

Почвенная мезофауна лесных экосистем в условиях крупного промышленного города

Soil macrofauna of forest ecosystems in a large industrial city

А.И. Ермаков, Е.Л. Воробейчик
A.I. Ermakov, E.L. Vorobeichik

Институт экологии растений и животных УрО РАН, ул. 8 Марта 202, Екатеринбург 620144 Россия. E-mail: ermakov@ipae.uran.ru; ev@ipae.uran.ru.

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, 8 Marta Str. 202, Yekaterinburg 620144 Russia.

Ключевые слова: почвенная мезофауна, беспозвоночные животные, дождевые черви, энхитреиды, паукообразные, многоножки, моллюски, трофическая структура, урбанизация, рекреация, атмосферное загрязнение, мегаполис, Екатеринбург.

Key words: soil macrofauna, invertebrates, Lumbricidae, Enchytraeidae, Arachnida, Myriapoda, Mollusca, trophic structure, urbanization, recreation, air pollution, metropolis, Yekaterinburg.

Резюме. Исследовано население почвенной мезофауны сосновых лесов естественного происхождения в черте крупного промышленного мегаполиса (г. Екатеринбург) и за его пределами. Участки контрастно различаются соотношением двух действующих факторов — урбанизации (загрязнение, фрагментация биотопов, вселение интродуцентов) и рекреации (механические нарушения почвенного и растительного покрова, уплотнение почвы, эвтрофикация). В городе более обильны энхитреиды, моллюски, стафилиниды, косянки и простигматные клещи; менее обильны личинки двукрылых и щелкунов; численность дождевых червей и пауков не меняется под действием урбанизации. Обилие (дождевые черви, косянки, стафилиниды) в условиях города перераспределено из подстилки в минеральные почвенные горизонты. Не выявлено какого-либо влияния на трофическую структуру населения ни урбанизации, ни рекреации. На фоне выраженного положительного влияния на почвенную мезофауну урбанизации, действие рекреации практически отсутствует.

Abstract. The soil macrofauna was investigated in pine natural forests within and beyond the boundaries of a large industrial metropolis in the Middle Urals (Yekaterinburg, Russia). Sample sites differ considerably due to two interrelated factors: urbanization (pollution, habitat fragmentation, introduced species appearance) and recreation (mechanical disturbances of the soil and vegetation cover, soil compaction, eutrophication). Enchytraeidae, Mollusca, Staphylinidae, Lithobiomorpha and Prostigmata are more abundant in the city and Diptera and Elateridae larvae are less abundant, but the numbers of earthworms and spiders do not change under the influence of urbanization. The abundance of earthworms, Lithobiomorpha and Staphylinidae is redistributed from the litter to mineral soil horizons in the city. Urbanization and recreation do not affect the trophic structure of the soil macrofauna. There is almost no effect of recreation on the soil macrofauna, whereas the influence of urbanization is noticeably positive.

Введение

Изменения окружающей среды под действием урбанизации давно привлекают внимание исследователей. Условия города — это «причудливое» сочетание как негативных для большинства групп биоты факторов (загрязнение токсикантами, утрата и фрагментация местообитаний, механическое нарушение почвенного и растительного покрова и пр.), так и благоприятных (менее контрастный и более тёплый микроклимат, эвтрофикация, появление новых типов местообитаний и пр.), причём один и тот же фактор может неодинаково действовать на разные группы организмов [Почвенные беспозвоночные ..., 1989; Ecology of the City..., 2004].

В условиях крупных промышленных городов основными составляющими антропогенной нагрузки можно считать комплексное действие урбанизации (химическое, тепловое и световое загрязнение, фрагментация биотопов, вселение интродуцентов и пр.) и рекреацию (прежде всего, механические нарушения почвенного и растительного покрова, уплотнение почвы, в некоторой степени эвтрофикация). Их строгое разделение крайне затруднительно, если вообще возможно, тем более что рекреацию можно рассматривать как одну из составляющих урбанизации. В то же время, в загородных лесах, используемых населением для отдыха, антропогенное воздействие представлено преимущественно рекреацией. Соответственно при сравнении загородных и городских лесов с контрастно различающимися уровнями рекреационной нагрузки можно попытаться разделить влияние рассматриваемых факторов. Решение этой задачи в первом приближении сводится к реализации схемы двухфакторного дисперсионного анализа.

Почвенная фауна городских экосистем — традиционный объект изучения как в почвенной зоологии, так и урбоэкологии [Криволицкий, 1978; Кузнецова, Криволицкий, 1982; Почвенные беспозвоночные ..., 1989; Клауснитцер, 1990; Писаревский, 1993; Покаржевский и др., 1993; Pižl, Josens, 1995; Соколова, 2006; Santorufo et al., 2012]. Уже в силу специфики своего местообитания, беспозвоночные почвенного и подстилочного ярусов в большей степени по сравнению с другими организмами сталкиваются с прямым и косвенным действием урбанизации. Кроме того, в условиях города формируются специфические почвы — урбанозёмы, которые отличаются от зональных совокупностью морфологических, физико-химических и биологических свойств [Криволицкий, 1994]. Следствием этого может быть трансформация животного населения городских почв.

Наиболее популярный объект почвенно-зоологических исследований в мегаполисах — герпетобионтные беспозвоночные (жесткокрылые, паукообразные, многоножки и др.), учитываемые почвенными ловушками [Klausnitzer, Richter, 1983; Gibb; Hochuli, 2002; Weller, Ganzhorn, 2004; Niemelä, Kotze, 2009; Magura et al., 2010; Бельская, Золотарёв, 2012]. Работы, посвящённые собственно педобионтам, касаются в основном искусственных почв газонов (так называемых конструкторозёмов), а также городских парков [Писаревский, 1993; Ecology of the City..., 2004; Smith et al., 2006; Schlaghamerský, Pižl, 2009], причём основной акцент сделан на анализе крайних стадий антропогенной дигрессии. Другая характерная черта большинства таких работ — анализ влияния только какого-либо одного фактора, действующего в городе, — либо загрязнения, либо фрагментации биотопов, либо рекреации.

В данной работе мы сравниваем население почвенной мезофауны лесных экосистем в пределах г. Екатеринбурга и за его границами. Екатеринбург — крупный промышленный мегаполис Среднего Урала площадью 50 тыс. га и с населением около 1,4 млн. жителей — относят к числу сильно загрязнённых городов России [Стурман, 2008]. В 2010 г. атмосферные выбросы составили около 190 тыс. т поллютантов (соединений серы, углерода и азота, минеральной пыли, тяжёлых металлов). Наибольший вклад в загрязнение атмосферы (до 85 %) вносит городской автотранспорт [Стурман, 2008; Государственный доклад ..., 2011]. В последние пять лет наметилась тенденция роста уровня загрязнения.

Почти треть (15,3 тыс. га) территории Екатеринбурга занимают лесопарки и городские леса, большинство из которых естественного происхождения. Окружающие Екатеринбург леса также преимущественно естественного происхождения. Это даёт возможность реализовать подход с разделением действия рекреации и урбанизации на биоту.

