, аграрных) ландшафтах или участках серийных стадий сукцессии (Тиунов et al., 2006, Крылова, 2011, Акулова и др., 2017), некоторые эндогейные виды могут переходить к эпигейному образу жизни (Крылова, 2011), и об их участии в почвообразовательных процессах в таёжных ландшафтах мало данных.

Целью наших экспериментов было изучение в стандартизированных модельных условиях влияния кислотности минерального субстрата и состава опада на активность наиболее массовых представителей разных экологических групп дождевых червей характерных для Европейской части таёжной зоны России. Отдельно были поставлены задачи по выявлению факторов лимитирующих активность дождевых червей (прежде всего, в характерных для завершающих стадий сукцессии мертвопокровных и кустарничковых хвойных насаждениях), а так же проверка ряда опубликованных полевых наблюдений, где однородность условий сложно контролировать (например, разлагающиеся плодовые тела грибов и фекалии животных (в т.ч. мелких) оказывают существенное узколокальное влияние на почвенный метаболизм и на распределение червей, но в полевых условиях визуально выявить наличие подобных явлений можно лишь в первые дни/недели, а их эффекты более длительные).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследование состояло из опытов двух типов: 1) длительных (4,5 месяца) в больших лотках, где червям предлагался выбор разных видов опада на фоне нейтрального или кислого минерального субстрата с определением предпочтений; 2) краткосрочных (как правило, до 1 месяца) в сосудах меньшего размера, в ходе которых проверялась, прежде всего, выживаемость червей в разных средах. Все использованные в экспериментах черви были собраны в парках г. Москвы.

В опыте первого типа на дно прозрачных пластиковых лотков размером 22x12 см был насыпан слой 6–7 см субстрата – карбонатная московская морена с глубины ~ 2 м (преобладает суглинок, отсутствуют остатки корней). В одной серии опыта использован субстрат естественной морены с рН 6,9–7,0 (здесь и далее измерялся рН почвенной суспензии (Химический ..., 1998). Поскольку нейтральная среда мало характерна для таёжной зоны, во второй серии опыта использовали материал той же морены, промытый уксусной кислотой в течение 10 дней, затем отмытый в течение 4 дней дождевой водой, при этом кислотность среды достигла рН 5,1–5,2 (первые порции фильтрата при промывке содержали большое количество коллоидов, однако цвет субстрата не изменился, это даёт основание предположить, что результат обработки соответствует элювиальной, не достигшей стадии обеднения подзолистой почве (Полевой ..., 2008)). Использование естественного и модифицированного субстрата морены позволило обеспечить однородный гранулометрический состав и избежать неодинаковой реакции червей на возможные его различия. На поверхности субстрата в пластиковые кольца-ячейки диаметром 6 см и высотой 4 см заглублённые на 4–5 мм были помещены образцы свежего опада таёжных растений, известных своей устойчивостью к разложению: сосны обыкновенной *Pinus sylvestris*, кедра *P. sibirica*, ели европейской *Picea abies*, брусники *Vaccinium vitis-idaea*, сфагнома *Sphagnum centrale*, а так же таёжных видов хвойных, об устойчивости которых к разложению мало сведений: пихты *Abies* sp., можжевельника *Juniperus communis* (рис.1). Чтобы исключить возможные различия условий начальных стадий разложения опада, связанные с неконтролируемыми локальными факторами, образцы брали с веток деревьев – пожухлую хвою сосны, кедра, пихты, можжевельника, чернеющие листья брусники. У ели кроме пожухлой хвои собирали легко отделявшиеся от веток хвоинки возрастом 5–6 лет. В качестве образцов сфагнома использовали свежие побеги. До закладки в лотки образцы опада хранились в бумажных пакетах при комнатной температуре и высохли до воздушно-сухого состояния. Поскольку мезо- и микрофауна влияют на состав микробоценозов (Бызов, 2005), а метод сбора и хранения образцов исключает присутствие в них комплекса почвенной микро- и мезофауны, на поверхность образцов опада, для приближения условий его разложения к естественным, в лотки помещали на пять дней в сетчатых мешках подстилку сосняка бруснично-зеленомошного. В лотках поддерживалась влажность субстрата, близкая к полной капиллярной.



