

ДИНАМИКА КОМПОНЕНТОВ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ ЧЕРНОМОРСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КАВКАЗА НА ФОНЕ ГИБЕЛИ САМШИТНИКОВ В РЕЗУЛЬТАТЕ ИНВАЗИИ *CYDALIMA PERSPECTALIS* WALKER (LEPIDOPTERA, CRAMBIDAE)

© 2023 Рапопорт И.Б., Горобцова О.Н.*, Чадаева В.А., Темботов Р.Х., Гедгафова Ф.В., Улигова Т.С., Хакунова Е.М.

Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, Нальчик, 360051, Россия;
e-mail: *ecology_lab@mail.ru

Поступила в редакцию 28.07.2022. После доработки 28.10.2022. Принята к публикации 20.11.2022

Рассмотрена ситуация, когда инвазия одного вида косвенно приводит к экосистемным последствиям большего масштаба. Работа проведена в реликтовой экосистеме Колхиды, флора и фауна которой сформировались более 15 миллионов лет назад. Исчезновение самшита вечнозелёного – эдификатора колхидских экосистем в краткосрочной перспективе не приводит к значимому изменению почвенных характеристик. Сукцессия растительных сообществ выражается в разрастании напочвенного покрытия аборигенных видов растений при активном вселении чужеродных видов. Сокращаются показатели семенного возобновления самшита, особенно на участках с низкой сомкнутостью древесного полога. Изучение распределения дождевых червей показывает общие топические предпочтения самшита и большинства видов крупных почвенных олигохет, предпочитающих затенённые станции и увлажнённые местообитания.

Ключевые слова: Юго-Западный Кавказ, инвазия, самшит вечнозелёный, сукцессия лесных экосистем, дерново-карбонатные почвы, дождевые черви.

DOI: 10.35885/1996-1499-15-4-40-54

Введение

В результате инвазии самшитовой огнёвки *Cydalima perspectalis* Walker (Lepidoptera, Crambidae) в 2013–2015 гг. на Черноморском побережье Кавказа оказались уничтожены естественные популяции самшита вечнозелёного *Buxus sempervirens* L. (= *Buxus colchica* Rojark), до недавнего времени формировавшего второй ярус лесов колхидского типа [Семагина, 1990; Дворецкая, 2010, 2016; Резчикова, 2017; Солтани, Рыбак, 2018]. Низкая инсоляция в травяно-кустарничковом ярусе при относительно разреженном древостое главных пород в значительной степени была обусловлена затенением со стороны *B. sempervirens* (в среднем 2134 шт./га взрослых деревьев и 995 шт./га подроста при средней высоте 1.94 м) [Чадаева, Пшегусов, 2020]. Элиминация самшитового древостоя привела к осветлению нижних ярусов леса и последующему интенсивному разрастанию кустарничков и травянистых растений [Солтани,

Рыбак, 2018; Акатова, Резчикова, Грабенко, 2019; Пшегусов, Чадаева, 2020], сформировавших плотный напочвенный покров на осветлённых участках с небольшой сомкнутостью древесного полога.

Затенение со стороны травяно-кустарничкового покрова и отсутствие поступления в почву семян *B. sempervirens* привели к значительному сокращению семенного возобновления вида. Так, если до массового усыхания самшитников число всходов составляло в среднем 32 тыс. шт./га [Дворецкая, 2010, 2016], то в 2018–2019 гг. этот показатель не превышал 4–20 шт./га, при максимальном значении – 320 шт./га [Чадаева, Пшегусов, 2020].

Самшитники произрастали преимущественно на дерново-карбонатных почвах, которые, несмотря на высокую стабильность почвенной системы, могут быть подвержены изменениям при трансформации напочвенного покрова и подлеска [Busse et al., 1996;

Wardle, Zackrisson, 2005; Wang et al., 2014; Горобцова и др., 2020]. Процессы, происходящие в почвах на фоне смены растительного покрова, а также их возможное влияние на семенное возобновление *B. sempervirens* не изучены. Не установлено влияние изменений, наблюдаемых при гибели самшита в дерново-карбонатных почвах и растительных сообществах, на дождевых червей. Распределение видов этой группы беспозвоночных зависит от климатических условий, агрегатного состояния и физико-химических свойств почвы. Их видовой состав и численность хорошо отражают особенности среды обитания. Поэтому структуру населения дождевых червей часто используют для характеристики местообитаний [Bouché, 1977; Singh, Schädler, Demetrio et al., 2020 и др.]. Влияние элиминации самшита на почвенные и фитоценотические показатели, фауну и население дождевых червей рассмотрено нами ранее [Горобцова, Цепкова и др., 2020; Pshegusov, Chadaeva, 2021; Rapoport et al., 2022].

Цель работы – проследить закономерности пространственной динамики почвенных и фитоценологических показателей, оценить их влияние на семенное возобновление самшита, а также фауну и структуру населения дождевых червей.

Материал и методика

Район исследований. Исследования проведены на Черноморском побережье российской части Кавказа в Кавказском государственном природном биосферном заповеднике им. Х.Г. Шапошникова на территории Хостинской тисо-самшитовой рощи. Тисо-самшитовая роща (40–520 м над ур. м.) занимает восточный склон г. Ахун, представляющую собой гряду верхнемеловых известняков, которые прорезаются поперечным ущельем р. Хоста с круто обрывающимися отвесными стенами. Повсеместно на территории рощи встречаются карсты в виде колодцев и провалов, а также скалистые обнажения известняков [Лазук и др., 1960]. Защищённость от поступления с севера холодных воздушных масс формирует влажный субтропический климат. Среднегодовая температура воздуха составляет +14.5 °С, сред-

няя температура июля и августа +22...+24 °С, января +5...+6.5 °С, длительность безморозного периода 8–10 месяцев. Среднегодовое количество осадков, выпадающих в основном в осенне-зимний период в виде дождя, – 1350 мм [Лазук и др., 1960; Рыбак, 2016], влажность воздуха – 70–90%.

Объекты исследований. Дерново-карбонатные почвы [Егоров и др., 1977] определяются как рендзины, карболитозёмы тёмногумусовые [Шишов и др., 2004] и *Rendzic Leptosols Eutric* (система WRB-2014, опубликованная в Едином Государственном реестре почвенных ресурсов России [Алябина и др., 2014]). Интразональные дерново-карбонатные почвы различного генезиса распространены в зоне бурых и серых лесных почв Большого Кавказа. На Северном Кавказе они занимают 1218 тыс. га или 4.3% от площади региона [Вальков и др., 1999]. Дерново-карбонатные почвы функционируют под различными растительными ассоциациями, в том числе и самшитовыми, на карбонатном элювии известняков, доломитов, мергелей. Основные почвообразовательные процессы, формирующие дерново-карбонатные почвы – выщелачивание, оглинивание, гумусонакопление [Вальков и др., 2008]. Дерново-карбонатные выщелоченные субтропические непромерзающие почвы исследуемых территорий обладают слабо дифференцированным профилем, мощность которого значительно варьирует, но преобладают среднемощные (гумусовые горизонты более 15 см, а общая мощность профиля 30–50 см); неоднородно окрашены; рыхлые; вскипают на нижней границе горизонта В; горизонт ВС может отсутствовать (А0-А1-В-Ск), а почвенный слой располагаться на плите (Дк) или элювио-делювии карбонатных пород.

Растительные сообщества, в которых ранее был распространён *B. sempervirens*, в основном представлены лесами из бука восточного *Fagus orientalis* Lipsky, ясеня обыкновенного *Fraxinus excelsior* L., липы бегониелистной *Tilia begoniifolia* Steven, граба восточного *Carpinus orientalis* Mill., граба обыкновенного *C. betulus* L., дуба грузинского *Quercus iberica* Steven., тиса ягодного *Taxus baccata* L., клёнов полевого *Acer laetum* C.A.

