ПОВОЛЖСКИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2005. №3. С. 268 – 276

УДК [595.7:631.445](470)

# ПРОСТРАНСТВЕННЫЕ ВАРИАЦИИ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ ЖИВОТНОГО НАСЕЛЕНИЯ СТЕПНЫХ ПОЧВ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

**Б.Р. Стриганова**

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН*
*Россия, 119071, Москва, Ленинский пр., 33*

Поступила в редакцию 25.06.05 г.

**Пространственные вариации функциональной структуры сообществ животного населения степных почв Европейской России**. – **Стриганова Б.Р.** – Обсуждаются основные тренды изменений структуры животного населения почвы в степных экосистемах по градиенту нарастания аридности климатических условий. На фоне сохранения уровня общего обилия животного населения почвы сокращается функциональное разнообразие сапрофильного комплекса и возрастает значение группировки фитофагов, связанных с корнями растений. На зонально-региональных профилях, пересекающих степную зону с севера на юг и с запада на восток, отмечено снижение общей зоомассы по мере нарастания аридности и континентальности условий. Однако снижение зоомассы идет медленнее, чем снижение первичной продукции. Поэтому по градиенту аридизации нагрузка пищевой активности животных на фитомассу и мортмассу возрастает, что приводит к повышению роли зоотической активности в деструкционной динамике.

*Ключевые слова*: мезофауна, широтно-долготный градиент, эдафо-климатические условия, демутационные процессы, степная зона.

**Spatial variations of the functional structure of soil animal populations in the steppes of European Russia. – Striganova B.R.** – Main trends of changes in the functional structure of soil animal populations in steppe ecosystems along the aridity gradient are considered. Against the background of insignificant fluctuations of the abundance levels of soil invertebrates, a reduction of the animal saproblock diversity and a simultaneous increase of the relative weight of plant-root-eating forms take place. Along the zonal-regional transects crossing the steppe zone in the North-South and West-East directions the total soil zoomass tends to decrease as the climatic aridity and continentality increase. But the reduction of the soil zoomass progresses slower than that of the primary production. That is why the loading of animal feeding activity on the living phytomass and mortmass enhances, which results in an increase of the zoogenic activity role in the decomposition dynamics.

*Key words*: mesofauna, latitude-longitudinal gradient, edapho-climatic conditions, demutation processes, steppe zone.

Планомерное изучение фауны и животного населения степных почв, начатое еще в 1930-х гг., было связано с практическими задачами защиты сельскохозяйственных культур от вредителей и паразитов. Основное внимание уделялось биологии и распространению растительноядных личинок насекомых и нематод, связанных с корнями растений. Объектами исследований были также почвообитающие хищники и паразиты – естественные враги вредителей растений, которые рассматривались как потенциальные объекты биоборьбы с вредителями.

Степная зона России, особенно в ее Европейской части, издавна была освоена под сельское хозяйство. К началу XX в. в степи и лесостепи почти не оставалось нераспаханных земель, за исключением небольшого числа охраняемых территорий,

© Б.Р. Стриганова, 2005

а также участков, неудобных для сельскохозяйственных работ (склоны, овраги и пр.). Эти целинные земли служили контролем при проведении сравнительных исследований почвенной фауны агроценозов и выявлении возможных очагов размножения вредителей культурных растений (Зыков, 1911; Щеголев и др., 1937; Гиляров, 1949; Березина, 1952; Фомичев, 1975; Шуровенков, 1975; Скуфьин, 1978; Локтионов, 1981; Пономаренко, 1987; Казадаев, 1991).

На рубеже 40 – 50-х гг. прошлого века широкое развитие получила государственная программа создания в степи искусственных полезащитных лесопосадок. В связи с этим в 50-х гг. специальный интерес приобрели вопросы изучения фауногенетических закономерностей заселения почв разных типов местообитаний степного ландшафта, динамики животного населения почвы при антропогенных изменениях растительного покрова (облесение, распашка почвы, выпас и пр.) (Арнольди, 1953, 1965; Гиляров, 1956; Агаев, 1972; Arnoldi, Ghilarov, 1963).

В период интенсивного использования химических средств защиты растений (пестициды, гербициды) и применения высоких доз минеральных удобрений в степных районах с обширными территориями агроценозов возникла проблема защиты животного населения почв, в первую очередь полезных почвообразователей, минерализаторов, гумификаторов органических остатков (Пономаренко, 1969; Миноранский, 1996). Таяние гумуса, усиление эрозионных процессов и другие признаки деградации почв, особенно заметные в степных черноземах Европейской России, коррелировали с резким снижением разнообразия и обилия почвенной фауны.