Рисунок 1. Лоток с разными видами опада (можжевельник, кедр, пихта, ель, сфагнум, брусника, сосна) в начале эксперимента (А) и конце 4,5-месячного эксперимента (Б)

Через 15 дней после закладки в ячейки образцов опада (к этому времени на всех появился налет мицелия грибов) в лотки поместили по 12 экземпляров видов червей, типичных для среднетаёжной и северотаёжной подзон Европейской части России – *Dendrobaena octaedra* либо *Lumbriscus rubellus* (наиболее массовые представители, соответственно, эпигейной и эпигейно-эндогейной экологических групп) (Тупов et al., 2006, Крылова, 2011, Акулова и др., 2017). Все варианты проведены в двух повторностях: по 2 лотка с каждым видом червя на нейтральной или на подкисленном субстрате морены (всего 8 лотков).

Поскольку *L. rubellus* на подкисленном субстрате погибли в первые дни длительного эксперимента, были проведены дополнительные кратковременные опыты.

В варианте на подкисленном субстрате, в тех же лотках, где погибли *L. rubellus*, из ячеек удалили хвою сосны и на её место поместили опад берёзы, а 15 дней спустя в эти ячейки поместили по 8 экземпляров *L. rubellus*.

Возможное влияние обработки субстрата морены уксусной кислотой на жизнеспособность *L. rubellus* проверили в отдельных сосудах диаметром 8 см, в которые поместили опад хвои ели и сосны поверх естественной минеральной подпочвы (элювиальной языковатой из-под ельника чернично-зеленомошного, pH 5,0–5,1) приблизительно того же гранулометрического состава.

В сосудах диаметром 8 см исследовали выживаемость *L. rubellus* на естественно подкисленной морене из-под ельника чернично-зеленомошного, pH 5,0–5,1, поверх которой помещали слой подстилки 4–4,5 см из различных природных биотопов: черноольхово-берёзово-соснового торфа с экотона черноольшаника и сфагнового болота (pH 4,8); подстилки ельника низкотравного на неоподзоленной морене (в месте сбора слой подстилки 4,5–5 см, pH 6,3), из слоёв F и H подстилки ельника мертвopoкрово-зеленомошного (парцеллы *Dicranum polysetum* 20–25% площади), растущего на более влажном участке той же морены (в месте сбора слой подстилки 14–15 см, образцы брали с глубины 2–3 и 5–8 см, соответственно, pH 4,8 в обоих слоях) и с глубины 10–12 см (pH 5,4, возможно, этот слой гумуса формировался, когда ельник находился в другой стадии сукцессии, с иным составом растительности), а также елового опада (собранного по той же методике, что и при использовании в длительном опыте), увлажнённого и колонизируемого грибами в течение 30 и 45 дней. В каждый сосуд помещалось по 3–4 червя. Выживание червей проверяли по окончании срока наблюдений 1 месяц при промывке содержимого опытных сосудов (были обнаружены живыми или все помещённые в сосуд черви, или на одного меньше, (т.е. выживало более половины), либо гибли все; результат оценивался как «+» (выживание) или «-» (гибель). В случаях гибели червей дополнительно проводились наблюдения их поведения в слое 4–5 мм подстилки или колонизируемого грибами опада ели без подстилающего минерального субстрата.

В вариантах кратковременных экспериментов, где наблюдалась гибель *L. rubellus*, для сравнения в те же условия помещались черви наиболее массового вида эндогейной экологической группы *Aporrectodea caliginosa* (вид заходит на плакоры юга среднетаёжной подзоны (Крылова, 2011, Акулова и др., 2017). Поскольку *A. caliginosa* оказались более толерантны к подстилке хвойных, чем *L. rubellus*, дополнительно была исследована их реакция и на свежий (ещё не подвергшийся колонизации грибами) опад ели. Поскольку у *A. caliginosa* была подтверждена ранее описанная в литературе (Жизнь животных, 1987) поведенческая адаптация к выживанию в узколокальных благоприятных местообитаниях (комочке «берёзового гумуса», размер которого существенно меньше длины червя) среди обширного неблагоприятного субстрата (свежий опад ели), в тех же условиях проведено исследование по определению наличия такой же адаптации и у *L. rubellus*.

Также изучен выброс копролитов *L. rubellus* и *A. caliginosa*, помещённых в сосуды с опадом ели поверх нейтрального субстрата.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В лотках с мореной нейтральной реакции среды *L. rubellus* с первых дней опыта зарывались в субстрат на глубину до 4 см под ячейками с опадом можжевельника, пихты, ели и брусники (наблюдаемые сквозь стенки лотков ходы червей сохранялись одну-две недели, затем заплывали). Также происходило активное перемещение частиц субстрата на поверхность опада – через 2 недели поверхность всех образцов опада покрылась минеральными частицами (рис. 2). На второй-третий месяцы ходы червей были видны и под ячейками со сфагнумом. На четвёртый месяц наблюдений заметно снизилась активность червей под ячейками с можжевельником (возможно, это связано с тем, что опад в этих ячейках наиболее заметно разложился), а под сфагнумом ходы исчезли. Под ячейками

с опадом сосны и кедра роющая активность *L. rubellus* практически отсутствовала (на четвёртый месяц наблюдений в одном из лотков под образцом кедра был отмечен единичный ход на глубине 5–6 мм, возможно, транзитный, поскольку после его заплывания активность червей здесь больше не проявлялась). В одном из лотков произошло размножение червей: в конце опыта был обнаружен экземпляр длиной около 2 см (исходно помещены черви длиной 5–7 см).