На сегодняшний день изученность почвенной мезофауны Екатеринбурга крайне слабая: удовлет-

ворительно исследованы лишь жесткокрылые — жужелицы [Козырев, 1989, 1991] и шелкокуны [Сердюк, 2008], а посвящённые всему комплексу педобионтов публикации единичны [Вершинина, 2011]. Это контрастирует с другими крупными российскими городами, например Москвой [Криволицкий, 1978; Кузнецова, Криволицкий, 1982; Покаржевский и др., 1993], Казанью [Шулаев и др., 2002; Богданов, Хабибуллина, 2008], Костромой [Соколова, 2006, 2009] и др.

Материалы и методы

Работы проведены в июле 2011 г. на четырёх участках с разным соотношением напряжённости рассматриваемых факторов — урбанизации (U) и рекреации (R). Два урбанизированных участка расположены в черте г. Екатеринбурга: дендрарий — более 50 лет закрытый для посещения населением фрагмент леса на территории Ботанического сада УрО РАН (U+R–) и, расположенный рядом, но отличающийся высокой рекреационной нагрузкой лесопарк Юго-Западный (U+R+). Два других участка расположены в 16 км к юго-западу от границы Екатеринбурга — практически не посещаемый населением лес вблизи оз. Глухое (U–R–) и активно посещаемая территория вблизи оз. Чусовское (U–R+). По основным экологическим характеристикам участки сопоставимы друг с другом, но закономерно различаются рядом почвенных и геоботанических параметров (табл. 1). Из важных для почвенной фауны аспектов укажем, что в городе в 1,5 раза меньше мощность подстилки, на 0,9 ед. рН ниже кислотность и в 1,8 раза больше влажность почвы.

На всех участках представлены сосновые высокополнотные леса со средним возрастом деревьев 120–140 лет [Шавнин и др., 2010]. В условиях города в древостое хорошо развитом подлеске [Толкач, Добровторская, 2011] значительно присутствие адвентивных видов, используемых в озеленении (клён американский, яблоня ягодная, сирень обыкновенная, черёмуха Маака, ирга колосистая, кизильник блестящий). В травяном покрове в городе доминируют синантропные нитрофилы: будра плющевидная и крапива двудомная [Золотарёва и др., 2012], что косвенно свидетельствует о высоком содержании азота в почве. Развитие подлеска приводит к существенно большему затенению городских участков: суммарная сомкнутость крон кустарников и деревьев достигает 75–85 %, тогда как в загородных лесах — только 20 %, следствием этого можно считать меньшее обилие травяно-кустарничкового яруса, а также большую влажность почвы. На подверженных рекреации участках сформирована дорожно-тропиночная сеть, достигающая 40 % от общей площади.

На каждом участке заложили по 3 пробных площади размером 25×25 м, удалённые друг от друга на 100 м и более. Отбор почвенных монолитов для

Таблица 1. Характеристика исследуемых участков
Table 1. Characteristics of the studied sites

Параметр	Участок			
	U+R-	U+R+	U-R-	U-R+
Относительная полнота древостоя [Шавнин и др., 2010]	0,9-1	0,8-0,9	0,9-1,1	0,7-0,9
Площадь рекреационных нарушений, % (данные предоставлены О.В. Толкач)	1-3	11-16	0-5	32-39
Сомкнутость крон, % [Золотарёва и др., 2012]:				
кустарникового яруса	75,0-80,0	80,0-85,0	0	0,5-20,0
древесного яруса	35,0-50,0	35,0-45,0	55,0-75,0	50,0-55,0
Проективное покрытие, % [Золотарёва и др., 2012]:				
мохового яруса	5,0-20,0	3,0-12,5	10,0-15,0	0,5-3,0
травяно-кустарничкового яруса	20,0-45,0	35,0-50,0	70,0-85,0	60,0-70,0
Мощность подстилки, см (данные предоставлены С.Ю. Кайгородовой)	0,8-0,9	0,8-1,0	1,2-1,8	1,2-1,7
pH водный подстилки (данные предоставлены С.Ю. Кайгородовой)	5,5-5,9	5,5-5,9	5,2-5,4	5,0-5,5
Объёмная влажность почвы, % (данные предоставлены П.Г. Пищулиным)	29,6	32,6	12,5	20,8

учёта почвенной мезофауны проводили при относительно сходных погодных условиях: вне города 1.07.2011, в городе — 18.07 (лесопарк Юго-западный) и 22.07 (дендрарий). Площадь пробы равнялась 1/25 м² (20×20 см); глубина составляла 20–30 см (в зависимости от глубины встречаемости животных). Все оценки обилия в дальнейшем пересчитывали на 1 м². Для анализа вертикального распределения каждую пробу при отборе делили на два слоя — лесную подстилку и минеральные горизонты почвы; слои анализировали отдельно. На каждой пробной площади было отобрано 10 почвенных монолитов, размещённых случайно вне дорожно-тропиночной сети и не ближе 0,5 м до стволов деревьев. Монолиты отбирали в пластиковые пакеты, ручную выборку и фиксацию беспозвоночных осуществляли в лабораторных условиях. До момента разбора упакованные монолиты хранили при температуре 12 °С в среднем 2–3 дня, но не более 7 суток. Общий объём материала составил 120 проб и около 4,6 тыс. экз. животных. Определение беспозвоночных вели, в основном, до семейства по «Определителю...» [1964].

При анализе трофической структуры населения беспозвоночных выделяли зоофагов, фитофагов, сапрофагов, сапрофитофагов и миксофагов. Состав этих групп основывался на преимущественной трофической специализации представителей надвидовых таксонов. Зоофаги представлены губоногими многоножками, пауками, сенокосцами, жесткокрылыми (сем. Carabidae, Cantharidae, Staphylinidae) и полужесткокрылыми; отнесение стафилинид и клопов к этой группе оправдано тем, что среди них численно доминировали хищники (подсем. Aleocharinae среди Staphylinidae, сем. Anthicoridae и Lygaeidae среди Heteroptera); в группу зоофагов условно включены также паразитические перепончатокрылые. К фитофагам отнесены равнокрылые

(отр. Sternorrhyncha и Auchenorrhyncha), личинки чешуекрылых и жуков (сем. Chrysomelidae и Curculionidae), к сапрофагам — дождевые черви, энхитреиды, двупарноногие многоножки, личинки некоторых длинноусых двукрылых; к сапрофитофагам — моллюски. В группу со смешанным типом питания (миксофаги) включены двухвостки сем. Campodeidae, сенокосцы, личинки щелкунов и почвенные клещи отр. Prostigmata. Остальные беспозвоночные, включая таксоны с невыясненной трофикой, составили группу «прочие».

Результаты и обсуждение

Мезофауну почв исследуемого района формируют представители трёх типов беспозвоночных — Annelida, Arthropoda и Mollusca (табл. 2, 3).

Численность кольчатых червей составляет 37–58 % от общего обилия мезофауны, причём соотношение Lumbricidae и Enchytraeidae сильно варьирует между участками. Дождевые черви представлены 4 видами: типично почвенным *Aporrectodea caliginosa* (Savigny, 1826), почвенно-подстилочными *Perelia diplotetratheca* (Perel, 1976) и *Eisenia nordenskioldi* (Eisen, 1879), подстилочным *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826).