Меу. и светлого *A. campestre* L. Подлесок и напочвенный покров сформирован рассеянно произрастающими теневыносливыми видами: щитовником мужским *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, листовиком сколопендровым *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newman, кочедыжником женским *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, иглицей колхидской *Ruscus colchicus* Yeо, бузиной чёрной *Sambucus nigra* L., подлесником европейским *Sanicula europaea* L. с общим проективным покрытием (ОПП) не более 35% [Дворецкая, 2010, 2016; Резчикова, 2017; Солтани, Рыбак, 2018; Чадаева, Пшегусов, 2020]. На территории роши также распространены мертвопокровные участки леса с ОПП живого напочвенного покрова не более 5–10%.

Почвенная мезофауна. Среди почвенных беспозвоночных тисо-самшитовой роши, как и в большинстве наземных экосистем, по численности и биомассе преобладают дождевые черви [Raroport et al., 2022]. Почвообразующая деятельность крупных почвенных олигохет определяет многие аспекты жизни лес-

ного биогеоценоза, а виды, относимые к этой группе, являются ключевыми [Lavelle et al., 1997; Tiunov et al., 2006; Holdsworth, Frelich, Reich, 2007; Lavelle et al., 2007; Lavelle et al., 2016].

Методы исследований. В 2018–2020 гг. на участках с дерново-карбонатными почвами, где самшит доминировал во втором ярусе леса, составляя не менее 30–40% древостоя в целом, были заложены 20 пробных площадок (ПП). Размер ПП, учитывая немногочисленность всходов самшита, составил 400 м², что соответствует стандартным параметрам ПП при геоботаническом описании лесных фитоценозов [Жукова и др., 2008]. Диапазон высот в границах района исследований (между 43.31755° с. ш., 39.52518° в. д. и 43.52255° с. ш., 39.8773° в. д.) составил 51–146 м над ур. м., крутизна склонов – 5–10°, экспозиция склонов – северо-восточная. Характеристика растительного покрова на ПП включала определение формулы древостоя (соотношение числа стволов деревьев разных видов в баллах – от 1 до 10), сомкнутости крон деревьев

Таблица 1. Характеристика пробных площадок (Тисо-самшитовая роша, Черноморское побережье российской части Кавказа)

№ ПП	Формула древостоя	Сомкнутость крон	ОПП, %	Доминирующий вид в напочвенном покрове	Число всходов <i>B. colchica</i> , шт.
Пробные площадки 1-го типа					
1	6Я3Г1К	0.8	10	<i>Ruscus colchicus</i>	180
2	6Гр3Л2Я	0.9	5	<i>Dryopteris filix-mas</i>	42
3	9Г1Я	0.9	5	<i>Hedera colchica</i>	62
4	12Г	0.8	5	<i>Hedera colchica</i>	163
5	7Г2Б1К	0.8	10	<i>Ruscus colchicus</i>	205
6	6К3Я	0.8	10	<i>Sanicula europaea</i>	135
7	5Л4Г2Б	0.9	5	<i>Ruscus colchicus</i>	87
8	7Б3ТГр	1	2	<i>Ruscus colchicus</i>	46
9	8Б2Гр	0.8	5	<i>Hedera colchica</i>	68
10	4Б4Т2К	0.9	3	<i>Ruscus colchicus</i>	37
Пробные площадки 2-го типа					
11	5Гр2Я1Б	0.4	100	<i>Rubus anatolicus</i>	0
12	6Г2К1Т	0.7	70	<i>Ruscus colchicus</i>	1
13	6Г2Б1Т	0.7	95	<i>Vinca minor</i>	0
14	5Г2Я2К	0.6	80	<i>Ruscus colchicus</i>	2
15	7Я2Л	0.6	80	<i>Glechoma hederacea</i>	3
16	6Я2Л	0.5	100	<i>Geranium robertianum</i>	0
17	5Я3Л1Г	0.6	85	<i>Ruscus colchicus</i>	1
18	7Я1Гр	0.6	80	<i>Allium ursinum</i>	5
19	4Л3Гр1Я	0.4	100	<i>Rubus anatolicus</i>	0
20	5Л2Я1Гр	0.4	100	<i>Calystegia silvatica</i>	0

верхнего яруса (глазомерно – от 0.1 до 1 [Неронов, 2002]), ОПП (глазомерно) и доминантов живого напочвенного покрова (табл. 1).

Диагностику почв ПП проводили в соответствии с генетической классификацией [Егоров и др., 1977], международные названия почв даны согласно системе WRB-2014, [Алябина и др., 2014]. Смешанные образцы почвы каждой ПП отбирали методом конверта. На всех ПП провели исследование морфогенетических, физико-химических и биологических свойств верхних горизонтов (0–20 см) дерново-карбонатных почв, где наиболее активно протекают биологические процессы [Вальков и др., 1999]. Содержание органического углерода в почве определяли методом Тюрина в модификации Никитина, влажность и плотность почв – весовым методом, pH водной суспензии почвы – потенциометрически. Запас гумуса (ЗГ) в слое мощностью (h, м) 0.2 м рассчитали с использованием данных плотности сложения (d, т/м³) и содержания гумуса (C, %): $ZG = h \times d \times C \times 100$, т/га. Определение скорости базального (БД) и субстрат-индуцированного дыхания (СИД) проводили в соответствии с методическими разработками Ананьевой с соавторами [2011]. Прединкубацию образцов осуществляли при оптимальной влажности почв (60% ПВ) в течение семи суток при температуре 22 °С в полиэтиленовых пакетах с воздухообменом. Скорость СИД оценивали по скорости дыхания микроорганизмов после обогащения почвы глюкозой (0.2 мл/г сухой почвы; титр 0.05 г глюкозы) и инкубирования в течение четырёх часов при температуре 22 °С. Количество выделение углекислого газа также определяли в соответствии с методикой Галстяна [Галстян, 1974]. Скорость СИД для расчётов содержания углерода микробной биомассы (Смик) выражали в мкл CO₂/г почвы в час. Углерод микробной биомассы (Смик) рассчитывали по формуле: $S_{мик} (мкг\ C/г\ почвы) = СИД (мкл\ CO_2/г\ почвы/час) \times 40.04 + 0.37$ [Anderson, Domsch, 1978]. Содержание углерода микробной биомассы в общем углероде почвы рассчитывали как $S_{мик}/C_{орг}$, % [Ананьева и др., 2011]. Уровень активности каталазы определяли газометрическим методом, фосфатазы – колориметрически [Хазиев,

1982]. Оценка уровня ферментативной активности почв осуществлялась по шкалам Звягинцева [1978] и Гапонюк и Малахова [1985].

При оценке различий почвенных показателей ПП использовали t-критерий Стьюдента для независимых выборок (пакет программ Statistica 10). Уровень значимости – стандартный для биологических исследований ($p < 0.05$). Номенклатура видов дана в соответствии с базой The Plant List (TPL) [2022].