Рисунок 2. Перемещение четырьмя экземплярами *L. rubellus* минерального слоя в слой еловой хвои за 5 месяцев наблюдений (диаметр сосуда 8 см): до начала опыта (А) и 5 месяцев спустя (Б)

В лотках с подкисленной мореной первые 4–5 часов *L. rubellus* беспokoйно перемещались по всей поверхности опада и открытого субстрата между ячейками, затем стали малоподвижны. Черви, которых снижение подвижности застало на поверхности опада (в наблюдаемых случаях – елового или кедрового), погибали сразу, а прекратившие активность на голой поверхности грунта реагировали сокращениями на прикосновения в течение 25–30 часов. Дополнительный эксперимент в отдельных сосудах с использованием хвои ели и сосны и естественной минеральной подпочвы приблизительно того же гранулометрического состава из-под ельника чернично-зеленомошного, pH 5,0–5,1, дал те же результаты, следовательно, обработка уксусом морены не явилась фактором, приведшим к гибели червей. При замене в тех же лотках хвои сосны на опад берёзы и посадке в эти ячейки через 15 дней по 8 экземпляров *L. rubellus*, в течение 1 месяца наблюдения в ячейках с берёзовым опадом по 4–5 червей остались живы (остальные расплозились и также погибли), при этом они не проявляли активности по перемещению минеральных частиц на поверхность берёзового опада.

D. octaedra ни в одном варианте не проявляли роющей активности в минеральном слое и не перемещали частицы минерального субстрата на поверхность опада. На третий-четвёртый месяц эксперимента в варианте с мореной нейтральной реакции среды появились полости вдоль границы минерального слоя и опада можжевельника, пихты, ели и брусники. Наличие в лотках живых червей контролировали путём нанесения на поверхности субстрата между ячейками царапин, которые спустя один или несколько дней оказывались пересечены свежими следами червей.

За время наблюдений (4,5 месяца) в верхнем 1,5 см минеральном слое (ниже слоя перемешанных с субстратом остатков опада) в лотках с естественным мореным материалом с обоими видами червей под ячейками с опадом кедра, пихты, ели и сосны достоверных изменений кислотности не произошло, под опадом брусники и сфагнома произошло подкисление до pH 6,8, под опадом можжевельника в лотках, в которых находились *D. octaedra*, – до pH 6,8, в лотках с *L. rubellus* – до pH 6,7. Наибольшее подкисление среды под можжевельником соответствует визуально оцениваемому наибольшему, по сравнению с другими видами, разложению опада можжевельника.

При исследовании выживаемости *L. rubellus* в подстилках различного происхождения в отдельных сосудах диаметром 8 см поверх минеральной подпочвы из-под ельника чернично-зеленомошного (pH 5,0–5,1), черви проявляли активность на протяжении одного месяца наблюдений в черноольхово-берёзово-сосновом торфе с экотона черноольшаника и сфагнового болота (pH 4,8), подстилке ельника низкотравного на неоподзоленной морене (pH 6,3), но погибли в течение 2–3 суток в слоях F и H подстилки ельника мертвопокровно-зеленомошного с глубины 2–3 и 5–8 см, соответственно (pH 4,8 в обоих слоях). При изучении гибели червей в слое 4–5 мм подстилки из горизонтов F и H ельника мертвопокровно-зеленомошного без подстилающего минерального грунта, хотя черви не проявляли видимого беспокойства и зарывались под подстилку, в течение первых 20–30 часов они постепенно теряли подвижность (становились

«флегматичными», подобно *A. caliginosa*), снижалась интенсивность их окраски (рис.3). Если в первые 30–35 часов их переносили на морену с нейтральной реакцией среды, через несколько часов возвращались их окраска и активность. В более поздние сроки черви, хотя реагировали сокращениями на прикосновения, не возвращались к нормальному состоянию при перемещении в нейтральную среду. Еще один эксперимент показал, что "беспокойная" реакция *L. rubellus* отмечается при помещении их в опад в течение одного месяца после его смачивания и потенциального начала колонизации грибами, а через полтора месяца черви реагируют на переходящий в стадию ферментации еловый опад спокойно.



