

УДК 591.52+631.468:502.7

Т. А. Гордиенко  
Р. А. Суходольская  
Д. Н. Вавилов

### Почвообитающие беспозвоночные мезофауны Волжско-Камского государственного заповедника

Исследование проводили на территории Волжско-Камского государственного заповедника, расположенного в подзонах южной тайги и лесостепи. Обследованные биоценозы разных ландшафтных районов различаются между собой по структуре и населению мезофауны. Таксономическое разнообразие выше в лесостепной зоне, средняя численность вдвое выше в липняках южнотаежной подзоны. Обилие педобионтов в липовых фитоценозах сильно варьирует, что, возможно, обусловлено локальными адаптациями, а также влиянием активной роющей деятельности кабана (*Sus scrofa* Linnaeus, 1758). В трофической структуре мезофауны таежной подзоны липняков доминируют сапрофаги (дождевые черви, личинки двукрылых), меньше хищников (многоножки-хилоподы, жужелицы, стафилиниды), в лесостепной подзоне отмечена обратная тенденция.

**Ключевые слова:** трофическая структура, локальные адаптации, роющая деятельность кабана, дождевые черви, жуки-щелкуны, жуки-жужелицы.

**Введение.** Экологическая эффективность наземных заповедных территорий заключается в способности создавать и поддерживать биологическое разнообразие. На это существенно влияют пространственные характеристики заповедника [19, 29]. Размер заповедника, его форма, уровень фрагментированности и близость к другим охраняемым территориям — все это факторы, влияющие на биофизические условия, которые могут способствовать как увеличению биоразнообразия за счет интенсификации круговорота веществ, так и поддержанию этого биоразнообразия за счет увеличения количества местообитаний и ресурсов. Начиная с 70-х годов прошлого века выдвигались различные экологические теории, касающиеся взаимоотношений между уровнями биоразнообразия и географическим и пространственным распределением видов, такие как островная биогеография и динамика метапопуляций. Было показано, что, несмотря на варьирование магнитуды эффекта пространственных характеристик в разных таксонах, направление этого действия постоянно [13].

В свете этих исследований нам показалось актуальным и интересным исследовать биоразнообразие в Волжско-Камском заповеднике. Территория последнего состоит из двух не связанных между собой участков, которые находятся в разных географических зонах и подвержены давлению различающихся факторов среды. Причем, с нашей точки зрения, оценку биоразнообразия следует вести не только с привлечением высших таксонов, но и обязательно включать таксоны низкого порядка. В настоящей работе приведены результаты многолетнего изучения представителей почвенной мезофауны — необходимого элемента любого наземного ценоза. Крупные беспозвоночные, обитающие в почве и подстилке, формируют часть сообщества животных, функционирующего в непосредственной связи с растительными сообществами. Взаимодействие между этими двумя элементами изучалось многими исследователями, однако внимание обычно обращалось на специфические отношения конкретной группы популяций с конкретным видом растений [27, 30], хотя почвенная мезофауна считается одним из наиболее варьирующих комплексов видов в любом типе наземных экосистем, особенно лесных, обеспечивающих круговорот веществ и утилизацию углерода [11]. Работ по биоразнообразию почвенной

© Гордиенко Т. А., Суходольская Р. А., Вавилов Д. Н., 2016

мезофауны Волжско-Камского заповедника очень мало, а на одном из исследованных участков она не изучалась вообще.

Таким образом, цель работы — оценка биоразнообразия и динамики сообществ почвенных беспозвоночных на двух участках Волжско-Камского заповедника.

**Материалы и методы.** Волжско-Камский государственный заповедник (ВКГЗ) состоит из двух участков — Раифского и Сараловского, расположенных в разных ландшафтных провинциях. Согласно физико-географическому районированию А. В. Ступишина [10, с. 73, 117, 134], Раифский участок заповедника лежит в провинции южной тайги и смешанных лесов Вятско-Камской возвышенности (южная тайга Западного Предкамья). Сараловский участок заповедника расположен в лесостепной провинции Низменного Заволжья (лесостепь Западного Предкамья). Площадь заповедника составляет более 10 тыс. га, и большая ее часть покрыта лесом.

Материал собирали в весенний и осенний периоды в 2010—2015 гг. На Раифском участке пробы отбирали в сосняках кв. 47, 63, 67а и липняках кв. 50а, 84, 86 и 131. На втором, Сараловском, участке мезофауну собирали в сосновых фитоценозах кв. 24, 42 и липовых кв. 24, 54 и 56.

Почвообитающих беспозвоночных мезофауны учитывали стандартными почвенно-зоологическими методами: почвенные пробы на площадках 0,0625 м<sup>2</sup> (по 16 проб) глубиной 0—15 см. Взято 224 пробы в Раифском участке и 256 проб в Сараловском участке ВКГЗ. Беспозвоночных определяли до семейства. Животных взвешивали в фиксированном виде.

Анализ результатов проводили в ПП Excel, Statistica-7, использовали одномерный и многомерный анализ [3].