Членистоногие составляют 45–70 % от численности населения мезофауны, при относительно равной представленности насекомых (14–34 %) и паукообразных (12–26 %). Многоножки, главным образом Chilopoda, немногочисленны (4–12 %). Такого же порядка составляет обилие почвенных моллюсков — на всех участках их доля не превышает 10 %.

Общее обилие почвенной мезофауны значимо выше (в 1,1–2,7 раза) в городе (табл. 4), что определяется более высокой численностью энхитреид (в 1–100 раз), косянок (в 0,4–20 раз), моллюсков (в 0,5–12,5 раз), протистогнатных клещей (в 1–10

Таблица 2. Численность (среднее \pm ошибка, экз./м², учётная единица — проба, $n=10$) основных групп почвенной мезофауны на участках в городе

Table 2. The number (mean \pm standard error, specimens/m², soil sample was used as a statistical unit, $n = 10$) of the main groups of soil macrofauna within sites located in the city

Таксон	Участок, площадка					
	Дендрарий (U+R-)			Лесопарк Юго-Западный (U+R+)		
	ПП4	ПП5	ПП6	ПП1	ПП2	ПП3
Lumbricidae, черви	240,0 \pm 15,9	247,5 \pm 29,9	177,5 \pm 15,6	177,5 \pm 23,8	275,0 \pm 37,4	252,5 \pm 27,9
Lumbricidae, коконы	47,5 \pm 13,4	62,5 \pm 13,3	57,5 \pm 12,3	62,5 \pm 17,4	22,5 \pm 9,0	102,5 \pm 20,4
Enchytraeidae	165,0 \pm 30,2	562,5 \pm 504,9	85,0 \pm 32,1	195,0 \pm 127,3	160,0 \pm 78,9	482,5 \pm 228,0
Arachnoidea	32,5 \pm 14,6	92,5 \pm 24,3	55,0 \pm 12,6	35,0 \pm 17,0	55,0 \pm 12,6	57,5 \pm 18,0
Acariformes	240,0 \pm 39,7	325,0 \pm 54,2	195,0 \pm 19,6	107,5 \pm 17,0	92,5 \pm 15,8	110,0 \pm 26,0
Lithobiidae	40,0 \pm 12,3	32,5 \pm 11,2	27,5 \pm 5,5	32,5 \pm 11,8	22,5 \pm 7,5	47,5 \pm 14,8
Geophilidae	32,5 \pm 10,0	65,0 \pm 16,3	10,0 \pm 5,2	30,0 \pm 8,5	55,0 \pm 22,9	17,5 \pm 6,2
Diplopoda	2,5 \pm 2,4	12,5 \pm 8,1	-	-	-	2,5 \pm 2,4
Diplura	10,0 \pm 5,2	20,0 \pm 8,5	20,0 \pm 9,9	45,0 \pm 12,1	5,0 \pm 3,2	35,0 \pm 11,3
Heteroptera, i+l	20,0 \pm 10,5	22,5 \pm 10,3	17,5 \pm 5,1	7,5 \pm 3,6	12,5 \pm 5,3	17,5 \pm 7,9
Auchenorhyncha, i+l	2,5 \pm 2,4	12,5 \pm 5,3	25,0 \pm 10,0	45,0 \pm 32,6	20,0 \pm 12,1	12,5 \pm 7,3
Stenomorphyncha, i+l	-	15,0 \pm 9,5	5,0 \pm 3,2	25,0 \pm 21,2	5,0 \pm 3,2	32,5 \pm 13,7
Carabidae, i+l	7,5 \pm 5,1	5,0 \pm 3,2	15,0 \pm 5,2	2,5 \pm 2,4	-	7,5 \pm 3,6
Staphylinidae, i+l	52,5 \pm 9,0	85,0 \pm 12,8	100,0 \pm 27,4	82,5 \pm 13,7	177,5 \pm 60,5	97,5 \pm 23
Elateridae, l	2,5 \pm 2,4	-	7,5 \pm 3,6	2,5 \pm 2,4	5,0 \pm 4,7	10,0 \pm 5,2
Cantharidae, l	5,0 \pm 3,2	7,5 \pm 3,6	12,5 \pm 9,5	-	-	7,5 \pm 3,6
Curculionidae, l	5,0 \pm 3,2	5,0 \pm 3,2	-	-	-	7,5 \pm 3,6
Прочие Coleoptera, i+l	12,5 \pm 4	17,5 \pm 6,2	27,5 \pm 7,5	5,0 \pm 3,2	15,0 \pm 6,3	-
Psocoptera, i+l	2,5 \pm 2,4	12,5 \pm 7,3	17,5 \pm 7,1	32,5 \pm 14,6	10,0 \pm 5,2	12,5 \pm 4,0
Hymenoptera Symphyta, l+p	52,5 \pm 13,9	25,0 \pm 7,1	42,5 \pm 15,8	27,5 \pm 7,5	27,5 \pm 9,0	52,5 \pm 12,0
Hymenoptera Apocrita, i	10,0 \pm 3,9	12,5 \pm 5,3	10,0 \pm 5,2	10,0 \pm 3,9	5,0 \pm 3,2	12,5 \pm 9,5
Lepidoptera, l+p	5,0 \pm 3,2	2,5 \pm 2,4	10,0 \pm 3,9	-	-	-
Diptera, l	2,5 \pm 2,4	-	7,5 \pm 5,1	5,0 \pm 3,2	10,0 \pm 3,9	2,5 \pm 2,4
Прочие Insecta, i+l	7,5 \pm 5,1	10,0 \pm 7,2	7,5 \pm 3,6	2,5 \pm 2,4	-	10,0 \pm 9,5
Mollusca	92,5 \pm 30,0	45,0 \pm 16,1	25,0 \pm 9,4	15,0 \pm 8,1	22,5 \pm 7,5	52,5 \pm 14,8
Все группы	1090,0 \pm 99,5	1697,5 \pm 561,6	957,5 \pm 91,9	947,5 \pm 185,1	997,5 \pm 132,3	1442,5 \pm 233,6

Здесь и в табл. 3 и 4 для насекомых приведены учитываемые стадии развития: i — имаго, l — личинка, p — куколка. Прочерк означает отсутствие группы. ПП — пробная площадь (цифра — рабочее обозначение её порядкового номера).

раз) и стафилинид (в 1–3,5 раза). Такую реакцию логично связать с большей влажностью и более высоким содержанием азота в почвах городских лесов. Эти причины возрастания обилия беспозвоночных в городе в числе прочих называют многие исследователи [Pouyat et al., 1997; Steinberg et al., 1997; Smetak et al., 2007]. В свою очередь повышенное содержание азота в почве можно считать следствием вселения под полог соснового леса лиственных интродуцентов, опад которых из-за более высокого качества разлагается быстрее, что ускоряет круговорот биогенов [Scott, Binkley, 1997]. Положительный эффект лиственного опада на почву хвойного леса был неоднократно документирован [Fried et al., 1990; Ogden, Schmidt, 1997; Jerabkova

et al., 2006]. Более высокую влажность почв городских участков также можно связать с наличием большого количества успешно натурализовавшихся адвентивных видов в составе подлеска, что привело к существенному затенению нижних ярусов растительности [Золотарёва и др., 2012] и поверхности почвы, а следовательно, к уменьшению потери влаги.