Рисунок 3. Наблюдение за выживанием червей в слое 4-5 мм горизонта F подстилки без подстилающего минерального субстрата

В тех же образцах F и H подстилки ельника мертвопокровно-зеленомошного эндогеинные черви *Aporrectodea caliginosa* выживали при температуре 20°C 7–9 дней, затем погибали. По-видимому, от голода (на 3-й день наблюдений их пищеварительный тракт выглядел пустым), либо дефицита поступающих с пищей определённых компонентов минерального питания. Однако если им на 5-й день предлагали гумифицированный берёзовый опад, начинали питаться и не погибали (срок наблюдения 10 дней после добавления гумифицированного берёзового опада). При помещении в свежий опад ели *A. caliginosa* погибали, но если добавить на него комочек (3–4 мл) «берёзового гумуса», концентрировались в нём, а спустя две недели начинали мигрировать без вреда для себя в толще хвои ели с признаками начала колонизации грибами. *L. rubellus* в таких условиях продолжали активно перемещаться по всему субстрату и гибли. Также *L. rubellus* выживали до 12 дней, а *A. caliginosa* нормально питались в слое H, взятом в том же ельнике с глубины 10–12 см (pH 5,4). При помещении в сосуды с моренным субстратом с нейтральной реакцией среды, не содержащим органических остатков, поверх которой насыпан слой хвои ели, *A. caliginosa* выживали месяц (срок наблюдений). Было отмечено, что они находились в минеральном горизонте и выносили копролиты примерно на границу минерального и органического слоев, а не на поверхность или в толщу слоя хвои, как это делали *L. rubellus*, которые также иногда длительно присутствовали в слое смешанного с минеральными частицами елового опада. Если в сосудах слой опада был не 2–2,5 см, как в длительном эксперименте с большими лотками, а 4–4,5 см, *L. rubellus* массово выносили копролиты только в нижние 2–2,5 см опада, а выше этого уровня отмечался только редкий вынос минерального материала. Имеются пока статистически недостаточно подтвержденные наблюдения, что высота, на которую *L. rubellus* выносят копролиты над минеральным слоем, т.е. в слой подстилки, пропорциональна размеру червей. В одном сосуде диаметром 8 см, куда были помещены 3 экземпляра *L. rubellus* размером 3–4 см в течение месяца копролиты отмечались в слое опада 1–1,5 см, а после посадки в тот же сосуд экземпляра *L. rubellus* размером 6 см, через два дня отмечены копролиты до 2,5 см выше минерального слоя. Эксперимент с этим сосудом был продолжен в течение пяти месяцев, и за этот срок черви переместили в подстилку 8–9 мм слоя минерального субстрата, и к концу этого срока их активность переместилась в основном в слой хвои, обогащенный минеральными частицами.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты эксперимента в контролируемых модельных условиях подтверждают литературные полевые данные, что деятельность дождевых червей ниже в кислых и выше в богатых кальцием почвах (Reich et al., 2005).

Эпигейный вид *D. octaedra* способен только к ранее известной активности в слое подстилки (Tiunov et al., 2006, Addison, 2009) и не проявляет ограниченного участия в педотурбациях даже на почвах с нейтральной реакцией среды.

Педотурбации *L. rubellus* отмечены нами только при нейтральной реакции подстилающего минерального слоя. Очевидно, что хотя в опаде использованных в эксперименте таёжных растений (ели, пихты, можжевельника, брусники, сфагнома) могут развиваться пригодные для питания *L. rubellus* сапрофитные организмы, известное из литературы (см., напр.: Сајандер, 1926, а также более поздние работы разных авторов) подкисляющее влияние опада самих хвойных на минеральные слои почвы в дальнейшем должно вести к исключению из почвообразовательных процессов даже ограниченной вермопедотурбации. При слабокислой реакции подстилающего минерального слоя в пригодной для жизни подстилке *L. rubellus* ведёт себя как чисто эпигейный вид.

Эпигейно-эндогейный вид *L. rubellus* в наших экспериментах без вреда для себя контактирует со свежим опадом хвойных, брусники и сфагнома при нейтральной реакции подстилающего минерального слоя, не способен выжить в опаде этих растений на среднекислых элювиальных почвах (подобная тенденция сохраняется и в гумусированном опаде ели), но выживает на среднекислых почвах при значительном участии опада листопадных видов (в т.ч. когда гумифицированный опад имеет слабокислую реакцию – pH 4,8).