**Результаты.** Почвенная мезофауна Раифского участка заповедника разнообразна и включает в себя представителей 3 типов, 6 классов и 14 отрядов (Harptotaxida, Pulmonata, Araneae, Opiliones, Julida, Polydesmida, Geophilomorpha, Lithobiomorpha, Blattodea, Hemiptera, Coleoptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Diptera). В сообществе педобионтов различных фитоценозов заповедного участка таежной провинции доминируют сходные таксономические группы: в сосняках преобладают насекомые (39,3—78%), меньше хищных многоножек (12,2—24,4%) и дождевых червей (0—29,3%), в липняках наиболее многочисленны дождевые черви (38,4—56,8%), насекомые (17,1—34,9%) и многоножки Chilopoda (14,8—24,7%). Среди насекомых в хвойных фитоценозах обильны жесткокрылые в стадии личинки (шелкуны, хрущи, долгоносики) и имаго (стафилиниды); в широколиственных фитоценозах преобладают хищные жуки-жужелицы и стафилиниды, немного им уступают личинки жуков-шелкунов. Средняя численность мезофауны сосняков Раифы составляет 78,3 ос./м<sup>2</sup> (варьирование в пределах 41—98,5 ос./м<sup>2</sup>) (рис. 1), липняков — 207,8 ос./м<sup>2</sup> (88—345,5 ос./м<sup>2</sup>). Структуры населения почвенных беспозвоночных липняков и сосняков заповедника таежной подзоны статистически значительно различаются (табл. 1).

Трофическая структура мезофауны в кварталах лиственного леса Раифского участка заповедника представлена главным образом сапрофагами (дождевые черви, личинки двукрылых) — 46,4—61,2% и хищниками (многоножки хилоподы, жужелицы, стафилиниды) — 31,7—40,7%, фитофаги составляют менее 10%. В кварталах соснового леса ведущую роль в сообществе играют те же трофические группы (соответственно 11—46,1% и 23,2—40,1%), за исключением кв. 67а, где доля фитофагов была значительно выше таковой других групп (64,6%).

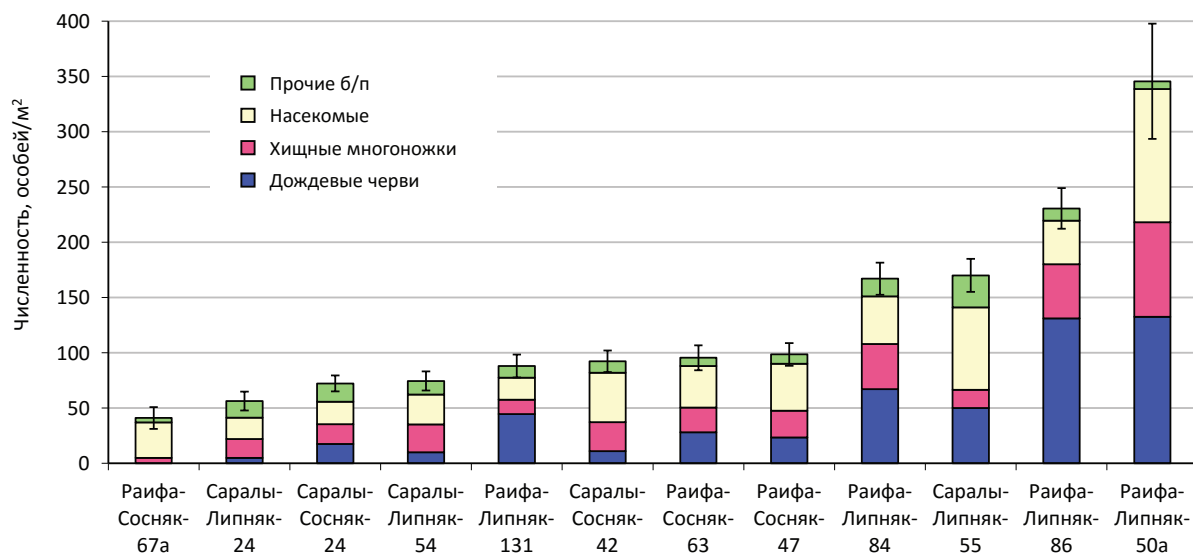


Рис. 1. Структура и население мезофауны Раифского и Сараловского участков ВКГЗ

Таблица 1

Квадрат расстояния Махаланобиса между центроидами распределения сообществ мезофауны по таксономической структуре и обилию педобионтов (Wilks' Lambda: 0,40416 approx.  $F(87,1341) = 5,4519$   $p < 0,0000$ )

	Раифа-Липняк	Раифа-Сосняк	Саралы-Сосняк	Саралы-Липняк
Раифа-Липняк	0	<b>5,05</b>	<b>4,71</b>	<b>4,39</b>
Раифа-Сосняк	<b>5,05*</b>	0	<b>1,48</b>	<b>1,49</b>
Саралы-Сосняк	<b>4,71</b>	<b>1,48</b>	0	<b>1,09</b>
Саралы-Липняк	<b>4,39</b>	<b>1,49</b>	<b>1,09</b>	0

\* — жирным шрифтом выделены значения при уровне значимости  $p < 0,001$ .