Дождевых червей учитывали согласно методике [Гиляров, 1975] из почвенно-зоологических проб 25×25 м² с 5–8-кратной повторностью. Собранные экземпляры хранили в 96%-м спирте. Морфо-экологические группы дождевых червей приведены по Перель [1975], классификация ареалов – согласно Городкову [1984]. Для изучения изменений в таксоценозах сравнили среднюю численность видов, морфо-экологических форм и зоогеографических групп дождевых червей. В расчётах использовали встречаемость – число проб, в которых отмечен вид, морфо-экологическая форма, зоогеографическая группа [Чернов, 1975], относительную численность (частоту) – долю вида, морфо-экологической формы, зоогеографической группы от общей численности дождевых червей на двух типах площадок. Индексы: биоразнообразие Шеннона, доминирования Симпсона и выровненности Пиелу рассчитали по Одуму [1975]. Изменчивость синэкологических индексов, количество видов дождевых червей в биогеоценозе и общей численности дождевых червей оценили с помощью коэффициента вариации CV. Чтобы сравнить коэффициенты вариации синэкологических показателей, биотопического видового богатства дождевых червей, использовали аппроксимативный F-тест [Forkman, 2005]. Разницу в относительном распространении видов, морфо-экологических и зоогеографических групп дождевых червей между таксоценозами, обитающими на двух типах пробных площадок оценили с помощью Z-test. Статистический анализ провели в PAST v. 3.12 [Hammer et al., 2001] и Statistica 10. Влияние физико-химических и биологических показателей почв на структуру населения дождевых червей изучили с помощью однофакторной Anova [Халафян, 2007].

Полученные результаты и их обсуждение

Растительная сукцессия. После гибели самшита в результате значительного осветления нижнего яруса леса практически монодоминантный напочвенный покров на отдельных участках (особенно с разреженным верхним ярусом) сформировали аборигенные и чужеродные виды: иглица колхидская *R. colchicus* (проективное покрытие 60–100%), ежевика священная *Rubus sanctus* Schreb. (покрытие 95–100%), герань Роберта *Geranium robertianum* L. (покрытие 85–100%), лук медвежий *Allium ursinum* L. (покрытие 85–90%), а также будра плющевидная *Glechoma hederacea* L., повой лесной *Calystegia silvatica* (Kit.) Griseb., барвинок малый *Vinca minor* L. и дюшенея индийская *Duchesnea indica* (Andrews) Focke (покрытие 80–100%). На пробных площадках зафиксировано в среднем 3 (1–8) чужеродных вида растений травяно-кустарничкового яруса, что составляет около 23% от общего видового богатства.

Изучение всхожести самшита показало, что все пробные площадки могут быть разделены на два типа, отличающихся по тенденциям динамики растительного покрова и числу всходов самшита (табл. 1). На ПП 1-го типа благодаря высокой сомкнутости крон деревьев верхнего яруса (0.8–1) не произошло существенного изменения уровня инсоляции в результате выпадения яруса из самшита. ОПП живого напочвенного покрова из рассеянно произрастающих *R. colchicus*,

D. filix-mas, *S. europaea* и т. д. не превышало 10%. В результате реализации почвенного банка жизнеспособных семян были отмечены всходы самшита высотой от 2–7 до 10–15 см. Соответственно, на ПП 1-го типа сохранились условия для прорастания семян и развития всходов *B. sempervirens*.

ПП 2-го типа отличались повышенным уровнем инсоляции под пологом участков леса, сомкнутость крон в верхнем ярусе которых не превышала 0.7. ОПП разросшегося живого напочвенного покрова на ПП 2-го типа составило 70–100%. Всходы *B. sempervirens* обнаружены не были или их число не превышало 3–5 шт.

Динамика почвенного компонента лесных экосистем. Для характеристики общих свойств дерново-карбонатных почв после гибели самшита получены средние показатели по совокупной выборке ПП (n=20) (табл. 2). Данные свидетельствуют, что исследуемые почвы функционируют при характерной для данного фациального подтипа нейтральной реакции почвенного раствора. Биологическая активность микробной биомассы и почвенных ферментов (каталазы – высокая, фосфатазы – средняя) способствует накоплению гумуса в верхних горизонтах (0–20 см). Почвы характеризуются как высоко гумусированные, обладающие активным микробным дыханием и очень высоким запасом углерода микробной биомассы (Смик). Содержание углерода микробной биомассы в общем органическом

Таблица 2. Средние значения параметров верхних горизонтов дерново-карбонатных почв (0–20 см) на пробных площадках двух типов

Показатель	Mean±Std.dev.
Плотность сложения, г/см ³	0.9±0.18
pH (H ₂ O)	7.2±0.5
Содержание гумуса, %	12.2±2.4
Запас гумуса в слое 0–20 см, т/га	239±14
Скорость БД, мкг СО ₂ /1г/ч	29.1±7.2
Скорость СИД, мкг СО ₂ /1г/ч	97.7±24.5
Содержание Смик, мкг С/1г	2152±541.3
Фосфатаза, мг Р ₂ О ₅ /100г/ч	33.4±10.3
Каталаза, мл О ₂ /1 г за 1 мин	13.9±2.9

Примечание: БД и СИД – скорость базального и субстрат-индуцированного дыхания; Смик – содержание углерода микробной биомассы; Mean±Std.dev. – среднее значение ±стандартное отклонение; n=20.

углероде почвы Смик/Сорг составляет 3%, располагаясь в границах оптимальных значений – 2–5% [Ананьева, 2003]. Следовательно, содержащаяся в почвах микробная биомасса справляется с переработкой органических остатков, попадающих в почву.

Анализ почвенных параметров ПП 1-го и 2-го типов подтверждает высокую микробиологическую и биохимическую активность дерново-карбонатных почв, способствующую накоплению в них органического вещества (табл. 3).

Верхние горизонты почв ПП обоих типов обладают рыхлым сложением, почвенные процессы происходят при нейтральной и сла-

бощелочной реакции, способствующей высокой активности каталазы и благоприятной для почвенных микроорганизмов. Свидетельством активно протекающей микробиологической деятельности в обоих случаях являются высокие значения скорости дыхания почвенной микробной биомассы (БД и СИД). В верхних горизонтах наблюдается накопление значительных запасов гумуса (153–250 т/га) и углерода микробной биомассы (Смик), а также оптимальное соотношение Смик/Сорг (2.5–4.7%). Для ПП 1-го и 2-го типов характерны также высокая и средняя активность биохимических процессов, катализируемых ферментом каталазой, из класса оксидоредук-

Таблица 3. Абсолютные значения параметров верхних горизонтов дерново-карбонатных почв (0–20 см) на пробных площадках двух типов

№ ПП	Плотность сложения, г/см ³	pH (H ₂ O)	Содержание гумуса, %	Скорость БД, мкг СО ₂ /1 г/ч	Скорость СИД, мкг СО ₂ /1г	Смик, мкг С/1г	Каталаза, мл О ₂ /1 г за 1 мин	Фосфатаза, мг Р ₂ О ₅ /100г/ч
ПП 1-го типа								
1	1.1	7.6	9.9	40.1	121.0	2677	17.2	26.4
3	1.0	7.7	9.2	30.6	90.8	2008	16.4	24.7
2	0.7	7.3	10.3	35.3	118.3	2617	11.8	26.1
4	1.1	8.0	10.9	26.6	90.8	2008	17.0	26.7
5	1.1	7.5	11.7	28.7	96.2	2226	15.3	26.9
6	0.8	6.8	15.4	27.1	107.3	2373	12.0	44.8
7	0.8	6.9	13.6	29.8	122.6	2412	11.7	38.1
8	1.0	7.2	10.8	36.1	95.3	2011	15.9	24.9
9	0.7	6.9	10.2	34.7	112.3	2528	12.3	25.8
10	1.1	6.6	10.8	38.8	117.7	2703	16.7	26.2
ПП 2-го типа								
11	1.1	6.6	16.2	17.9	74.3	1643	10.5	43.0
12	0.7	6.9	11.4	25.7	75.2	1663	17.4	38.9
13	1.1	6.7	12.4	23.2	58.7	1682	11.7	32.4
14	1.1	6.5	13.8	20.5	58.1	1204	14.2	36.3
15	0.7	7.0	14.4	26.9	107.3	2373	8.5	32.0
16	1.0	7.9	13.8	35.8	135.7	3002	16.6	28.3
17	0.7	7.1	14.4	25.4	82.4	2238	11.2	33.7
18	1.0	7.4	9.8	30.2	128.7	2975	12.3	25.4
19	0.7	7.2	16.2	26.1	108.9	1534	18.3	41.2
20	1.1	6.4	7.9	18.7	52.3	1156	11.5	67.1

Примечание: ПП – пробные площадки; БД и СИД – скорость базального и субстрат-индуцированного дыхания; Смик – содержание углерода микробной биомассы.