С другой стороны, зарегистрированный нами факт большего обилия беспозвоночных в городских почвах противоречит результатам изучения мезопедобионтов лесопарков Екатеринбурга, проведённого незадолго до наших учётов [Вершинина, 2011]. Интересно, что самая высокая плотность населения мезофауны, выявленная цитируемым ав-

Таблица 3. Численность (среднее \pm ошибка, экз./м², учётная единица — проба, $n=10$) основных групп почвенной мезофауны на участках за городомTable 3. The number (mean \pm standard error, specimens/m², soil sample was used as a statistical unit, $n = 10$) of the main groups of soil macrofauna within sites located out of the city

Таксон	Участок, площадка					
	Оз. Глухое (U–R–)			Оз. Чусовское (U–R+)		
	ПП7	ПП8	ПП9	ПП10	ПП11	ПП12
Lumbricidae, черви	215,0 \pm 19,4	277,5 \pm 19,5	190,0 \pm 30,2	197,2 \pm 26,5	265,0 \pm 38,4	120,0 \pm 26,2
Lumbricidae, коконы	62,5 \pm 16,7	47,5 \pm 14,8	62,5 \pm 17,4	41,7 \pm 11	52,5 \pm 16,8	55,0 \pm 14,1
Enchytraeidae	10,0 \pm 5,2	-	50,0 \pm 24,5	13,9 \pm 11,1	5,0 \pm 3,2	97,5 \pm 49,7
Arachnoidea	32,5 \pm 12,8	125,0 \pm 24	77,5 \pm 17,8	88,9 \pm 17,2	57,5 \pm 16,6	90,0 \pm 12,8
Acariformes	32,5 \pm 12,8	40,0 \pm 8,1	42,5 \pm 9,4	61,1 \pm 15,7	110,0 \pm 21	32,5 \pm 6,2
Lithobiidae	37,5 \pm 10,8	20,0 \pm 8,5	70,0 \pm 13,1	5,6 \pm 3,7	10,0 \pm 3,9	2,5 \pm 2,4
Geophilidae	40,0 \pm 10,7	25,0 \pm 9,4	27,5 \pm 9,7	44,4 \pm 16	22,5 \pm 6,6	20,0 \pm 6,9
Diplopoda	-	-	-	5,6 \pm 3,7	-	-
Diplura	-	-	-	-	-	-
Heteroptera, i+l	15,0 \pm 8,1	32,5 \pm 10,0	60,0 \pm 16,3	25,0 \pm 11,0	10,0 \pm 6,3	20,0 \pm 5,9
Auchenorhyncha, i+l	5,0 \pm 3,2	15,0 \pm 7,2	2,5 \pm 2,4	-	15,0 \pm 9,5	-
Stenomorphyncha, i+l	27,5 \pm 8,3	17,5 \pm 7,1	30,0 \pm 13,1	27,8 \pm 14,1	30,0 \pm 10,5	10,0 \pm 5,2
Carabidae, i+l	10,0 \pm 7,2	2,5 \pm 2,4	-	5,6 \pm 3,7	7,5 \pm 5,1	7,5 \pm 3,6
Staphylinidae, i+l	50,0 \pm 13,2	30,0 \pm 6,9	45,0 \pm 8,5	47,2 \pm 15,8	22,5 \pm 6,6	25 \pm 11,7
Elateridae, l	27,5 \pm 7,5	17,5 \pm 6,2	20,0 \pm 5,9	22,2 \pm 14,1	42,5 \pm 11,8	27,5 \pm 6,6
Cantharidae, l	2,5 \pm 2,4	5,0 \pm 4,7	10,0 \pm 5,2	11,1 \pm 8,4	10,0 \pm 7,2	2,5 \pm 2,4
Curculionidae, l	2,5 \pm 2,4	7,5 \pm 3,6	-	5,6 \pm 3,7	-	-
Прочие Coleoptera, i+l	12,5 \pm 5,3	20,0 \pm 7,7	15,9 \pm 3,9	38,9 \pm 12,6	12,5 \pm 7,3	25,0 \pm 8,7
Psocoptera, i+l	-	-	-	-	-	-
Hymenoptera Symphyta, l+p	30,0 \pm 8,5	32,5 \pm 6,2	32,5 \pm 9,4	13,9 \pm 6,1	50,0 \pm 15	25,0 \pm 9,4
Hymenoptera Apocrita, i	25,0 \pm 8,7	22,5 \pm 5,5	35,0 \pm 11,3	47,2 \pm 11,4	25,0 \pm 7,9	27,5 \pm 5,5
Lepidoptera, l+p	7,5 \pm 3,6	5,0 \pm 3,2	7,5 \pm 3,6	2,8 \pm 2,8	7,5 \pm 5,1	2,5 \pm 2,4
Diptera, l	7,5 \pm 3,6	67,5 \pm 13,3	37,5 \pm 8,8	5,6 \pm 3,7	20,0 \pm 7,7	5,0 \pm 3,2
Прочие Insecta, i+l	-	-	-	-	-	2,5 \pm 2,4
Mollusca	15,0 \pm 9,5	7,5 \pm 3,6	10,0 \pm 3,9	11,1 \pm 6,1	15,0 \pm 7,2	30,0 \pm 10,5
Все группы	667,5 \pm 57,6	817,5 \pm 44,7	825 \pm 62,8	722,2 \pm 79	790 \pm 81	627,5 \pm 67,3

тором, была равна всего 105 экз./м², что на порядок величины меньше зарегистрированных нами значений (600–1700 экз./м²). Скорее всего, это связано с различиями в методике сбора материала: разбор проб в полевых условиях, использованный в работе С.Д. Вершининой [2011], часто ведёт к существенному непреднамеренному недоучёту многих групп. Впрочем, нельзя исключить, что разница может быть связана с межгодовой и пространственной изменчивостью животного населения.

Вместе с тем, в цитируемой работе отмечен факт возрастания обилия отдельных групп по мере увеличения урбанизации: в 2 раза — Lumbricidae, в 1,5 раза — Chilopoda и личинок двукрылых; только в городе были отмечены мокрицы. Последняя группа в целом характерна для городских почв [Vilšičs et al., 2007; Алексанов, 2008], что связывают с боль-

шим содержанием в них обменных оснований, в основном кальция.