Сараловский участок заповедника имеет отличия как в структуре сообщества почвенной мезофауны, так и в населении. Фауна педобионтов представлена 4 типами, 7 классами и 17 отрядами (Naplotaaxida, Pulmonata, Isopoda, Araneae, Opiliones, Julida, Polydesmida, Geophilomorpha, Lithobiomorpha, Blattodea, Dermaptera, Neuroptera, Hemiptera, Coleoptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Diptera). В сообществе мезофауны преобладают сходные таксоны: насекомые (в сосняках — 28—48,4%, в липняках — 34,3—43,8%), хищные многоножки (соответственно 24,9—28,5% и 9,7—33,9%) и дождевые черви (11,9—24,2% и 8,9—29,4%). Обилие педобионтов в сосняках варьирует в пределах 72,3—92,3 ос./м<sup>2</sup> (средняя численность 82,3 ос./м<sup>2</sup>); в липняках она составляет 56,3—170 ос./м<sup>2</sup> (100,3 ос./м<sup>2</sup>). По составу и населению почвообитающих беспозвоночных мезофауны липняки и сосняки Сараловского участка заповедника различаются незначительно (табл. 1).

В трофической структуре мезофауны лесных участков Саралов ведущую роль играют хищники (в сосняках 40,5—44,4%, в липняках 38,2—56,7%), затем сапрофаги (соответственно 21,7—42,6% и 23,2—34,4%) и еще меньшую фитофаги (15,2—21,7%, 7,4—13%). Хищная группа представлена в большей степени многоножками-хилоподами, паукообразными, жуками-жужелицами и стафилинидами; сапрофильная группа — дождевыми червями, личинками двукрылых и кивсяками; растительная группа — личинками жуков-щелкунов. В лесах Сараловского участка заповедника также многочисленны клопы — представители группы со смешанным типом питания (в сосняках — 1,7—12,3%, в липняках — 6,5—20%).

В прошлом веке в Раифском участке заповедника в 1963 и 1973 гг. проводили исследования почвенной мезофауны в липняках кварталов 84, 86 и в сосняках кварталов 63, 47 [8, с. 25, 45]. Согласно этим данным, численность педобионтов в те годы была низкой (рис. 2), кроме одного липового участка кв. 84, где она изменилась незначительно. За полвека обилие мезофауны в сосняках возросло в 3,1—5,8 раза, в липняке кв. 86 — в 7,8 раза. Увеличилось и таксономическое разнообразие почвообитающих беспозвоночных. Трофическая структура педобионтов сосняков в 1960—1970 гг. была представлена главным образом хищниками (66—74%) — жуками стафилинидами, жужелицами и паукообразными. В наших результатах были многочисленными также хищные многоножки — землянки и костянки, которых ранее здесь не отмечали. Роль хищных педобионтов снизилась, возросла доля сапрофагов (дождевых червей, личинок двукрылых) и фитофагов (личинок щелкунов, хрущей и долгоносиков).