Эндогейный вид *A. caliginosa* демонстрирует подобное поведение. По литературным данным (Крылова, 2011; Акулова и др., 2017), у более многочисленного в среднетаёжной подзоне Республике Коми и поэтому статистически более изученного вида же рода *A. rosea* подобная тенденция более выражена. Это и другие отмеченные Л.П. Крыловой с соавторами и Л.И. Акуловой с соавторами особенности распространения *A. rosea* позволяют предположить, что основным лимитирующим фактором распространения и *A. caliginosa* у северной границы ареала является температурный.

Очевидно, на опаде видов рода *Pinus* (сосны и кедра) не развиваются пригодные для питания *L. rubellus* сапрофитные организмы. Наши наблюдения косвенно подтверждают данные Reich et al. (2005) о большей общей биомассе червей под елью, чем под сосной, но не совпадают с данными И.Н. Безкоровой (2009) о более быстром вовлечении в биологическую трансформацию хвои сосны, чем хвои ели. Возможно, в этих процессах по-разному участвуют различные виды червей и/или, в целом, группы беспозвоночных, к сожалению, в обеих работах при сравнении биомассы червей в разных типах леса не указаны виды червей. В естественных условиях, по всей вероятности, на таком опаде развиваются эктомикоризные грибы, пригодные для их питания, но выяснить это в условиях модельных экспериментов не представляется возможным, поскольку характерные для хвойных лесов эктомикоризные виды грибов, за редким исключением, облигатные мутуалисты, не культивируемые в искусственных условиях (Molina, Horton, 2015).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из изученных видов *D. octaedra*, наименее эффективный в педотурбациях, оказался наиболее приспособлен к формируемой климаксовой таёжной растительностью среде обитания. Наиболее эффективный *L. rubellus* – наименее приспособлен.

Для *L. rubellus* лимитирующим фактором в ельниках являются воздействие на их покровы химических свойств подстилки. *A. caliginosa* и *D. octaedra* не чувствительны к химическим раздражителям слоя F еловой подстилки. Субстраты, очевидно, токсичные для покровов *L. rubellus*, пригодны для питания *D. octaedra*, но не *A. caliginosa*. Продукты разложения опада ели, обогащенного содержащими карбонаты копролитами червей, либо опадом листопадных пород, (или питающиеся этими субстратами микроорганизмы) пригодны для питания *L. rubellus* и *A. caliginosa*.

Дополнительным фактором, оказывающим неблагоприятное влияние на выживаемость *L. rubellus* в хвойных лесах, возможно, является его высокая подвижность и неспособность переживать временные неблагоприятные условия в узлокальных местообитаниях, что отличает его от *A. caliginosa*, для которого в неблагоприятные периоды характерно впадение в оцепенения в свёрнутом в клубок состоянии (Жизнь животных, 1987) в небольших по объёму участках (намного меньше их собственной длины). *L. rubellus* способен сохраняться в локалитетах не менее его собственной длины, сохраняя при этом некоторую поисковую активность.

L. rubellus может переносить минеральные частицы в подстилку по крайней мере с глубины 4 см минерального горизонта (в периоды зимних диапауз и засух он перемещается глубже, однако при этом прекращается его связь с подстилкой). Но, в отличие от широко описанной активности

имеющего более южный ареал *Lumbriscus terrestris*, направленной на перемещение органических остатков с поверхности вглубь минерального слоя, активность *L. rubellus* в основном направлена на перемещение минеральных частиц в/на подстилку.

Можно предположить, что: а) активное перемещение минеральных частиц на поверхность свежего опада является эволюционно-выработанным типом поведения червей, ведущим к созданию пригодной для его жизнедеятельности среды (снижению кислотности подстилки и повышению скорости её разложения); б) *L. rubellus* участвует в формировании грубогумусового и грубогумусированного горизонтов (Полевой ..., 2008) таёжных почв.