В наших учётах мокрицы отсутствуют, но только в почвах города встречены представители отр. Psocoptera и Diplura (исключительно сем. Campodeidae). Наиболее вероятная причина отсутствия мокриц в наших учётах связана со специфической биотопической преференцией и пятнистым характером пространственного распределения этой группы в урбаноценозах. По нашим наблюдениям в рудеральных местообитаниях и на селитебной территории Екатеринбурга, в непосредственной близости от исследованных участков, мокрицы *Porcellio scaber* Latr. образуют многочисленные и стабильные скопления. Подобные факты синантропности мокриц приведены во многих работах [Jędrzycki, 1979; Ecology of the City ..., 2004;

Таблица 4. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа различий обилия таксономических и участия трофических групп мезофауны на исследуемых участках

Table 4. The results from a two-way ANOVA of the difference in abundance of the taxonomic and trophic groups of soil macrofauna among studied sites

Группа	Источник изменчивости					
	Урбанизация		Рекреация		Урбанизация x Рекреация	
	F	p	F	p	F	p
Таксономическая структура (по обилию групп)						
Lumbricidae, черви	0,4	0,533	0,2	0,651	0,7	0,442
Lumbricidae, коконы	<0,1	0,940	0,2	0,686	<0,1	0,849
Enchytraeidae	13,4	0,006	0,5	0,487	0,2	0,662
Arachnoidea	1,6	0,238	<0,1	0,986	0,2	0,645
Acariformes	37,6	<0,001	1,2	0,309	11,6	0,009
Lithobiidae	8,3	0,021	11,5	0,010	11,3	0,010
Geophilidae	<0,1	0,948	<0,1	0,990	0,1	0,781
Diplopoda	1,0	0,341	0,1	0,827	2,0	0,198
Diplura	75,8	<0,001	0,1	0,733	0,1	0,733
Heteroptera, i+l	2,2	0,177	4,1	0,079	<0,1	0,884
Auchenorrhyncha, i+l	4,7	0,063	<0,1	0,859	2,1	0,183
Stemorrhyncha, i+l	3,4	0,102	1,2	0,296	2,1	0,187
Carabidae, i+l	<0,1	0,925	0,1	0,791	3,9	0,082
Staphylinidae, i+l	22,6	0,001	<0,1	0,844	2,9	0,128
Elateridae, l	23,5	0,001	1,8	0,212	0,2	0,635
Cantharidae, l	1,1	0,318	1,8	0,214	3,5	0,100
Curculionidae, l	<0,1	0,910	0,6	0,464	<0,1	0,986
Прочие Coleoptera, i+l	2,8	0,134	1,4	0,276	4,0	0,081
Psocoptera, i+l	68,7	<0,001	0,9	0,373	0,9	0,373
Нymenoptera Symphyta, l+p	0,9	0,365	0,4	0,539	<0,1	0,871
Нymenoptera Apocrita, i	37,4	<0,001	<0,1	0,909	1,1	0,320
Lepidoptera, l+p	15,6	0,004	25,2	0,001	9,1	0,016
Diptera, l	6,6	0,033	0,2	0,694	3,0	0,119
Mollusca	9,0	0,017	<0,1	0,864	2,9	0,130
Все группы	14,3	0,005	0,5	0,512	<0,1	0,964
Трофическая структура (по долевному участию)						
Зоофаги	6,4	0,035	<0,1	0,850	1,0	0,346
Фитофаги	2,5	0,153	<0,1	0,865	1,1	0,326
Сапрофаги	1,4	0,265	0,4	0,556	2,1	0,187
Сапрофитофаги	1,2	0,195	<0,1	0,886	2,5	0,154
Миксофаги	14,6	0,005	0,3	0,628	11,8	0,009
Прочие	16,3	0,004	<0,1	0,863	8,7	0,018

F — критерий Фишера, p — достигнутый уровень значимости; учётная единица — пробная площадь, n=12; число степеней свободы для фактора во всех случаях равно единице; преобразование переменных: для обилия — $y = \ln(x+1)$, для долей — арксинус. Значимые ($p < 0,05$) различия выделены полужирным шрифтом.

Алексанов, 2008]. Такая же приуроченность к городским местообитаниям отмечена и для двухвосток. Так, 80 % непещерных видов Diplura, зарегистрированных в Австрии, найдены только в почвах крупных городов, занимающих менее 0,5 % пло-

щади страны [Christian, 1992]. В качестве возможных причин этого рассматривают более тёплый микроклимат и большее содержание органических веществ в почве урбаноценозов. Вероятно, сходные факторы действуют и на сеноедов. В любом

случае для объяснения факта обнаружения этих групп только в городе необходимы дополнительные исследования.

Наблюдаемое в ряде случаев снижение обилия почвенных беспозвоночных в градиенте урбанизации [Писаревский, 1993; Вершинина, 2011] на нашем материале зарегистрировано лишь для отдельных таксонов — личинок двукрылых, шелкунов, паразитических перепончатокрылых (в городе их обилие в 3–6 раз ниже).

Влияние рекреации по сравнению с урбанизацией выражено в существенно меньшей степени (см. табл. 4) и проявляется лишь для косянок и личинок чешуекрылых, отсутствующих или менее обильных на участках U–R+ и U+R+. Частично это согласуется с данными других авторов, которые к числу наиболее чувствительных к вытаптыванию таксонов относят губоногих многоножек и паукообразных, обитателей в подстилке [Лавров, 1981; Кашеваров, 1984; Почвенные беспозвоночные ..., 1989; Шулаев и др., 2002]. Среди толерантных к рекреации групп указывают дождевых червей [Кашеваров, 1984; Pižl, Schlaghamerský, 2007; Вершинина, 2011] и хищных почвенных жесткокрылых [Почвенные беспозвоночные ..., 1989; Шулаев и др., 2002]. Данные по реакции энхитреид на уплотнение почвы противоречивы: в одних случаях их численность возрастает на тропах [Кашеваров, 1984], в других — снижается [Лавров, 1981; Почвенные беспозвоночные ..., 1989]; по-видимому, это связано не столько с уплотнением почвы при рекреации, сколько с опосредованным им изменением режима увлажнения [Pižl, Schlaghamerský, 2007; Santorufu et al., 2012].

В тех случаях, когда влияние рекреации значимо, оно по-разному проявляется в городе и за городом: вне города косянки отрицательно реагируют на рекреацию, в городе — нейтрально. Возможно, это связано с положительным влиянием урбанизации, в определённой степени «нейтрализующей» отрицательные последствия рекреации. Для клещей и личинок чешуекрылых прослеживается обратная закономерность — на загородных участках реакция на рекреацию нейтральная, а в городе — отрицательная. Значимое взаимодействие факторов для чешуекрылых следует интерпретировать с осторожностью, поскольку из-за малочисленности группы данный эффект может быть случайным.

Итак, характеризуя влияние рассматриваемых факторов на обилие и таксономическую структуру почвенной мезофауны, можно констатировать, во-первых, более высокое общее обилие беспозвоночных в условиях города по сравнению с загородными лесами и, во-вторых, существенно менее сильное влияние рекреации по сравнению с урбанизацией. Сходные результаты были получены при проведении на этих же участках учётов почвенными ловушками герпетобионтных жуужелиц, стафилинид и паукообразных [Бельская, Золотарёв, 2012].

Слабое влияние рекреации, скорее всего, связано с тем, что в пределах пробных площадей пробы отбирали вне дорожно-тропиночной сети. При такой схеме отбора влияние вытаптывания и уплотнения почвы было сведено к минимуму (возможно такая ситуация специфична для Среднего Урала: из-за распространённости клещевого энцефалита и, соответственно, боязни укусов клещами, рекреанты мало посещают участки за пределами тропинок).