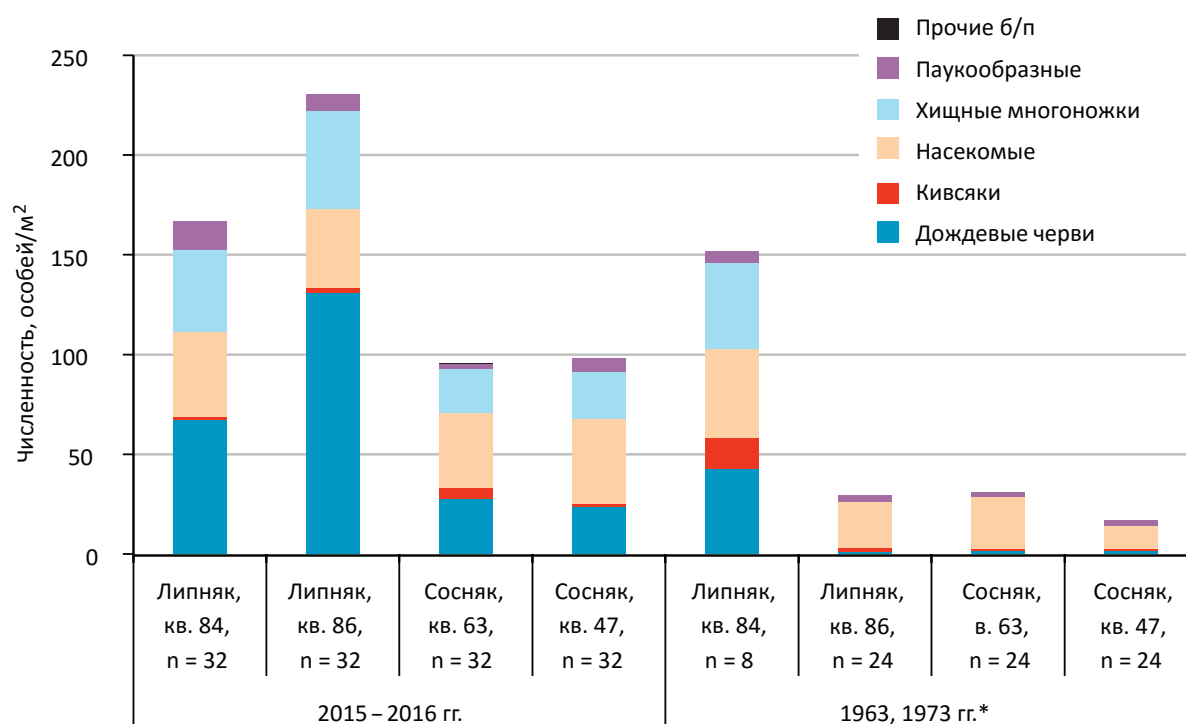


Рис. 2. Численность мезофауны в исследованных участках заповедника  
\* — данные из кадастра сообществ почвообитающих беспозвоночных [8]

**Обсуждение.** Исследования почвенной мезофауны Раифского участка Волжско-Камского государственного заповедника начаты в 1958 г. лабораторией почвенной зоологии под руководством М. М. Алейниковой [1]. Обследованы липняки кв. 80, 81 и сосняк кв. 25. Средняя численность мезофауны лиственных участков заповедника середины XX века соответствует современному состоянию (в 1958 г. — 184,6 ос./м<sup>2</sup>, в 2010—2015 гг. — 207,8 ос./м<sup>2</sup>), однако обилие некоторых таксонов увеличилось — количество хищных многоножек возросло в среднем в 1,5 раза, дождевых червей в 3,7 раза, при этом снизилась численность диплопод в 16,8 раза и моллюсков в 83 раза.

В сосняках обилие педобионтов возросло в среднем в 2 раза за счет лямблицид (в 11,5 раза), насекомых (1,6 раза), хилопод (2,5 раза) и диплопод (1,7 раза), при этом уменьшилось количество паукообразных (в 1,5 раза). Ранее отмечали высокую численность диплопод в лиственных лесах Раифского участка заповедника [1, 7], обилие которых связано с содержанием кальция в почве. В настоящее время она значительно сократилась,

при этом не только в лиственных, но и в сосновых лесах Раифы возросла численность другой сапрофильной группы мезофауны — дождевых червей, что связано, видимо, с увеличением кормовых объектов и уменьшением кислотности почв. Сходная тенденция отмечена и при сравнении данных из кадастра за 1963 и 1973 гг. [8].

Наши исследования выявили большие межгодовые колебания численности педобионтов лиственных участков, что может быть обусловлено несколькими причинами. С одной стороны, такие изменения могут объясняться локальными адаптациями. Последние являются предметом изучения эволюционных экологов на протяжении десятилетий. Однако немногие из этих исследований посвящены анализу изменчивости в микрогеографическом масштабе, поскольку часто подразумевается, что адаптивной дивергенции в четких пространственных масштабах будет препятствовать поток генов. Понимание адаптивной эволюции популяций в ответ на изменчивость среды составляет фундаментальную исследовательскую программу для эволюционных экологов, работающих в различных системах [12]. Локальные адаптации наблюдаются тогда, когда у членов популяции они вырабатываются к своей среде обитания в большей степени, чем у особей из другой среды [18]. Большинство исследований по этому вопросу фокусируется на адаптациях, которые, несмотря на то что их называют «локальными», возникают в популяциях, отстоящих друг от друга на десятки и даже сотни километров [20]. Эти расстояния перекрывают как пределы пространственной изменчивости факторов среды, так и те расстояния, которые может преодолеть изучаемый организм. Теория предсказывает, что локальные адаптации могут наблюдаться тогда, когда отбор превалирует над эффектом гомогенизации генов, что подтверждается эмпирическими исследованиями [15]. Накапливается все больше данных, свидетельствующих о том, что локальные адаптации широко распространены у большого спектра видов и в широком географическом контексте [26], о чем свидетельствуют и наши данные. Причем в каждом из исследованных биотопов структура и население мезофауны в целом за все годы исследований тоже различаются. Объяснение таких различий может скрываться и в других механизмах. В экологической литературе активно обсуждается идентификация факторов, определяющих процессы, которые объясняют распределение видов моделями окружающей среды и пространства [21, 22]. Пространственные процессы, формирующие структуру сообщества, в целом относятся к двум источникам. Первый состоит в том, что автогенетическая пространственная структура обусловлена биотическими процессами, такими как расселение, рост, смертность, межвидовая конкуренция и хищничество [14]. Теория нейтральности [16] предсказывает, что такие процессы ведут к пространственной автокорреляции, которую можно оценить как чисто пространственный компонент, используя разделение изменчивости. Вторая гипотеза предполагает, что экзогенная пространственная структура происходит из классической модели контроля со стороны внешней среды путем отбора видовых экологических ниш [17]. Она возникает, когда вид реагирует на факторы среды, которые, в свою очередь, могут быть пространственно структурированы.