Таблица 4. Абсолютные значения параметров верхних горизонтов дерново-карбонатных почв (0–20 см) на пробных площадках двух типов

Показатель	ПП 1-го типа (n=10)	ПП 2-го типа (n=10)	t	p
Плотность сложения, г/см ³	0.94±0.2	0.92±0.2	0.24	0.81
pH (H ₂ O)	7.2±0.4	7.0±0.4	1.38	0.18
Содержание гумуса, %	11.3±1.9	13.0±2.7	-1.69	0.11
Скорость БД, мкг CO ₂ /1г/ч	32.7±4.8	25.0±5.4	3.37	0.00
Скорость СИД, мкг CO ₂ /1г/ч	107.2±12.8	88.2±30.1	1.84	0.08
Содержание Смик, мкг С/1г	2356±279	1947±669	1.79	0.09
Фосфатаза, мг P ₂ O ₅ /100г/ ч	29.1±6.7	37.8±11.7	1.11	0.28
Каталаза, мл O ₂ /1 г за 1 мин	14.6±2.4	13.2±3.3	-2.06	0.06

Примечание: ПП – пробные площадки; БД и СИД – скорость базального и субстрат-индуцированного дыхания; Смик – содержание углерода микробной биомассы. В таблице приведены среднее значение±стандартное отклонение; t – критерий Стьюдента для независимых выборок; p – вероятность нулевой гипотезы (различий между средними нет).

таз и гидролитическим ферментом фосфатазой, соответственно.

Таким образом, несмотря на динамику растительных сообществ после гибели самшита, дерново-карбонатные почвы сохраняют свойственные им параметры, характеризующиеся устойчивостью к внешним изменениям, по крайней мере, в краткосрочной перспективе. К такому выводу можно прийти также при сравнительном анализе средних значений почвенных параметров ПП 1-го и 2-го типа (табл. 4).

Разница в сомкнутости древостоя и ОПП живого напочвенного покрова практически не влияет на свойства почв исследуемых лесных участков. Средние значения большинства контролируемых почвенных параметров ПП 1-го типа сопоставимы с таковыми для ПП 2-го типа и не имеют статистически значимых различий ($p > 0.05$). Не наблюдается существенных различий как стабильных, генетически обусловленных показателей (плотность сложения, pH почвенной суспензии, содержание гумуса), так и более мобильных биологических параметров (микробные показатели, ферментативная активность), которые обычно первыми реагируют на происходящие в почвенной системе изменения. Исключение составил показатель скорости базального дыхания, более высокий в прохладных и тенистых условиях ПП 1-го типа. Возможно,

присутствует также некоторая тенденция к увеличению содержания гумуса и активности фосфатазы в почвах ПП 2-го типа на фоне разрастания живого напочвенного покрова и формирования дерновых горизонтов. В более долгосрочной перспективе развитие данной тенденции может привести к значимым отличиям исследуемых почв по показателям содержания гумуса и ферментативной активности.

В целом дерново-карбонатные почвы под погибшими самшитниками характеризуются генетически обусловленными физико-химическими свойствами и высокой биологической активностью, условия в них благоприятны для прорастания семян и дальнейшего развития всходов *B. sempervirens*. Слабое семенное возобновление *B. sempervirens* на ПП 2-го типа не является следствием изменения почвенных свойств, произошедших из-за гибели самшитников. Отсутствие достоверных различий в средних значениях исследуемых показателей, характеризующих ПП различного типа, может быть связано не только со стабильностью почвенной системы и слабым воздействием на неё изменений, произошедших после гибели *B. sempervirens*, но и с высоким пространственным варьированием почвенных показателей. На высокую вариабельность биологических почвенных параметров неоднократно указывали и другие

авторы [Вальков и др., 1999, 2008]. В условиях горного рельефа и разнообразия лесных экосистем почвы исследуемых территорий характеризуются достаточно широким спектром значений биохимических и микробиологических параметров даже в стабильных условиях функционирования.

Фауна и население дождевых червей.

Дождевые черви представлены десятью видами семейства Lumbricidae – *Aporrectodea jassyensis* (Michaelsen, 1891), *A. trapezoides* (Dugés, 1828), *A. handlirschi* (Rosa, 1897), *Dendrobaena attemsi* (Michaelsen, 1902), *D. nassonovi* (Kulagin, 1889), *D. schmidti* (Michaelsen,

Таблица 5. Видовой состав, численность (экз./м²), биотопическое распределение и принадлежность к зоогеографическим и морфо-экологическим группам дождевых червей на пробных площадках двух типов

ПП	Эдификатор фитоценоза	№	<i>D. schmidti</i>	<i>A. jassyensis</i>	<i>D. nassonovi</i>	<i>D. attemsi</i>	<i>H. patriarchalis</i>	<i>A. trapezoides</i>	<i>A. handlirschi</i>	<i>D. tellermanica</i>	<i>D. veneta</i>	<i>O. lacteum</i>	<i>M. phosphoreus</i>
1-го типа	<i>Fraxinus excelsior</i>	1	11±3	–	5±1	–	–	–	–	–	–	–	–
	<i>Carpinus orientalis</i>	2	20±4	16±3	–	16±4	12±3	–	–	–	–	–	–
	<i>Carpinus betulus</i>	3	5±2	27±5	–	5±1	–	–	–	–	–	–	–
		4	11±2	–	5±1	11±2	–	–	–	–	5±1	–	–
		5	12±3	8±1	–	8±1	12±3	–	4±1	–	–	–	–
	<i>Acer laetum</i>	6	–	16±3	8±1	8±1	–	40±10	–	–	8±1	32±6	–
	<i>Tilia begoniifolia</i>	7	–	–	4±1	–	–	8±2	8±2	–	–	–	–
	<i>Fagus orientalis</i>	8	5±1	20±4	36±6	–	36±6	–	–	–	–	–	–
		9	–	11±3	16±3	5±1	–	–	–	–	–	–	–
		10	22±6	3±1	3±1	6±2	53±8	–	–	–	–	–	–
2-го типа	<i>Carpinus orientalis</i>	11	8±2	–	4±1	4±1	–	–	–	4±1	–	–	–
	<i>Carpinus betulus</i>	12	5±1	5±1	–	5±1	–	–	–	–	–	–	5±1
		13	–	8±2	24±4	–	–	–	–	–	–	–	–
		14	5±1	5±1	–	–	–	–	–	–	–	–	21±4
	<i>Fraxinus excelsior</i>	15	35±8	6±2	–	–	–	–	–	–	6±2	–	–
		16	40±8	4±1	4±1	–	–	–	–	–	–	–	–
		17	19±5	–	=	–	–	–	–	–	–	–	–
		18	3±1	–	4±1	–	–	–	–	–	–	–	–
	<i>Tilia begoniifolia</i>	19	–	4±1	=	–	–	–	–	–	–	–	–
		20	–	20±5	–	–	–	–	4±1	–	–	–	–
Тип ареала			К-К	Ср	К-К	Ср	Ср	К	Ср	ВА	Ср	К	К
Морфо-экологическая группа			пм	с/п	н	п	с/п	с/п	с/п	с/п	п/п	с/п	п

Примечание: ПП – пробные площадки; № – № биогеоценоза; **полужирным** выделены доминирующие виды; зоогеографические группы: К-К – крымско-кавказские, Ср – средиземноморские, К – космополитные, ВА – восточноевро-азиатские; морфо-экологические группы: пм – полиморфный, с/п – собственно почвенный, н – норник, п/п – почвенно-подстилочный, п – подстилочный.