Примечательно, что для таких численно доминирующих и функционально значимых групп как дождевые черви, пауки, червцы и корневые тли, значимого влияния ни урбанизации, ни рекреации не выявлено. Это может быть обусловлено как недостаточной силой воздействия рассматриваемых факторов, так и высокой стрессоустойчивостью этих таксонов или, по крайней мере, их отдельных представителей. Последнее отмечалось, например, для дождевых червей: снижение видового разнообразия компенсировалось ростом численности отдельных видов вплоть до монодоминирования [Почвенные беспозвоночные ..., 1989; Murvanidze et al., 2011].

Хотя разделение надвидовых таксонов почвенных беспозвоночных на трофические группы достаточно условно, такой подход может быть полезен при «грубом» анализе трансформации почвенного населения; в частности, его информативность была продемонстрирована при изучении влияния промышленного загрязнения [Воробейчик, 1995]. Оказалось, что трофическая структура населения почвенных беспозвоночных слабо различается между городскими и загородными участками (рис. 1). Ядро (42–49 % от общего обилия) формируют сапрофаги, которым уступают зоофаги (23–35 %)

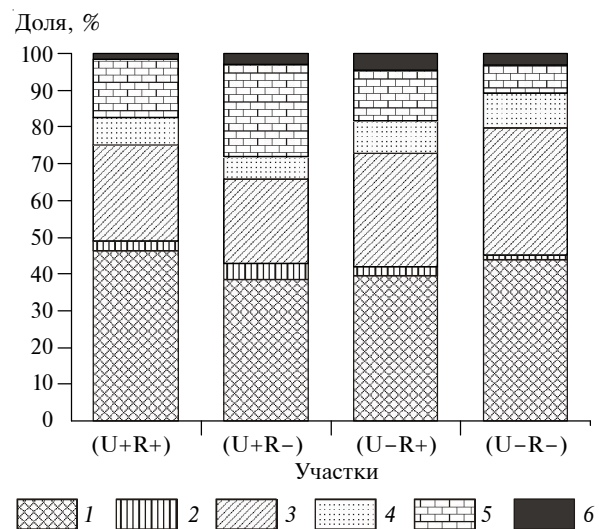


Рис. 1. Трофическая структура населения почвенной мезофауны на исследованных участках. Группы: 1 — сапрофаги, 2 — сапрофитофаги, 3 — зоофаги, 4 — фитофаги, 5 — миксофаги, 6 — прочие.

Fig. 1. Trophic structure of the soil macrofauna in the studied sites. Groups: 1 — saprophagous, 2 — saprophytophagous, 3 — zoophagous, 4 — phytophagous, 5 — mixophagous, 6 — others.

и миксофаги (8–25 %); наименее обильны фитофаги (до 10 %). Значимых различий в трофической структуре между участками не выявлено (см. табл. 4), что противоречит выводам многих авторов об изменении соотношения трофических групп при урбанизации и рекреации [Писарский, 1993; Шулаев и др., 2002; Богданов, Хабибуллина, 2008; Соколова, 2009]. Единственное исключение касается миксофагов, более обильных в городе, что обусловлено включением в данную группу дву-

хвосток и сеноедов, обнаруженных только на городской территории.

В отличие от трофической структуры, характер вертикального распределения населения заметно различается между городскими и загородными участками (рис. 2). На загородных участках около 70 % всех беспозвоночных сосредоточено в подстилке, на городских — только 40 %. Особенно отчётливо перераспределение плотности населения в минеральные почвенные горизонты прослеживается для

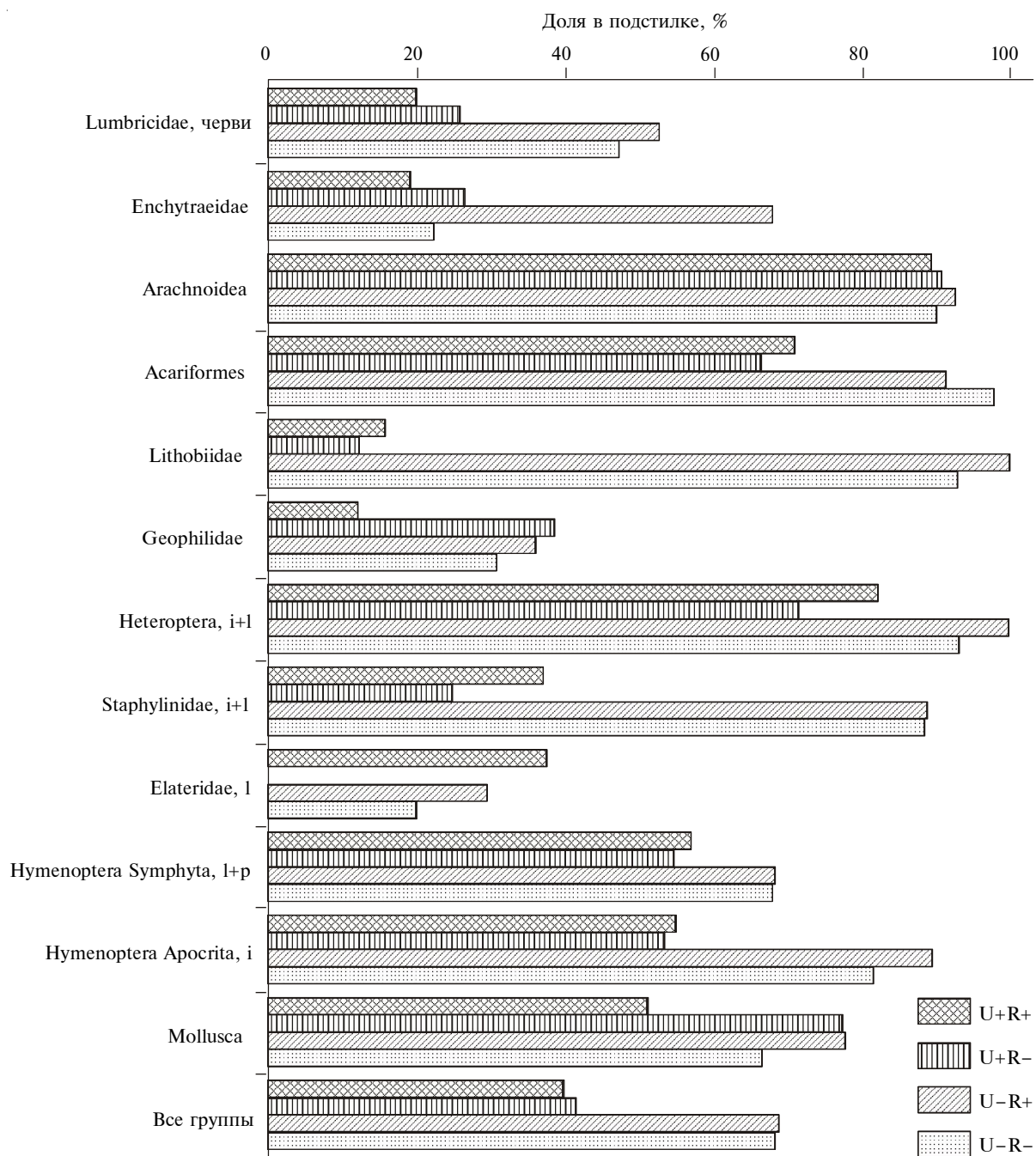


Рис. 2. Доля в подстилке наиболее обильных групп почвенной мезофауны на исследуемых участках.
Fig. 2. Fraction of the most abundant groups of soil macrofauna in the forest litter.