С другой стороны, наши результаты согласуются с работами западных коллег о влиянии пространственных характеристик заповедников на динамику сообществ биоты [13]. И наконец, колебания численности педобионтов в исследованных участках могут быть обусловлены и деятельностью кабана. В последние десятилетия численность диких кабанов возросла по всему миру [23]. На территории европейской части России кабаны являются наиболее мощными средопреобразователями среди роющих животных [5]. В результате их активности нарушается верхний плодородный слой почвы и снижается обилие педобионтов до 75% [9]. Снижение обилия и видового разнообразия почвообитающих беспозвоночных отмечали Д. Мор с соавторами в дубравах Германии [25, 24].



Однако, по мнению других авторов, они не имеют никакого влияния на нематод и крупных почвенных беспозвоночных [28]. Согласно нашим данным, численность педобионтов снижается в местах активной деятельности кабана. Так, в липняке кв. 50а обилие педобионтов значительно (в 3,7—4,4 раза) выше, чем в кв. 131, где почвенный покров перекопан кабанами на 90% [4]. В 1972—1975 гг. изучение почвенной мезофауны Раифского участка заповедника сотрудниками лаборатории педобиологии [2, с. 4, 25—31] совпало с периодом интродукции кабана в заповеднике [6]. Плотность педобионтов, по данным этих авторов, в елово-широколиственных парцеллах кв. 67 колебалась в пределах 260,3—347,5 ос./м<sup>2</sup>, которая близка к таковой кв. 50а, где деятельность кабана минимальна (5%) и в 2 и 3 раза выше, чем таковая в настоящее время в кв. 131.

**Заключение.** Исследования почвенной мезофауны, проведенные в Волжско-Камском заповеднике с перерывом в 50 лет, показали, что за это время в соответствующих кварталах заповедника изменилась численность отдельных трофических групп. При этом современные исследования говорят в пользу большей лабильности межгодовой структуры сообществ почвенных беспозвоночных, что может объясняться как локальными адаптациями, так и активной роющей деятельностью кабана.

#### Список использованной литературы

1. Алейникова М. М. Почвенная фауна лесов Волжско-Камского заповедника (Раифа) // Труды Волжско-Камского государственного заповедника. Казань : КГУ, 1972. Вып. 2. С. 133—146.
2. Алейникова М. М., Порфирьев В. С., Утробина Н. М. Парцеллярная структура елово-широколиственных лесов востока европейской части СССР. М. : Наука, 1979. 92 с.
3. Боровиков В. П. STATISTICA. Искусство анализа данных на компьютере. Для профессионалов. 2-е изд. СПб., 2003. 344 с.
4. Гордиенко Т. А., Сабанцев Д. Н., Хабибуллина Н. Р. Структура населения почвенной мезофауны Раифского участка Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника // Охрана природной среды и эколого-биологическое образование : сб. материалов III Всерос. с междунар. участием науч.-практ. конф. Елабуга : Изд-во Елабужского ин-та К(П)ФУ, 2013. С. 126—128.
5. Горнов А. В. Роль кабанов в поддержании популяций некоторых видов луговых растений в Неруссо-Деснянском полесье // Бюллетень Брянского отделения РБО. 2014. Т. 2 (4). С. 42—47.
6. Горшков Д. Ю. Особенности динамики численности кабана в Волжско-Камском заповеднике [Электронный ресурс] // Особенности функционирования особо охраняемых природных территорий, расположенных в густонаселенных районах. Казань, 2006. С. 64—68. URL: <http://vkgz.ru/lib/>
7. Изогова Т. Е. О многоножках (Myriopoda) Татарской АССР // Труды Общества естествоиспытателей при Казанском государственном университете. Казань, 1960. Т. 120, кн. 6. С. 139—154.
8. Кадастр сообществ почвообитающих беспозвоночных (мезофауна) естественных экосистем Республики Татарстан. Коллективная монография / А. К. Жеребцов, Т. И. Артемьева, Р. М. Сабиров, Н. В. Шулаев. Казань : Казан. федеральный ун-т, 2014. 308 с.
9. Пахомов А. Е. Формирование почвенной мезофауны под воздействием роющих млекопитающих в байрачных дубравах Присамарья // Vestnik zoologii. 2003. Т. 37 (1). С. 41—48.
10. Ступишин А. В. Физико-географическое районирование Среднего Поволжья. Казань : КГУ, 1964. 194 с.
11. Brygadyrenko V. Effect of canopy density on litter invertebrate community structure in pine forests // Ekologia (Bratislava). 2016. Vol. 35, No. 1. P. 90—102.
12. Conover D., Duffy T., Hice L. The covariance between genetic and environmental influences across ecological gradients: reassessing the evolutionary significance of countergradient and cogradient variation // Annals of the New York Academy of Sciences. 2009. Vol. 1168. P. 100—129.
13. Duran A., Inger R., Cantu-Salazar L., Gaston K. J. Species richness representation within protected areas is associated with multiple interacting spatial features // Diversity and Distributions. 2016. Vol. 22. P. 300—308.
14. Fortin D., Dale M. Spatial analysis: a guide for ecologists. Cambridge. UK : Cambridge University Press, 2005. 380 p.
15. Hendry A., McPhail J., Taylor E. Adaptive divergence and the balance between selection and gene flow: lake and stream stickleback in the misty system // Evolution. 2002. Vol. 56. P. 1199—1216.