Пример с можжевельником даёт основание предположить, что интенсификация разложения опада хвойных эпигейно-эндогейными дождевыми червями ускоряет подкисление подстилающих минеральных горизонтов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Акулова Л.И., Долгин М.М., Колесникова А.А. Распространение и численность дождевых червей (*Lumbricidae*) в подзоне северной тайги Республики Коми // *Вестник Института Биологии Коми НЦ УрО РАН*. 2017. № 1. С. 4–16.
2. Базилевич Н.И. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. М.: Наука. 1993. 293 с.
3. Безкоровайная И.Н. Роль почвенных беспозвоночных в деструкции органического вещества лесных экосистем енисейского меридиана Автореферат дисс. ... докт. биол. наук. Красноярск, 2009. 44 с.
4. Бызов Б.А. Зоомикробные взаимодействия в почве. М.: ГЕОС, 2005. 213 с.
5. Жизнь животных. В 7 т. / Гл. ред. В.Е. Соколов. Т. 1. Простейшие. Плоские черви. Губки. Кишечнополостные. Гребневики. Плоские черви. Немертвины. Круглые черви. Кольчатые черви. Щупальцевые / Под ред. Ю.И. Полянского. 2-е изд., перераб. М.: Просвещение, 1987. 448 с.
6. Крылова Л.П., Акулова Л.И., Долгин М.М. Дождевые черви (*Oligochaeta, Lumbricidae*) таежной зоны Республики Коми. Сыктывкар: Коми гос. пед. ин-т, 2011. 104 с.
7. Морозов Г.Ф. Учение о лесе / Изд. 5-е, под ред. В.В. Матренинского. М., Л., 1930. 440 с.
8. Полевой определитель почв. М.: Почвенный ин-т им. В.В. Докучаева, 2008. 182 с.
9. Рыбалов Л.Е. Эколого-фаунистическая характеристика почвенного населения трёх бореальных регионов России // Разнообразие и динамика лесных экосистем России. В 2 кн. Кн. 2 / А.С. Исаев (ред.). Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН. М.: КМК, 2013. Глава 20. С. 277–295.
10. Стриганова Б.Р. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука, 1980. 243 с.
11. Титлянова А.А., Шибарева С.В. Подстилки в лесных и травяных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. 137 с.
12. Тиунов А.В. Метабиоз в почвенной системе: влияние дождевых червей на структуру и функционирование почвенной биоты. Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. Москва, 2007. 44 с.
13. Химический анализ почв / Под ред. Воробьевой Л.А. М.: Изд-во МГУ, 1998. 272 с.
14. Addison J.A. Distribution and impacts of invasive earthworms in Canadian forest ecosystems // *Biol. Invasions*. 2009. V.11. Iss.1. P. 59–79. doi: [10.1007/s10530-008-9320-4](https://doi.org/10.1007/s10530-008-9320-4)
15. Bohlen P.J., Scheu S., Hale C.M., McLean M.A., Migge S., Groffman P.M., Parkinson D. Non-native invasive earthworms as agents of change in northern temperate forests // *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2004. V. 2. No8. P. 427–435. doi: [10.2307/3868431](https://doi.org/10.2307/3868431)
16. Brown G.G., Barois I., Lavelle P. Regulation of soil organic matter dynamics and microbial activity in the drilosphere and the role of interactions with other edaphic functional domains // *Eur. J. Soil Biol.* 2000. V. 36. Iss. 3-4. P. 177–198. doi: [10.1016/S1164-5563\(00\)01062-1](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(00)01062-1)
17. Cajander A.K. The theory of forest types // *Acta For Fenn.* 1926. V. 29. Iss.3. P.1–108.
18. Lavelle P. Faunal Activities and Soil Processes: Adaptive Strategies That Determine Ecosystem Function // *Advances in Ecological Research*. 2007. V. 27. P. 93–132. doi: [10.1016/S0065-2504\(08\)60007-0](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60007-0)
19. Molina R., Horton T.R. Mycorrhiza Specificity: Its Role in the Development and Function of Common Mycelial Networks. In book: Horton T. (eds.) *Mycorrhizal Networks. Ecological Studies (Analysis and Synthesis)*. V. 224. Springer, Dordrecht. 2015. doi: [10.1007/978-94-017-7395-9_1](https://doi.org/10.1007/978-94-017-7395-9_1)
20. Reich P.B., Oleskyn J., Modrzyński J., Mrozinski P., Hobbie S.E., Eissenstat D., Chorover J., Chadwick O.A., Hale C.M., Tjoelker M.G. Linking litter calcium, earthworms, and soil properties: a common garden test with 14 tree species // *Ecol. Lett.* 2005. V.8. Iss. 8. P. 811–818. doi: [10.1111/j.1461-0248.2005.00779.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00779.x)
21. Tiunov A.V., Hale C.M., Holdsworth A.R., Vsevolodova-Perel T.S. Invasion patterns of *Lumbricidae* into the previously earthworm-free areas of northeastern Europe and the western Great Lakes region of North America // *Biol. Invasions*. 2006. V.8. Iss.6. P. 1223–1234. doi: [10.1007/s10530-006-9018-4](https://doi.org/10.1007/s10530-006-9018-4)