дождевых червей, косянок, стафилинид и паразитических перепончатокрылых. Вероятнее всего, тенденция «заглубления» почвенной фауны связана с уменьшением мощности лесной подстилки в условиях города (см. табл. 1). Логично было бы предположить, что рекреационное воздействие, изменяющее механические и, как следствие, водно-воздушные свойства почвы, также должно влиять на вертикальную стратификацию почвенной фауны. Однако в нашем случае различия между участками с отсутствием и наличием рекреации касаются лишь ограниченного числа таксонов — личинок щелкунов, стафилинид и полужесткокрылых, которые при рекреации чаще встречаются в подстилке. Заметим, что нет единой картины изменения вертикальной стратификации почвенного населения под действием различных антропогенных факторов: в одних случаях по мере усиления антропогенного пресса наблюдается подобное нашему «заглубление» мезофауны [Рябинин и др., 1988], в других — перераспределение обилия в подстилку и верхние слои почвы [Писарский, 1993; Воробейчик, 1995, 1998; Вершинина, 2011].

Заключение

Анализ населения почвенной мезофауны лесов Екатеринбурга и его окрестностей показал, что разные таксоны беспозвоночных реагируют на урбанизацию и рекреацию неодинаково: сходным образом могут реагировать таксономически очень далёкие группы, а близкие и имеющие сходные черты биологии — по-разному. В городских почвах более обильны энхитреиды, моллюски, стафилиниды, косянки и простигматные клещи, тогда как численность дождевых червей и пауков под действием урбанизации практически не меняется. Для ряда групп (дождевые черви, косянки, стафилиниды) в условиях города отмечено перераспределение обилия из подстилки в минеральные почвенные горизонты. Какого-либо заметного влияния урбанизации или рекреации на трофическую структуру не выявлено.

Итак, влияние урбанизации на почвенную мезофауну в целом можно охарактеризовать как положительное, а отсутствие или крайне слабую выраженность влияния рекреации логично связать с тем, что на исследуемых участках этот фактор не достигает уровня, который можно было бы трактовать как пессимальный. Следует подчеркнуть, что фактор урбанизации, комплексный по своей природе, включает не только элементы негативного воздействия на биоту, в частности, загрязнение токсикантами, но и благоприятные для почвенной фауны, которые в нашем случае с лихвой компенсируют отрицательные — повышенное содержание органических и минеральных веществ в почве, сглаженные колебания сезонных температур, оптимальный режим влажности, эвтрофикацию.

В целом, незначительные различия обилия, трофической структуры и вертикального распределения мезофауны между городскими и загородными участками, а тем более, между участками с рекреацией и без неё, с одной стороны, свидетельствуют о высокой толерантности сообществ почвенных беспозвоночных к антропогенным воздействиям разного типа. С другой, могут рассматриваться как доказательство возможности сохранения в лесных насаждениях крупного города почвенной биоты с высоким разнообразием и обилием (но только при условии отсутствия сильных локальных нарушений). Сделанные выводы важны и в прикладном отношении: «зелёное кольцо» Екатеринбурга представляет собой не только мощный «биологический фильтр» города, но и служит своеобразным резерватом для сохранения естественных сообществ.

Благодарности

Авторы признательны сотрудникам Института экологии растений и животных УрО РАН: М.Е. Гребенникову — за помощь в сборе материала, С.Ю. Кайгородовой, Н.В. Золотарёвой и П.Г. Пищулину, а также О.В. Толкачу (Ботанический сад УрО РАН) — за предоставление данных для характеристики участков, И.С. Резниченко (Омский государственный педагогический университет) — за определение видов дождевых червей, Д.В. Весёлкину, Н.В. Золотарёвой и Е.А. Бельской — за обсуждение результатов. Работа выполнена при финансовой поддержке Президиума УрО РАН (проект 12-И-4-2054).

Литература

- Александров В.В. 2008. Распределение мокриц (*Isopoda*, *Oniscoidae*) в городе Калуге // Урбоэкосистемы: проблемы и перспективы развития: материалы конференции. Ишим. С.167–169.
- Бельская Е.А., Золотарёв М.П. 2012. Изменение структурно-функциональных характеристик герпетобия под воздействием урбанизации и рекреации в окрестностях Екатеринбурга // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования: материалы конференции. Ч.1. Нижний Тагил. С.55–57.
- Богданов А.В., Хабибуллина Н.Р. 2008. Мезофауна почв урбоэкосистем г. Казань // Урбоэкосистемы: проблемы и перспективы развития: материалы конференции. Ишим. С.169–171.
- Вершинина С.Д. 2011. Структура почвенной мезофауны в градиенте урбанизации // Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о Земле. Вып.2. С.84–89.
- Воробейчик Е.Л. 1995. Реакция почвенной биоты лесных экосистем Среднего Урала на выбросы медеплавильных комбинатов. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург. 24 с.
- Воробейчик Е.Л. 1998. Население дождевых червей (*Lumbricidae*) лесов Среднего Урала в условиях загрязнения выбросами медеплавильных комбинатов // Экология. No.2. С.102–108.
- Государственный доклад 2011. О состоянии и об охране окружающей среды Свердловской области в 2010 г. Екатеринбург. 350 с.
- Грюнталь С.Ю., Бутовский Р.О. 1997. Жужулицы (*Coleoptera*, *Sarabidae*) как индикаторы рекреационного воздействия на лесные экосистемы // Энтомологическое обозрение. Т.76. Вып.3. С.547–554.
- Золотарёва Н.В., Подгаевская Е.Н., Шавнин С.А. 2012. Изменение структуры напочвенного покрова сосновых лесов в