16. Hubbell S. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton, New Jersey, USA : Princeton University Press, 2001. 392 p.
17. Hutchinson G. E. Population studies: Animal ecology and demography // Bulletin of Mathematical Biology. 1991. Vol. 53, No 1. P. 193—213.
18. Kawecki T., Ebert D. Conceptual issues in local adaptation // Ecol. Lett. 2004. Vol. 7. P. 1225—1241.
19. Lasky J. R., Keitt T. H. Reserve size and fragmentation alter community assembly, diversity, and dynamics // The American Naturalist. 2013. Vol. 182. P. 142—160.
20. Laugen A., Laurila A., Rasanen K., Merila J. Latitudinal countergradient variation in the common frog (*Rana temporaria*) development rates: evidence for local adaptation // J. Evol. Biol. 2003. Vol. 16. P. 996—1005.
21. Legendre P., Borcard D., Peres-Neto P. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data // Ecological Monographs. 2005. Vol. 75. P. 435—450.
22. Legendre P., Mi X., Ren H., Ma K., Yu M., Sun I.-F., He F. Partitioning beta diversity in a subtropical broadleaved forest of China // Ecology. 2009. Vol. 90. P. 663—674.
23. Massei G., Genov P. V. The environmental impact of wild boar // Galemys. 2004. No 16. P. 135—145.
24. Mohr D., Cohnstaedt L. W., Topp W. Wild boar and red deer affect soil nutrients and soil biota in steep oak stands of the Eifel // Soil Biol. Biochem. 2005. V. 37. P. 693—700.
25. Mohr D., Topp W. Forest soil degradation in slopes of the low mountain range of Central Europe — do deer matter? // Forstwissenschaftliches Centralblatt (Berlin, Germany: 1948: Online), German journal of forest science. 2001. V. 120. P. 220—230.
26. Richardson J., Urban M., Bolnick D., Skelly D. Microgeographic adaptation and the spatial scale of evolution // Trends in Ecology and Evolution. 2014. Vol. 29, № 3. P. 175—176.
27. Smit A., Kooijman A. M., Sevink J. Impact of grazing on litter decomposition and nutrient availability in a grass-encroached Scots pine forest // For. Ecol. Manag. 2002. Vol. 158 (1-3). P. 117—126.
28. Vtorov I. P. Feral pig removal: effects on soil micro-arthropods in a Hawaiian rain forest // J. Wild Manage. 1993. Vol. 57. P. 875—880.
29. Williams J. C., ReVelle C. S., Levin S. A. Spatial attributes and reserve design models: a review // Environmental Modeling & Assessment. 2005. Vol. 10. P. 163—181.
30. Zagatti P., Lemperiere G., Malosse C. Monoterpenes emitted by the large pine weevil, *Hylobius abietis* (L.) feeding on Scots pine, *Pinus sylvestris* L. // Physiol. Entomol. 1997. Vol. 22 (4). P. 394—400.

Поступила в редакцию 03.04.2016 г.

**Гордиенко Татьяна Александровна**, научный сотрудник

Институт проблем экологии и недропользования Академии наук Республики Татарстан  
Российская Федерация, 420087, Казань, ул. Даурская, 28  
E-mail: [t\\_a\\_gordienko2015@mail.ru](mailto:t_a_gordienko2015@mail.ru)

**Суходольская Раиса Анатольевна**, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник

Институт проблем экологии и недропользования Академии наук Республики Татарстан  
Российская Федерация, 420087, Казань, ул. Даурская, 28  
E-mail: [ra5suh@rambler.ru](mailto:ra5suh@rambler.ru); [sukhodolskayaraisa@gmail.com](mailto:sukhodolskayaraisa@gmail.com)

**Вавилов Дмитрий Николаевич**, младший научный сотрудник

Институт проблем экологии и недропользования Академии наук Республики Татарстан  
Российская Федерация, 420087, Казань, ул. Даурская, 28  
E-mail: [sabantsev.ipen@gmail.com](mailto:sabantsev.ipen@gmail.com)

UDC 591.52+631.468:502.7

**T. A. Gordienko**  
**R. A. Sukhodolskaya**  
**D. N. Vavilov**

### Soil invertebrates of macrofauna in Volga-Kama reserve

The research took place on the territory of Volga-Kama State reserve. The latter is situated in south-taiga and forest-steppe subzones. The structure and population in soil macrofauna differs significantly in the studied plots. Taxonomic diversity is higher in forest-steppe zone, mean density is two times greater in lime forests of south taiga subzone. Pedobionts abundance in lime phytocenoses varies greatly. The nuzzling activity of wild boar (*Sus scrofa* Linnaeus, 1758) may have affected that phenomenon. Saprophages dominate in trophic structure of macrofauna in taiga subzone (earthworms, Diptera larvae), predators are less in share (Millipedes, Carabids, rove-beetles). In forest steppe subzone the reverse tendency may be observed.