1907), *D. tellermanica* (Perel, 1966), *D. veneta* (Rosa, 1886), *Octolasion lacteum* (Örley, 1881), *Helodrilus patriarchalis* (Rosa, 1893) и одним видом семейства Acanthodrilidae – *Microscolex phosphoreus* (Dugés, 1837) (табл. 5).

Эндемизм фауны невысок – два вида субэндемики Крыма и Кавказа. Преобладание редких для России таксонов со средиземноморским типом ареала косвенно свидетельствует о тёплом климате местообитаний (табл. 5). *Dendrobaena tellermanica* – вид кавказского происхождения с восточноевразийским ареалом. Космополитов немного – менее 28% фауны, что в целом не характерно для других районов российского Кавказа [Рапопорт, 2013; Рапопорт, Тсеркова, 2019; и др.].

Среди морфо-экологических форм преобладают собственно почвенные дождевые чер-

ви. Небольшая представленность таксонов, питающихся на поверхности почвы – норников, почвенно-подстилочных и подстилочных видов, типична для территорий с переменным гидротермическим режимом [Рапопорт, Тсеркова, 2019]. *Dendrobaena schmidtii* – полиморфный вид, популяции которого отличаются окраской и габитусом, занимая разные экологические ниши.

На ПП 1-го типа подтверждено обитание 9 видов дождевых червей (табл. 5). Биотопическое видовое богатство 2–6 видов. Состав доминантов разнообразен: в зависимости от микроусловий в разных биогеоценозах доминируют все отмеченные виды, за исключением *D. veneta*.

На участках леса с небольшой сомкнутостью древесного яруса (ПП 2-го типа) отме-

Таблица 6. Z-критерий и статистическая значимость различий общей численности дождевых червей, относительной численности видов, зоогеографических и морфо-экологических групп дождевых червей на пробных площадках двух типов

Виды, зоогеографические и морфо-экологические группы, численность	Общая численность	ПП 1-го типа, <i>p</i>	ПП 2-го типа, <i>p</i>	Z*	Статистическая значимость
<i>D. schmidtii</i>	199	0.43	0.57	-1.98	0.048
<i>A. jassyensis</i>	153	0.66	0.34	3.96	<0.0001
<i>D. nassonovi</i>	112	0.68	0.32	3.81	0.00014
<i>D. attensi</i>	68	0.87	0.13	6.10	<0.0001
<i>H. patriarchalis</i>	113	1.00	–	–	–
<i>A. trapezoides</i>	52	0.92	0.08	6.06	<0.0001
<i>A. handlirshi</i>	12	1.00	–	–	–
<i>D. tellermanica</i>	10	–	1.00	–	–
<i>D. veneta</i>	13	1.00	–	–	–
<i>O. lacteum</i>	32	1.00	–	–	–
<i>M. phosphoreus</i>	26	–	1.00	–	–
Общая численность	790	0.68	0.32	10.12	<0.0001
Крымско-кавказский	311.00	0.52	0.48	0.71	n.s.
Средиземноморский	359.00	0.83	0.17	12.51	<0.0001
Восточноевразийский	10.00	–	1.00	–	–
Космополит	110.00	0.73	0.27	4.82	<0.0001
Собственно почвенные	0.66	0.34	597.00	7.82	<0.0001
Норники	0.68	0.32	112.00	3.81	0.00014
Почвенно-подстилочные	1.00	–	13.00	–	–
Подстилочные	0.87	0.13	68.00	6.10	<0.0001
Полиморфные	0.43	0.57	199.00	-1.98	0.048

Примечание: $z = (p-0.5)/\sigma$, $\sigma = \sqrt{(0.5(1-0.5)/N}$.

чены 7 видов. В таксоценах от 1 до 4 видов дождевых червей. В большинстве проб доминирует *D. schmidti*.

Сравнение выборок с помощью *Z*-test показало значимые различия между таксоценами дождевых червей двух типов площадок по всем изучаемым параметрам, за исключением относительной численности крымско-кавказских видов (табл. 6). Положительные значения *Z*-test с высокой статистической значимостью получены для общей численности дождевых червей, относительной численности *D. attemsi*, *A. trapezoides*, *A. jassyensis*, *D. nassonovi*, зоогеографических групп со средиземноморским и космополитным типом ареала и видов, относящихся к собственно почвенной, подстилочной и норной формам. Все перечисленные виды и морфологические и зоогеографические группы полнее представлены на ПП 1-го типа. На площадках 2-го типа достоверно выше относительная численность *D. schmidti*, и, соответственно, относительная численность полиморфной группы, о чем свидетельствуют отрицательные значения *Z*-теста и значение $p \leq 0.05$.

Таким образом, нулевая гипотеза об отсутствии различий относительной численности видов, большинства зоогеографических и морфо-экологических групп дождевых червей на двух типах площадок была отвергнута.

Изучение относительной численности (частоты) и встречаемости видов, хорологических и морфологических групп позволяет сделать выводы о распределении дождевых червей в пределах изученных биогеоценозов (рис. 1). Виды, особенно требовательные к влажности среды обитания – *H. patriarhalis* и *D. veneta* отмечены исключительно на ПП 1-го типа, как и два других вида – *A. handlirshi* и *O. lacteum* (рис. 1 а, б). Встречаются чаще

и составляют большую долю в общей численности на ПП 1 типа *D. mariupolienis*, *D. attemsi* и *A. trapezoides*.

Неморально-степной *D. tellermanica*, благодаря наличию диапаузы, хорошо приспособленный к перенесению неблагоприятных гидротермических условий, и собственно почвенный *M. phosphoreus* зарегистрированы нами только на ПП 2-го типа (рис. 1 а, б).

На ПП 2-го типа значительно ниже относительная численность и встречаемость средиземноморских видов (рис. 1 в, г). Распределение космополитов более агрегировано – они встречаются реже, но большей численностью. Как известно, большинство космополитных видов дождевых червей характеризуются поведенческой стратегией избегания неблагоприятных факторов среды.

У собственно почвенных видов при уменьшении сомкнутости древесного яруса (ПП 2-го типа) сокращается относительная численность, тогда как встречаются они примерно в том же количестве проб (рис. 1 д, е). У норников и, особенно, подстилочных видов, уменьшаются оба показателя. Полиморфный *D. schmidti* несколько более обилен на ПП 2-го типа, хотя встречаемость его остаётся прежней. Представитель почвенно-подстилочной морфо-экологической группы отмечен исключительно на ПП 1-го типа.

Синэкологические индексы, рассчитанные для таксоценов дождевых червей, показали их значительную вариабельность (рис. 2, табл. 7).