Поступила в редакцию 02.11.2018
 принята 12.12.2018
 опубликована 26.12.2018

Сведения об авторе:

Войтехов Михаил Ярославович – сотрудник Талдомской администрации особо охраняемых природных территорий (г.Талдом, Московская область, Россия); mihail-voytehov@yandex.ru

Автор прочитал и одобрил окончательный вариант рукописи



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

FACTORS LIMITING THE PARTICIPATION OF THE COMMON EUROPEAN EARTHWORM SPECIES (*OLIGOCHAETA*, *LUMBRICIDAE*) IN SOIL-FORMING PROCESSES

© 2018 M.Ya. Voytekhov

Address: Taldom Local Administration for Nature Reserve, Taldom town, Moscow region, Russia.

E-mail: mihail-voytehov@yandex.ru

The aim of the study: *In order to study the factors limiting soil-forming activity of various earthworm species most common for the European part of the taiga zone of Russia.*

Location and time of the study. *The study was conducted, in the period 2017-2018 in the European part of Russia.*

Methodology. *Model experiments in standardized laboratory conditions were carried out in plastic trays to examine the influence of mineral subsoil acidity and plant litter composition on the survival and preferences of representatives of different ecological groups of earthworms (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*): *Dendrobaena octaedra*, *Lumbriscus rubellus*, *Aporrectodea caliginosa* (epigeic, epigeic-endogeic and endogenic, respectively), differently involved in mixing of soil mineral and organic layers.*

Main results. *For *D. octaedra*, which is not involved in the mixing of soil layers, the limiting factors (among the studied combinationst of mineral subsoil and litter properties) were not revealed. For *L. rubellus*, the most pedoturbation-effective of the studied species, the effect of litter chemistry on their integument was found to be the limiting factor in spruce forests. The *A. caliginosa* and *D. octaedra* were not sensitive to the chemical stimuli of the spruce litter F-layer. The substrates, which were apparently toxic for *L. rubellus*, were found to be suitable for *D. octaedra*, but not for *A. caliginosa* nutrition. *L. rubellus* was shown to useas food decomposition products of spruce, fir, juniper, cowberry, moss (*Sphagnum*) litter, enriched with carbonate-containing coprolites. The decomposition products of spruce litter, also enriched in coprolites, or in deciduous tree litter, were suitable for consumption by *L. rubellus* and *A. caliginosa*. The decomposition products of pine and cedar litter, including those enriched in coprolites, were not attractive as a food source for *L. rubellus*.*

Conclusion. *It was concluded that active relocation of mineral particles to the fresh litter surface is an evolutionarily developed type of *L. rubellus* behavior, leading to decreased litter acidity and increased decomposition rate, and that *L. rubellus* participates in the formation of coarse-humus soils. However, the decomposition of coniferous litter accelerates acidification of mineral soil layers, precluding even limited vermopedoturbation from soil-forming processes. Among the studied earthworm species *D. octaedra* (the least effective n pedoturbation) is the most fit to the habitat formed by climax taiga vegetation, whereas the most effective *L. rubellus* is the least fit.*

Key words: *taiga zone; earthworms; soil acidity; plant litter; forest floor; humus; zoopedoturbation*

How to cite: *Voytekhov M.Ya. Factors limiting the participation of the common European earthworm species (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) in soil-forming processes // The Journal of Soils and Environment. 2018. 1(4): 267-276. (in Russian with English abstract).*

REFERENCES

1. Akulova L.I., Dolgin M.M., Kolesnikova A.A. Distribution and abundance of earthworms (*Lumbricidae*) in middle taiga of the Komi Republic, *Vestnik IB Komi NC UrO RAN*, 2017, No 1, p. 4-16. (in Russian)
2. Bazilevich N.I. Biological productivity of Northern Eurasia ecosystems. Moscow: Nauka Pbs., 1993, 293 p. (in Russian)
3. Bezkorovajnyaya I.N. The role of soil invertebrates in the organic matter destruction of the Yenisei Meridian forest ecosystems. *Abstract of Dissertation ... Doctor of Biological Sciences in Biology, Krasnoyarsk*, 2009, 44 p. (in Russian)