В последнее десятилетие в условиях резкого сокращения площади пахотных земель в степной зоне на залежах развивается процесс восстановления степной растительности и нормальной биодинамики почвенных процессов. В настоящее время становятся актуальными оценка современного разнообразия животного населения степных экосистем, мониторинг восстановительной динамики биотического разнообразия степных почв и разработка технологий биомелиорации почвы с целью полного восстановления ее биопродукционного потенциала.

В данном сообщении рассматриваются пространственные изменения состава и структуры животного населения степных почв, обусловленные широтно-долготными различиями эдафо-климатических условий степной зоны, которые могут использоваться в качестве эталонов при оценке скоростей демутационных процессов.

### *Широтные изменения животного населения почв*

Результаты количественных исследований животного населения степных почв в Европейской России позволяют выявить основные тренды изменений сообществ педобионтов в северо-южном направлении.

В лесостепи открытые участки представлены растительными группировками луговых степей с преобладанием плотнодерновинных злаков и лугового разнотравья, формирующимися на выщелоченных и типичных черноземах (Келлер, 1903; Ливеровский, 1974). Эти сообщества отличаются максимальным уровнем таксономического и экологического разнообразия животного населения почвы. Комплекс обитателей лесостепных черноземов в открытых травянистых местообитаниях включает формы, относящиеся к различным экологическим группировкам: 1 – луговые мезофилы (*Anomala dubia*, *Phyllopertha horticola*, *Cardiophorus* sp.,

*Crypticus quisquilius*); 2 – эврибионтные ксерофилы и широко распространенные степные формы (*Pentodon idiota*, *Epicometis hirtus*, *Blaps lethifera*, *Hoplia parvula*, *Valgus hemipterus*, *Pedinus femoralis*, *Oodescelis polita*); 3 – ксерофилы (*Opatrum sabulosum*). Кроме того, для лесостепных почв характерно присутствие представителей «лесостепной группировки» насекомых с почвенными личинками, которые одинаково обильны под пологом лесостепных островных лесов и в открытых местообитаниях (Животный мир СССР, 1950; Арнольди, 1965).

Общая численность крупных беспозвоночных колеблется в пределах 500 – 750 экз./м$^2$. В почвенных сообществах лугово-степных местообитаний в сравнении с лесной зоной существенно расширяется значение пастбищных пищевых цепей, хотя сапрофильный комплекс педобионтов доминирует в составе зоомассы (Arnoldi, Ghilarov, 1963). Среди дождевых червей в зональных группировках преобладают *Aporrectodea caliginosa* (формы *typica* и *trapezoides*), *A. rosea*. В структуре сапрофильного комплекса педобионтов выделяются многочисленные группировки первичных разрушителей (двупарноногие многоножки, мокрицы, личинки ряда семейств жесткокрылых, обитающие в дерновом горизонте и активно участвующие в разложении наземного опада травянистых растений) и детритофагов (дождевые черви). Первые наиболее активны в дерновине, вторые – в корнеобитаемом горизонте, где заканчивают разложение корневых остатков, начатое ризофагами и фитосапрофагами – первичными разрушителями.

На рис. 1 показано соотношение основных трофических групп почвенных беспозвоночных луговой степи на выщелоченных черноземах. Сапрофаги составляют почти 35%, а фитофаги – всего 18%. Сапрофаги обеспечивают быстрое разложение наземного травянистого опада и корневого отпада. Экскременты фитофагов включаются в детритный поток, в котором при участии детритофагов трансформация органического материала направлена в сторону новообразования и аккумуляции гумусовых веществ.

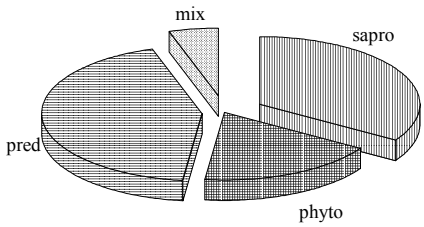


**Рис. 1.** Трофическая структура комплекса почвенной мезофауны Стрелецкой степи Центрально-Черноземного заповедника (по данным Arnoldi, Ghilarov, 1963): mix – группа со смешанным питанием, sapro – сапрофаги, pred – хищники, phyto – фитофаги

В степной зоне животное население черноземов и темно-каштановых почв сохраняет относительно высокие показатели обилия и таксономического разнообразия до самых южных ее границ. Заселенный животными горизонт достигает 80 – 120 см, основная часть зоомассы концентрируется в гумусовом горизонте на глубине 10 – 30 см. На рис. 2, *а* показано вертикальное распределение микроартропод в почвенном профиле. В период весеннего пика активности панцирные клещи концентрируются в верхнем слое 0 – 15 см, с глубиной их обилие снижается. Гамазовые клещи и коллемболы более равномерно распределяются по всему заселенному профилю. Летом на фоне резкого снижения общей численности микроартропод в 1.2 – 2 раза наблюдается смещение максимума обилия в более глубокий слой почвы со стабилизированным гидротермическим режимом (рис. 2, *б*).