При коэффициенте вариации до 10% изменчивость слабая, при 11–25% – средняя, более 25% – сильная [Лакин, 1980]. У всех расчётных значений, за исключением индекса Пиелу (ПП 1-го типа), отмечена сильная изменчивость. В целом, варьирование индек-

Таблица 7. Коэффициент вариации синэкологических характеристик популяций дождевых червей на пробных площадках двух типов и результаты аппроксимативного F-теста ($dF=71$, $p \leq 0.05$) для коэффициентов вариации

Пробные площадки	Шеннона	Симпсона	Пиелу	Общая численность дождевых червей	Видовое богатство
ПП 1-го типа	27.27	35.73	16.59	59.2	31.2
ПП 2-го типа	75.47	43.24	59.07	53.2	43.2
Аппроксимативный F-Test	5.40	1.40	9.89	0.85	1.79

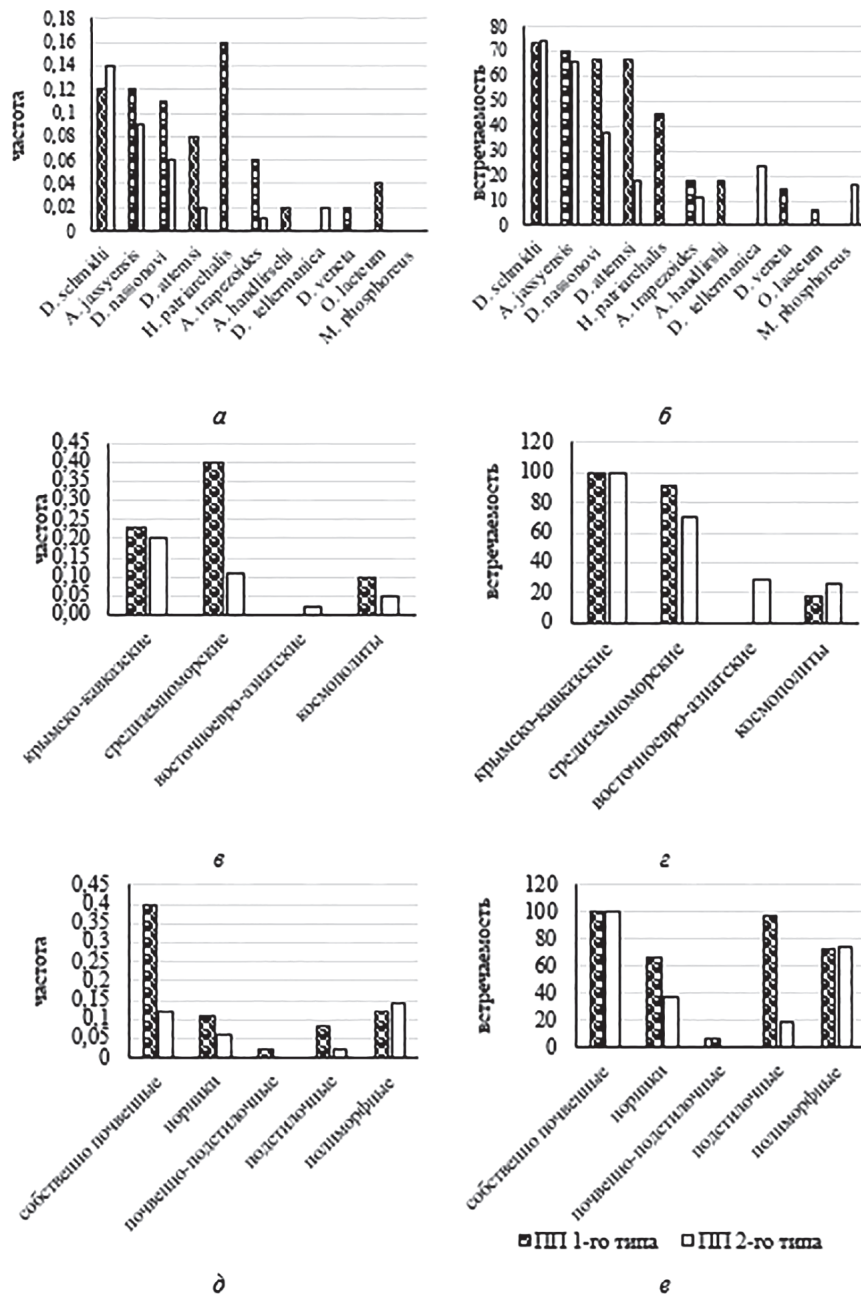


Рис. 1. Относительная численность (частота) и встречаемость видов (а, б), зоогеографических групп (в, г) и жизненных форм (д, е) дождевых червей на пробных площадках двух типов.

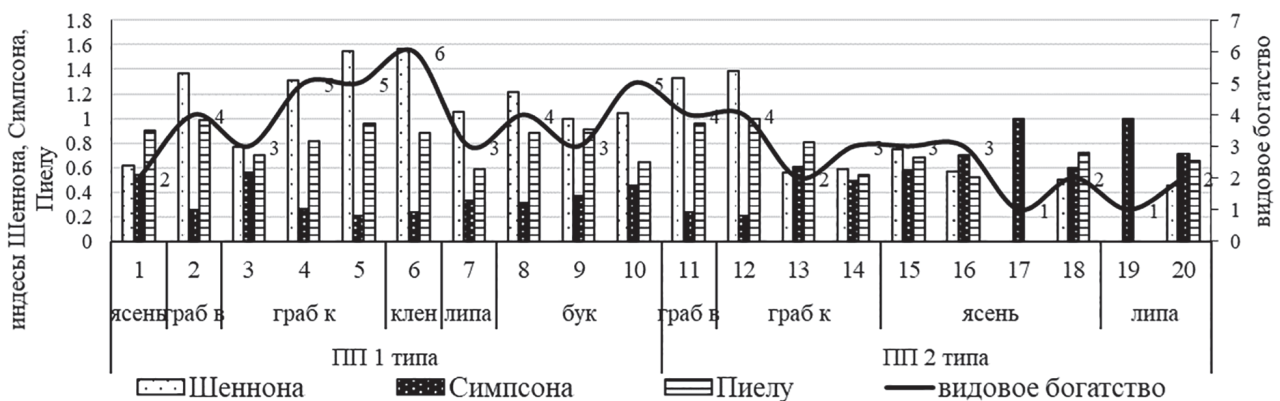


Рис. 2. Коэффициенты биоразнообразия (индекс Шеннона), доминирования (индекс Симпсона) и выравненности (индекс Пиелу) и видовое богатство дождевых червей на пробных площадках двух типов.

сов Шеннона, Симпсона и Пиелу в 1.2–3.6 раза выше на ПП 2-го типа, что косвенно свидетельствует о большей вариабельности условий микроместообитаний на участках с меньшей сомкнутостью древесного яруса. Сравнение двух коэффициентов вариации показывает, что различия в общей численности и индексах доминирования менее 1.5, то есть недостоверны [Forkman, 2005]. Значения апросимативного F-теста для индексов Шеннона, Пиелу и видового богатства достоверно указывают на существенные различия коэффициентов вариации синэкологических характеристик у таксоценов дождевых червей площадок разного типа.

Изучение зависимости характеристик фауны и населения дождевых червей от абсолютных значений изученных параметров верхних горизонтов дерново-карбонатных почв (0–20 см) в одномерной *Anova* на площадках двух типов не выявило ни одной пары зависимых переменных. Близка к достоверной ($F=2.5, p=0,07$) только зависимость относительной численности *O. lacteum* от содержания гумуса в почве.