4. *Byzov B.A.* (Zoo-microbial interactions in soil. Moscow: GEOS, 2005. 213 p. (in Russian)
5. *Animal life*. V.1. Protozoa. Flatworms. Sponges. Coelenterata. Ctenophora. Flatworms. Nemertins. Roundworms. Annelids. Tentacles / Yu.I Polyanskii (ed.). Moscow: Prosveshhenie Pbs., 1987, 448 p. (in Russian)
6. *Krylova L.P., Akulova L.I., Dolgin M.M.* Earthworms (*Oligochaeta, Lumbricidae*) of the Komi Republic taiga zone. Syktyvkar: KGPI Pbs., 2011, 104 p. (in Russian)
7. *Morozov G.F.* The doctrine of the forest. Moscow, Leningrad, 1930, 440 p. (in Russian)
8. *Field guide for Russian soil*. Moscow: Dokuchaev Soil Science Institute, 2008, 182 p. (in Russian)
9. *Rybalov L.E.* Ecological and faunistic characteristics of the soil population of the three boreal regions of Russia // *Diversity and dynamics of forest ecosystems of Russia*. In 2 books. Vol. 2 / A.S. Isaev (ed.). Moscow: KMK Pbs., 2013. Chapter 20, p. 277–295. (in Russian)
10. *Striganova B.R.* Nutrition of soil saprophages. Moscow: Nauka Pbs, 1980, 243 p. (in Russian)
11. *Titlyanova A.A., Shibareva S.V.* Litter in forest and grass ecosystems. Novosibirsk: Izdatelstvo SO RAN, 2012, 137 p. (in Russian)
12. *Tiunov A.V.* Metabiosis in the soil system: the earthworms influence on the structure and functioning of soil biota), *Abstract of Dissertation ... Doctor of Biological Sciences in Biology, Moscow, 2007, 44 p.* (in Russian)
13. *Chemical analysis of soils / Vorob'yova L.A.* (ed.). Moscow: MGU Pbs., 1998. 272 p. (in Russian)
14. *Addison J.A.* Distribution and impacts of invasive earthworms in Canadian forest ecosystems, *Biol. Invasions*. 2009, V.11, Iss.1, p. 59–79. doi: [10.1007/s10530-008-9320-4](https://doi.org/10.1007/s10530-008-9320-4)
15. *Bohlen P.J., Scheu S., Hale C.M., McLean M.A., Migge S., Groffman P.M., Parkinson D.* Non-native invasive earthworms as agents of change in northern temperate forests, *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2004, V. 2, No8, p. 427–435. doi: [10.2307/3868431](https://doi.org/10.2307/3868431)
16. *Brown G.G., Barois I., Lavelle P.* Regulation of soil organic matter dynamics and microbial activity in the drilosphere and the role of interactions with other edaphic functional domains, *Eur. J. Soil Biol.*, 2000, V. 36, Iss. 3-4, p. 177–198. doi: [10.1016/S1164-5563\(00\)01062-1](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(00)01062-1)
17. *Cajander A.K.* The theory of forest types, *Acta For Fenn.*, 1926, V. 29, Iss.3, p.1–108.
18. *Lavelle P.* Faunal Activities and Soil Processes: Adaptive Strategies That Determine Ecosystem Function, *Advances in Ecological Research*, 2007, V. 27, p. 93–132. doi: [10.1016/S0065-2504\(08\)60007-0](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60007-0)
19. *Molina R., Horton T.R.* Mycorrhiza Specificity: Its Role in the Development and Function of Common Mycelial Networks. In book: *Horton T. (eds.) Mycorrhizal Networks. Ecological Studies (Analysis and Synthesis)*. V. 224. Springer, Dordrecht. 2015. doi [10.1007/978-94-017-7395-9_1](https://doi.org/10.1007/978-94-017-7395-9_1)
20. *Reich P.B., Oleskyn J., Modrzyński J., Mrozinski P., Hobbie S.E., Eissenstat D., Chorover J., Chadwick O.A., Hale C.M., Tjoelker M.G.* Linking litter calcium, earthworms, and soil properties: a common garden test with 14 tree species, *Ecol. Lett.*, 2005, V.8, Iss. 8, p. 811–818. doi: [10.1111/j.1461-0248.2005.00779.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00779.x)
21. *Tiunov A.V., Hale C.M., Holdsworth A.R., Vsevolodova-Perel T.S.* Invasion patterns of *Lumbricidae* into the previously earthworm-free areas of northeastern Europe and the western Great Lakes region of North America, *Biol. Invasions*, 2006, V.8, Iss.6, p. 1223–1234. doi: [10.1007/s10530-006-9018-4](https://doi.org/10.1007/s10530-006-9018-4)

Received 02 November 2018

Accepted 12 December 2018

Published 26 December 2018

About the author:

Voytekhov Mikhail Ya. - employee Taldom Local Administration for Nature Reserve (Taldom town, Moscow region, Russia); mihail-voytehov@yandex.ru

The author read and approved the final manuscript



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