- условиях крупного промышленного города // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. No.5(37). С.218–221.
- Кашеваров Б.Н. 1984. Воздействие пешеходных троп на почвенную мезофауну // Проблемы почвенной зоологии: Тезисы докладов VIII Всесоюзного совещания. Кн.1. Ашхабад. С.129–131.
- Клауснитцер Б. 1990. Экология городской фауны. М.: Мир. 244 с.
- Козырев А.В. 1989. Антропогенное воздействие на видовое разнообразие и численность жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) // Насекомые в биогеоценозах Урала. Свердловск. С.26–27.
- Козырев А.В. 1991. Видовой состав и распределение жуужелиц антропогенных ландшафтов г. Свердловска // Экологические группировки жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в естественных и антропогенных ландшафтах Урала. Свердловск. С.30–38.
- Кривошук Д.А. 1978. Изменение животного населения почв в рекреационных зонах Москвы // Растительность и животное население Москвы и Подмосковья. М. С.48–49.
- Кривошук Д.А. 1994. Почвенная фауна в экологическом контроле. М.: Наука. 269 с.
- Кузнецова Л.В., Кривошук Д.А. 1982. Беспозвоночные животные как биоиндикатор состояния окружающей среды в Москве // Биоиндикация состояния окружающей среды Москвы и Подмосковья. М. С.54–57.
- Лавров М.Т. 1981. Влияние рекреационных нагрузок на почвенно-зоологические комплексы мезофауны сосновых биогеоценозов и экосистем // Проблемы почвенной зоологии: тезисы докладов VII всесоюзного совещания. Киев. С.116–117.
- Определитель обитающих в почве личинок насекомых. 1964. Гилярова М.С. (ред.). М.: Наука. 919 с.
- Писарский Б. 1993. Фауна беспозвоночных урбанизированных районов Варшавы // Биоиндикация в городах и пригородных зонах. М. С.43–49.
- Покаржевский А.Д., Ананьев С.А., Есенин А.В. 1993. Экологическое обследование почвенной фауны городских парков Москвы // Экологическое обследование почв г. Москвы: Тезисы докладов М. С.32–33.
- Почвенные беспозвоночные рекреационных ельников Подмосковья. 1989. М.: Наука. 233 с.
- Рябинин Н.А., Ганин Г.Н., Паньков А.Н. 1988. Влияние отходов сернокислого производства на комплексы почвенных беспозвоночных // Экология. No.6. С.29–37.
- Середок С.Д. 2008. Сообщества жуков-щелкунов (сем. Elateridae) урбанизированных территорий // Урбоэкосистемы: проблемы и перспективы развития: материалы конференции. Ишим. Вып.3. С.201–202.
- Соколова Т.Л. 2006. Влияние антропогенного фактора на численность и биоразнообразие почвенной мезофауны городских и фоновых биоценозов // Вестник Костромского университета. No.7. С.16–18.
- Соколова Т.Л. 2009. Соотношение трофических групп почвенной мезофауны как показатель состояния почв // Вестник Московского государственного областного университета. No.3. С.57–59.
- Стурман В.И. 2008. Природные и техногенные факторы загрязнения атмосферного воздуха российских городов // Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о земле. Вып.2. С.15–29.
- Толкач О.В., Добротворская О.Е. 2011. Состояние возобновления в зелёных зонах города Екатеринбурга // Известия Самарского НЦ РАН. Т.13. No.1(4). С.919–921.
- Шавнин С.А., Галако В.А., Менщиков С.Л., Власенко В.Э., Марущак В.Н. 2010. Лесоводственно-таксационная оценка экологического состояния лесов в условиях рекреации и техногенного загрязнения // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. No.3(27). С.37–41.
- Шулаев Н.В., Корчагина Т.А., Шафигуллина С.М., Токинова Р.П. 2002. Почвенные беспозвоночные местообитаний Предкамья с разным типом антропогенной нагрузки // Проблемы почвенной зоологии: Материалы III (XIII) Всероссийского совещания. М. С.227–228.
- Christian E. 1992. Verbreitung und Habitatpräferenz von Doppel- und Zangenschwänzen in der Grossstadt Wien (Diplura: Campodeidae, Japygidae) // Entomologia Generalis. Vol.17. No.3. P.195–205.
- Ecology of the City of Sofia. 2004. Species and Communities in an Urban Environment. Penev L., Niemelä J., Kotze J., Chipev N. (Eds). Sofia-Moscow: Pensoft. 456 p.
- Fried J.S., Boyle J.R., Tappeiner J.C., Cromack Jr K. 1990. Effects of bigleaf maple on soils in Douglas-fir forests // Canadian Journal of Forest Research. Vol.20. No.3. P.259–266.
- Gibb H., Hochuli D.F. 2002. Habitat fragmentation in an urban environment: Large and small fragments support different arthropod assemblages // Biological Conservation. Vol.106. No.1. P.91–100.
- Jędrzykowski W. 1979. Synantropijne równonogi lądowe (Isopoda, Oniscoidea) Polski // Fragmenta faunistica. Vol.25. P.95–106.
- Jerabkova L., Prescott C.E., Kishchuk B.E. 2006. Nitrogen availability in soil and forest floor of contrasting types of boreal mixedwood forests // Canadian Journal of Forest Research. Vol.36. No.1. P.112–122.
- Klausnitzer B., Richter K. 1983. Presence of an urban gradient demonstrated for carabid associations // Oecologia. Vol.59. No.1. P.79–82.
- Magura T., Horváth R., Tóthmérész B. 2010. Effects of urbanization on ground-dwelling spiders in forest patches, in Hungary // Landscape Ecology. Vol.25. No.4. P.621–629.
- Murvanidze M., Kvavadze E., Mumladze L., Arabuli T. 2011. Comparison of earthworms (Lumbricidae) and oribatid mite (Acari, Oribatida) communities in natural and urban ecosystems // Vestnik zoologii. Vol.45. No.4. P.16–24.
- Niemelä J., Kotze D.J. 2009. Carabid beetle assemblages along urban to rural gradients: A review // Landscape Urban Planning. Vol.92. No.2. P.65–71.
- Ogden A.E., Schmidt M.G. 1997. Litterfall and soil characteristics in canopy gaps occupied by vine maple in a coastal western hemlock forest // Canadian Journal of Soil Science. Vol.77. No.4. P.703–711.
- Pižl V., Josen G. 1995. Earthworm communities along a gradient of urbanization // Environmental Pollution. Vol.90. No.1. P.7–14.
- Pižl V., Schlaghamerský J. 2007. The impact of pedestrian activity on soil annelids in urban greens // European Journal of Soil Biology. Vol.43. Suppl.1. P.68–71.
- Pouyat R.V., McDonnell M.J., Pickett S.T.A. 1997. Litter decomposition and nitrogen mineralization in oak stands along an urban-rural land use gradient // Urban Ecosystems. Vol.1. No.2. P.117–131.
- Santorufu L., Van Gestel C.A.M., Rocco A., Maisto G. 2012. Soil invertebrates as bioindicators of urban soil quality // Environmental Pollution. Vol.161. P.57–63.
- Schlaghamerský J., Pižl V. 2009. Enchytraeids and earthworms (Annelida: Clitellata: Enchytraeidae, Lumbricidae) of parks in the city of Brno, Czech Republic // Soil Organisms. Vol.81. No.2. P.145–173.
- Scott N.A., Binkley D. 1997. Foliage litter quality and annual net N mineralization: Comparison across North American forest sites // Oecologia. Vol.111. No.2. P.151–159.
- Smetak K.M., Johnson-Maynard J.L., Lloyd J.E. 2007. Earthworm population density and diversity in different-aged urban systems // Applied Soil Ecology. Vol.37. Nos 1–2. P.161–168.
- Smith J., Chapman A., Eggleton P. 2006. Baseline biodiversity surveys of the soil macrofauna of London's green spaces // Urban Ecosystems. Vol.9. No.4. P.337–349.
- Steinberg D.A., Pouyat R.V., Parmelee R.W., Groffman P.M. 1997. Earthworm abundance and nitrogen mineralization rates along an urban-rural land use gradient // Soil Biology and Biochemistry. Vol.29. Nos 3–4. P.427–430.
- Vilšić F., Elek Z., Lövei G.L., Hornung E. 2007. Composition of terrestrial isopod assemblages along an urbanisation gradient in Denmark // Pedobiologia. Vol.51. No.1. P.45–53.
- Weller B., Ganzhorn J.U. 2004. Carabid beetle community composition, body size, and fluctuating asymmetry along an urban-rural gradient // Basic Applied Ecology. Vol.5. No.2. P.193–201.