Заключение

В настоящее время на отдельных лесных участках Черноморского побережья российской части Кавказа наблюдается естественное возобновление самшита, как следствие реализации почвенного банка семян. Исследованные пробные площадки можно разделить на два типа – первые, в пределах которых самшит возобновляется более успешно, и вторые, на которых всходы совсем не зарегистрированы, или их количество не превышает нескольких единиц. Наиболее интенсивное прорастание семян отмечено на затенённых участках леса с высокой сомкнутостью крон деревьев верхнего яруса и небольшим общим проективным покрытием травянистых и кустарничковых видов растений. На освещённых участках леса с общим проективным покрытием 70–100% возобновление самшита практически отсутствует.

Почвенные показатели лесных экосистем в настоящее время почти не оказывают влияния на прорастание семян и приживаемость всходов *B. sempervirens*. Свойства дерно-

во-карбонатных почв остаются благоприятными для дальнейшего развития самшитников. Стабильность почвенной системы может являться причиной того, что не установлено значимых различий между средними значениями изученных показателей, характеризующих ПП различного типа. Но возможно отсутствие достоверных различий связано и с высоким пространственным варьированием почвенных показателей, характерным для горных лесных экосистем. Тем не менее, намечающиеся тенденции увеличения биологической и ферментативной активности почв, содержания гумуса (следствие разрастания напочвенного покрова и формирования дерновых горизонтов) в более долгосрочной перспективе могут привести к определённым изменениям почвенных параметров и требуют дальнейшего изучения.

Высокая изменчивость численности и видового состава дождевых червей, отмеченная на обоих типах площадок, на наш взгляд, является отражением мозаичности условий микроместообитаний, что характерно для горного рельефа с выраженной сезонной динамикой выпадающих осадков. Косвенно подтверждает переменный режим расходования влаги преобладание в видовом богатстве видов со средиземноморским типом ареала и представителей собственно почвенной морфо-экологической группы.

На участках леса с большей всхожестью самшита многочисленны влаголюбивые дождевые черви и редкие для России таксоны со средиземноморским типом ареала, из морфо-экологических групп – виды, питающиеся на поверхности почвы. Высокие индексы биоразнообразия и выравненности, на наш взгляд, свидетельствуют о благоприятном для дождевых червей гидротермическом режиме. Там, где самшит почти не возобновляется, распределение космополитных видов агрегировано, встречаются монодоминантные таксоцены, выше вариабельность синэкологических индексов. Только здесь отмечен восточноевро-азиатский вид, адаптированный к перенесению засушливого периода.

Значимые различия между фауной и населением дождевых червей на площадках с

высокой и низкой численностью всходов самшита, по нашему мнению, отражают общие топические предпочтения большинства видов дождевых червей и самшита вечнозелёного, тяготеющих к затённым местообитаниям ввиду их большей влажности и защищённости от инсоляции.

Благодарности

Авторы благодарят сотрудников Хостинского участка Кавказского государственного биосферного заповедника им. Х.Г. Шапошникова за предоставленную возможность проведения исследований, Винокурова Н.Б., Ланцова В.И., Кармокова М.Х., Юсупова З.М. за активное участие в отборе почвенно-зоологических проб, А.Ю. Пузаченко – за помощь в освоении статистических методов.

Финансирование работы

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов РФФИ № 18-04-00961 и 20-54-56030 Иран_т, а также в рамках государственных заданий № 075-00347-19-00 по теме «Закономерности пространственно-временной динамики луговых и лесных экосистем в условиях горных территорий (российский Западный и Центральный Кавказ)» и № 122011900453-0 «Экология, биология видов и структурная организация сообществ ресурснозначимых беспозвоночных лесных экосистем Северного Кавказа».

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

Акатова Ю.С., Резчикова О.Н., Грабенко Е.А. Отклик биоценозов Хостинской тисо-самшитовой рощи на гибель самшита колхидского // Актуальные проблемы сохранения биоразнообразия и экологически сбалансированного природопользования на Западном Кавказе: Материалы междунар. конф. Нальчик, 2019. С. 94–95.

Алябина И.О., Андроханов В.А., Вершинин В.В. и др. Единый государственный реестр почвенных ресурсов России. Версия 1.0. М.: Почвенный ин-т им. В.В. Докучаева Россельхоз-академии, 2014. 768 с.

Ананьева Н.Д. Микробиологические аспекты самоочищения и устойчивости почв. М.: Наука, 2003. 223 с.

Ананьева Н.Д., Сусьян Е.А., Гавриленко Е.Г. Особенности определения углерода микробной биомассы почвы методом субстрат-индуцированного дыхания // Почвоведение. 2011. № 11. С. 1327–1333.

Вальков В.Ф., Казеев К.Ш., Колесников С.И. Методология исследования биологической активности почв на примере Северного Кавказа // Научная мысль Кавказа. Изд-во СКНЦВШ, 1999. № 1. С. 32–37.

Вальков В.Ф., Казеев К.Ш., Колесников С.И. Почвы юга России: генезис, география, классификация, использование и охрана. Ростов н/Д: Эверест, 2008. 276 с.

Галстян А.Ш. Ферментативная активность почв Армении. Ереван: Айастан, 1974. 275 с.

Гапонюк Э.И., Малахов С.В. Комплексная система показателей экологического мониторинга почв // Труды 4-го Всесоюзного совещания. Обнинск, июнь 1983. Л.: Гидрометеиздат, 1985. С. 3–10.

Гиляров М.С. Учёт крупных почвенных беспозвоночных (мезофауны) // Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975. С. 12–29.

Горобцова О.Н., Цепкова Н.Л., Улигова Т.С., Гедгафова Ф.В., Темботов Р.Х., Хакунова Е.М. Изменение биологических свойств дерново-карбонатных почв особо охраняемых территорий Западного Кавказа, вызванное усыханием *Vixus sempervirens* L // Учёные записки Казанского университета. Серия: Естественные науки. 2020. Т. 162. № 1. С. 162–179.

Городков К.Б. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон Европейской части СССР // Ареалы насекомых Европейской части СССР. Л.: Наука, 1984. С. 3–20.

Дворецкая Е.В. Влияние природно-климатических факторов на обилие и распределение подроста самшита колхидского // Лесоведение. 2010. № 4. С. 27–33.

Дворецкая Е.В. Характеристика древостоев *Vixus colchica* и их состояние с 2005 по 2009 год // Самшит колхидский: ретроспектива и современное состояние популяций: Науч. тр. Сочинского национального парка. М.: Буки Веди, 2016. Вып. 7. С. 41–53.

Егоров В.В., Иванова Е.Н., Фридланд В.М. Классификация и диагностика почв СССР. М.: Колос, 1977. 224 с.

Жукова А.И., Григорьев И.В., Григорьева О.И., Ледяева А.С. Лесное ресурсоведение. СПб.: СПбГЛТА, 2008. 213 с.

Звягинцев Д.Г. Биологическая активность почв и шкалы для оценки некоторых её показателей // Почвоведение. 1978. № 6. С. 48–54.

Лазук П.Д. Типы леса хостинской заповедной рощи. Труды Кавказского государственного заповедника. 1960. Вып. 6. С. 66–86.

Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1980. 293 с.

Неронов В.В. Полевая практика по геоботанике в средней полосе Европейской России. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2002. 139 с.

- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 186 с.
- Перель Т.С. Жизненные формы дождевых червей (*Lumbricidae*) // Журн. общ. биол. 1975. Т. 36. № 2. С. 189–202.
- Пшегусов Р.Х., Чадаева В.А. Распространение чужеродных видов растений в лесных сообществах тисо-самшитовой рощи Кавказского Государственного природного биосферного заповедника после гибели *Buxus colchica* Pojark // Российский журнал биологических инвазий. 2020. Том 13. № 4. С. 124–140.
- Рапопорт И.Б. Высотное распределение дождевых червей (*Oligochaeta, Lumbricidae*) в центральной части Северного Кавказа // Зоологический журнал. 2013. № 1. С. 3–10.
- Резчикова О.Н. Характер возобновления *Taxus baccata* на Западном Кавказе // Вестн. Адыгейского гос. ун-та. Сер. 4: Естественно-математические и технические науки. 2017. Вып. 3(206). С. 88–94.
- Рыбак Е.А. Общая характеристика климата и климатообразующих факторов района исследований // Самшит колхидский: ретроспектива и современное состояние популяций: Науч. тр. Сочинского национального парка. М.: Буки Веди, 2016. Вып. 7. С. 26–31.
- Семагина Р.Н. Растительность колхидских субтропических лесов Сочинского побережья Кавказа // Почвенно-биогеоценологические исследования: Тр. Кавказского государственного заповедника. М., 1990. Вып. 14. С. 33–44.
- Солтани Г.А., Рыбак Е.А. Прогнозирование направления сукцессии самшитников Черноморского побережья Кавказа // Социальные, экономические, технологические и экологические аспекты устойчивого развития регионов России: Сб. науч. статей Всерос. научн. конф. Сочи, 23–26 окт. Сочи: ИП Кривлякин С.П., типогр. «Оптима», 2018. С. 275–281.
- Хазиев Ф.Х. Системно-экологический анализ ферментативной активности почв. М.: Наука, 1982. 203 с.
- Халафян А.А., *Statistica 6*. Статистический анализ данных. М.: Бином-Пресс, 2007. 512 с.
- Чадаева В.А., Пшегусов Р.Х. Семенное возобновление самшита колхидского (*Buxus colchica* Pojark.) в условиях эпифитотии самшитников российской части Кавказа // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 2020. № 6. С. 55–73. DOI: 10.37482/0536-1036-2020-6-55-73
- Чернов Ю.И. Основные синэкологические характеристики почвенных беспозвоночных и методы их анализа // Методы почвенно-зоологических исследований / Под ред. М.С. Гилярова. М.: Наука, 1975. С. 198–213.
- Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
- Anderson J.P.E., Domsch K.H. A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils // Soil Biology and Biochemistry. 1978. Vol. 10. No. 3. P. 215–221.
- Bouché M.B. Stratégies lombriciennes. Soil Organisms as Components of Ecosystems // Eds. U. Lohm and T. Persson. Ecological Bulletin. 1977. Vol. 25. P. 122–132.
- Busse M.D., Cochran P.H., Barrett J.W. Changes in Ponderosa Pine Site Productivity following Removal of Understory Vegetation // Soil Science Society of America Journal. 1996. Vol. 60. 1614e1621. <https://doi.org/10.2136/sssaj1996.03615995006000060004x>
- Forkman F.J. Coefficients of Variation – an Approximate F-Test. Licentiate thesis. 2005. 63 p. ISSN 1652-3261. ISBN 91-576-6886-8.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. Palaeontologia Electronica 4. 2001. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Holdsworth A.R., Frelich L.E., Reich P.B. Regional extent of an ecosystem engineer: earthworm invasion in Northern hardwood forests // Ecological Applications. 2007. Vol. 17. P. 1666–1677.
- Lavelle P., Bignell D., Lepage M., Wolters V., Roger P., Ineson P., Heal O.W., Dhillon S. Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers // European Journal of Soil Biology. 1997. Vol. 33. P. 159–193.
- Lavelle P., Caro G., Hartmann C., Decaëns T., Barot S., Mora P., Mathieu J. Earthworms as key actors in self-organized soil systems // Ecosystem Engineers / Ed. K. Cuddington. Academic Press, 2007. P. 77–107.
- Lavelle P., Spain A., Blouin M., Brown G., Decaëns Th., Grimaldi M., Jiménez J.J., McKey D., Mathieu J., Velasquez E., Zangerlé A. Ecosystem Engineers in a Self-organized Soil: A Review of Concepts and Future Research Questions // Soil Science. 2016. Vol. 181. P. 101–109.
- Pshegusov R.H., Chadaeva V.A. Proliferation of alien plant species in forest communities of the Khosta Yew-boxwood grove of the Caucasus nature reserve after the destruction of *Buxus colchica* Pojark // Russian Journal of Biological Invasions. 2021. T. 12. No. 1. С. 102–115.
- Rapoport I.B., Puzachenko A.Yu., Csuzdi C., Tsepikova N.L. Preliminary estimation of the influence of *Cydalima perspectalis* invasion on the species composition and structure of earthworm population (*Oligochaeta: Lumbricidae, Acanthodrilidae*) in the range of *Buxus sempervirens* (Western Caucasus) // Russian Journal of Biological Invasions. 2022. Vol. 13. No. 1. P. 140–157.
- Rapoport I.B., Tsepikova N.L. Earthworm Populations (*Oligochaeta, Lumbricidae*) in the Basin of the Middle Reaches of the Bol'shaya Laba River (Northwestern Caucasus, Buffer Zone of Caucasian Nature Reserve) // Biology Bulletin. 2019. Vol. 46. No. 9. P. 12–29.
- Singh J., Schädler M., Demetrio W., Brown G.G., Eisenhauer N. Climate change effects on earthworms – a review // Soil organisms. 2020. Vol. 91(3). P. 113–137. <https://doi.org/10.25674/so91iss3pp114>
- The Plant List (TPL) // Available at: (<http://www.theplantlist.org>). Accessed 27 March 2022.
- Tiunov A.V., Hale C.M., Holdsworth H.M., 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 // Biological Invasions Belowground: Earthworms as Invasive Species / Ed. P.F. Hendrix. Dordrecht: Springer, 2006. P. 23–34.

Wang F., Zou B., Li H., Li Z. The effect of understory removal on microclimate and soil properties in two subtropical lumber plantations // Journal of Forest Research. 2014. Vol. 19(1). P. 238–243. <https://doi.org/10.1007/s10310-013-0395-0>

Wardle D.A., Zackrisson O. Effects of species and functional group loss on island ecosystem properties // Nature. 2005. Vol. 435. P. 806–810. <https://doi.org/10.1038/nature03611>

DYNAMICS OF FOREST ECOSYSTEM COMPONENTS IN THE BLACK SEA COAST OF THE CAUCASUS AGAINST THE BACKGROUND OF BOXWOOD DESTRUCTION AS A RESULT OF *CYDALIMA PERSPECTALIS* WALKER (LEPIDOPTERA, CRAMBIDAE) INVASION

© 2023 Rapoport I.B., Gorobtsova O.N.*, Chadaeva V.A., Tembotov R.H., Gedgafova F.V., Uligova T.S., Khakunova E.M.

Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories of the Russian Academy of Science,
Nalchik, 360051; Russia
e-mail: *ecology_lab@mail.ru

The situation when the invasion of one species indirectly leads to ecosystem consequences of a larger scale is considered. The work was carried out in the relict ecosystem of Colchis, the flora and fauna of which was formed more than 15 million years ago. Disappearance of boxwood, the edifier of Colchian ecosystems, in the short term has not led to a significant change in soil characteristics. The succession of plant communities was expressed by an increase in vegetation cover of native plant species under the active introduction of alien species. The rates of seed regeneration of boxwood decreased, especially in the areas with low density of tree canopy. The study of the distribution of earthworms showed the general topical preferences of boxwood sprouts and most species of large soil oligochaetes that prefer shaded stations and moistened habitats.

Key words: South-Western Caucasus, invasion, boxwood, forest ecosystem succession, sod-carbonate soils, earthworms.