**Key words:** trophic structure, local adaptations, boar burrowing activity, earthworms, wireworms, Ground Beetles.

**Gordienko Tatyana Aleksandrovna**, Researcher  
 Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use of Tatarstan Academy of Sciences  
 Russian Federation, 420087, Kazan, ul. Daurkaya, 28  
 E-mail: t\_a\_gordienko2015@mail.ru

**Sukhodolskaya Raisa Anatolyevna**, Candidate of Biological Sciences, Senior Researcher  
 Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use of Tatarstan Academy of Sciences  
 Russian Federation, 420087, Kazan, ul. Daurkaya, 28  
 E-mail: ra5suh@rambler.ru; sukhodolskayaraisa@gmail.com

**Vavilov Dmitriy Nikolaevich**, Junior Researcher  
 Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use of Tatarstan Academy of Sciences  
 Russian Federation, 420087, Kazan, ul. Daurkaya, 28  
 E-mail: sabantsev.ipen@gmail.com

### References

1. Aleinikova M. M. Pochvennaya fauna lesov Volzhsko-Kamskogo zapovednika (Raifa) [Soil fauna in the forests of Volga — Kama reserve (Raifa)]. *Trudy Volzhsko-Kamskogo gosudarstvennogo zapovednika — Proceedings of Volga-Kama State reserve*. Kazan, KGU Publ., 1972, is. 2, pp. 133-146. (In Russian).
2. Aleinikova M. M., Porfir'ev V. S., Utrobina N. M. *Partsel'yarnaya struktura elovo-shirokolistvennykh lesov vostoka evropeiskoi chasti SSSR* [Parcel structure of spruce-broadleaved forests in eastern European USSR]. Moscow, Nauka Publ., 1979. 92 p. (In Russian).
3. Borovikov V. P. *STATISTICA. Iskusstvo analiza dannykh na komp'yutere. Dlya professionalov. 2-e izd.* [STATISTICA. Data analytics on PC. For professionals. 2-nd edition]. St. Petersburg, 2003. 344 p. (In Russian).
4. Gordienko T. A., Sabantsev D. N., Khabibullina N. R. Struktura naseleniya pochvennoi mezofauny Raifskogo uchastka Volzhsko-Kamskogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika [Structure of soil macrofauna at the Raifa plot of Volga-Kama reserve]. *Okhrana prirodnoi sredy i ekologo-biologicheskoe obrazovanie : sb. materialov III Vseros. s mezhdunar. uchastiem nauch.-prakt. konf.* [Environmental conservation and ecological education: Proceedings of the III Allover Russia conference]. Elabuga, Publ. of Elabuzhskogo in-ta K(P)FU, 2013, pp. 126-128. (In Russian).
5. Gornov A. V. Rol' kabanov v podderzhanii populyatsii nekotorykh vidov lugovykh rastenii v Nerusso-Desnyanskom poles'e [The role of boars in stability of the meadow plants populations in Nerusso-Desnyan region]. *Byulleten' Bryanskogo otdeleniya RBO — Bulletin of Brynsk dpt. of RBS*. 2014, vol. 2 (4), pp. 42-47. (In Russian).
6. Gorshkov D. Yu. Osobennosti dinamiki chislennosti kabana v Volzhsko-Kamskom zapovednike [Boars abundance dynamics in Volga-Kama reserve]. *Osobennosti funktsionirovaniya osobo okhranyaemykh prirodnykh territorii, raspolozhennykh v gustomasennykh raionakh* [Characteristic functioning of preserved territories in



the regions with high density of population]. Kazan, 2006, pp. 64—68. Available at: URL: <http://vkgz.ru/lib/> (In Russian).

7. Izotova T. E. O mnogonozhkakh (Myriopoda) Tatarskoi ASSR [About millipedes (Myriopoda) in Tatar ASSR]. *Trudy Obshchestva estestvoispytatelei pri Kazanskom gosudarstvennom universitete* [Transactions of Naturalists Society in Kazan State University]. Kazan, 1960, vol. 120, book 6, pp. 139-154. (In Russian).

8. *Kadastr soobshchestv pochvoobitayushchikh bespozvonochnykh (mezofauna) estestvennykh ekosistem Respubliki Tatarstan. Kollektivnaya monografiya / A. K. Zherebtsov, T. I. Artem'eva, R. M. Sabirov, N. V. Shulaev* [Cadaster of soil dwelling invertebrates (macrofauna) in natural ecosystems of Tatarstan Republic. Collective monograph / A. K. Zherebtsov, T. I. Artemyeva, R. M. Sabirov, N. V. Shulaev]. Kazan, Kazan Federal University Publ., 2014. 308 p. (In Russian).

9. Pakhomov A. E. Formirovanie pochvennoi mezofauny pod vozdeistviem royushchikh mlekopitayushchikh v bairachnykh dubravakh Prisamar'ya [Soil macrofauna formation caused by the burrowing mammals in the ledger forests of Samara region]. *Vestnik zoologii*. 2003, vol. 37 (1), pp. 41-48. (In Russian).

10. Stupishin A. V. *Fiziko-geograficheskoe raionirovanie Srednego Povolzh'ya* [Physical and geographical scaling of Middle Volga Region]. Kazan, KGU Publ., 1964, 194 p. (In Russian).

11. Brygadyrenko V. Effect of canopy density on litter invertebrate community structure in pine forests. *Ekologia (Bratislava)*. 2016, vol. 35, no. 1, pp. 90-102.

12. Conover D., Duffy T., Hice L. The covariance between genetic and environmental influences across ecological gradients: reassessing the evolutionary significance of countergradient and cogradient variation. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2009, vol. 1168, pp. 100-129.

13. Duran A., Inger R., Cantu-Salazar L., Gaston K. J. Species richness representation within protected areas is associated with multiple interacting spatial features. *Diversity and Distributions*. 2016, vol. 22, pp. 300-308.

14. Fortin D., Dale M. *Spatial analysis: a guide for ecologists*. Cambridge. UK : Cambridge University Press, 2005. 380 p.

15. Hendry A., McPhail J., Taylor E. Adaptive divergence and the balance between selection and gene flow: lake and stream stickleback in the misty system. *Evolution*. 2002, vol. 56, pp. 1199-1216.

16. Hubbell S. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton, New Jersey, USA : Princeton University Press, 2001. 392 p.

17. Hutchinson G. E. Population studies: Animal ecology and demography. *Bulletin of Mathematical Biology*. 1991, vol. 53, no 1, pp. 193-213.

18. Kawecki T., Ebert D. Conceptual issues in local adaptation. *Ecol. Lett.* 2004, vol. 7, pp. 1225-1241.

19. Lasky J. R., Keitt T. H. Reserve size and fragmentation alter community assembly, diversity, and dynamics. *The American Naturalist*. 2013, vol. 182, pp. 142-160.

20. Laugen A., Laurila A., Rasanen K., Merila J. Latitudinal countergradient variation in the common frog (*Rana temporaria*) development rates: evidence for local adaptation. *J. Evol. Biol.* 2003, vol. 16, pp. 996-1005.

21. Legendre P., Borcard D., Peres-Neto P. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs*. 2005, vol. 75, pp. 435-450.

22. Legendre P., Mi X., Ren H., Ma K., Yu M., Sun I.-F., He F. Partitioning beta diversity in a subtropical broadleaved forest of China. *Ecology*. 2009, vol. 90, pp. 663-674.

23. Massei G., Genov P. V. The environmental impact of wild boar. *Galemys*. 2004, no 16, pp. 135-145.

24. Mohr D., Cohnstaedt L. W., Topp W. Wild boar and red deer affect soil nutrients and soil biota in steep oak stands of the Eifel. *Soil Biol. Biochem.* 2005, vol. 37, pp. 693-700.

25. Mohr D., Topp W. Forest soil degradation in slopes of the low mountain range of Central Europe — do deer matter? *Forstwissenschaftliches Centralblatt (Berlin, Germany: 1948: Online), German journal of forest science*. 2001, vol. 120, pp. 220-230.

26. Richardson J., Urban M., Bolnick D., Skelly D. Microgeographic adaptation and the spatial scale of evolution. *Trends in Ecology and Evolution*. 2014, vol. 29, no 3, pp. 175-176.

27. Smit A., Kooijman A. M., Sevink J. Impact of grazing on litter decomposition and nutrient availability in a grass-encroached Scots pine forest. *For. Ecol. Manag.* 2002, vol. 158 (1-3), pp. 117-126.

28. Vtorov I. P. Feral pig removal: effects on soil micro-arthropods in a Hawaiian rain forest. *J. Wild Manage.* 1993, vol. 57, pp. 875-880.

29. Williams J. C., ReVelle C. S., Levin S. A. Spatial attributes and reserve design models: a review. *Environmental Modeling & Assessment*. 2005, vol. 10, pp. 163-181.

30. Zagatti P., Lemperiere G., Malosse C. Monoterpenes emitted by the large pine weevil, *Hylobius abietis* (L.) feeding on Scots pine, *Pinus sylvestris* L. *Physiol. Entomol.* 1997, vol. 22 (4), pp. 394-400.