В составе мезофауны относительно высокая численность характерна для корнегрызущих форм (личинки земляных блошек, пластинчатоусых, щелкунов, долгоносиков) и их хищников (Geophilidae). В трофической структуре степных сообществ педобионтов расширяется удельный вес фитофагов (рис. 3).

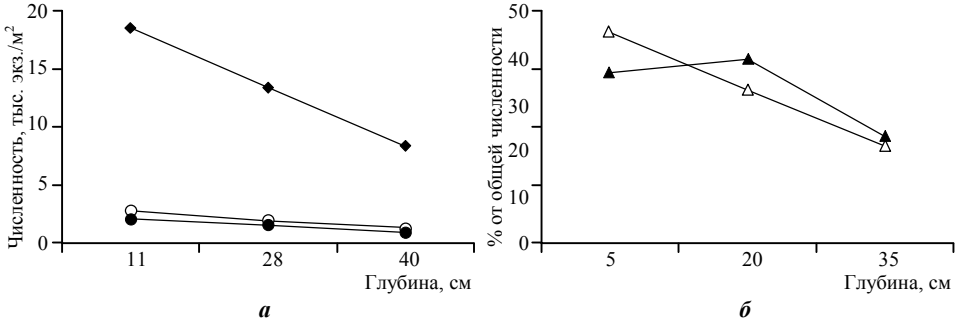


**Рис. 2**. Распределение почвенных микроартропод в профиле обыкновенного чернозема (по: Стасю, 1987): *а* – распределение ключевых групп, *б* – сезонные смещения максимума обилия по почвенному профилю; ◆ – Oribatei, ● – Collembola, ○ – Gamasida, △ – весна, ▲ – лето

В почвенном покрове северных и типичных степей Восточно-Европейской равнины преобладают обыкновенные и южные черноземы, сменяющиеся на юге в подзоне сухих степей темно-каштановыми и каштановыми почвами. На типичных черноземах формируются разнотравно-типчаково-ковыльные сообщества с высоким густым травостоем в ненарушенных участках. К югу в составе разнотравья увеличивается обилие ксерофитных видов, эфемеров и эфемероидов. На южных черноземах они сменяются типчаково-ковыльными группировками с разреженным травостоем и на юге степной зоны в области каштановых почв – полынно-дерновиннозлаковыми. В составе и структуре животного населения почвы можно отметить закономерные изменения по градиенту нарастания аридности эдафоклиматических условий.

В типичных разнотравно-типчаково-ковыльных степях снижается абсолютное и относительное обилие обитателей дернины и поверхности почвы. В гумусовом и минеральном горизонте почвы доминируют личинки жесткокрылых и двукрылых насекомых, а в подстилке и поверхностном слое почвы – наземные хищники (пауки, жужелицы) и фитосапрофаги (мокрицы, полужесткокрылые).

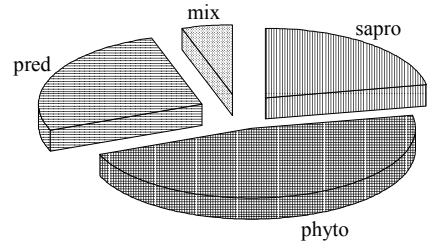


**Рис. 3.** Трофическая структура мезофауны типичной степи (Луганская область) (усл. обозн. см. на рис. 1)

Подзона типичных степей представляет экотонную полосу, где формируется мозаика локальных сообществ, характерных для гумидных и сухостепных травянистых группировок, распределение которых определяется особенностями мезо- и микрорельефа. В участках с широким участием луговой растительности доминируют личинки пыльцеедов и пластинчатоусых, как и в лесостепной зоне, а в разнотравно-ковыльной степи – корнегрызущие ли-

чинки чернотелок и хищные личинки двукрылых насекомых (Asilidae, Therevidae). В этой подзоне группировка мезофильных форм представлена личинками *Cardiophorus*, *A. dubia*, а группировка степных умеренно ксерофильных форм – *Ph. horticola*, *C. quisquilius*, *P. idiota*, *E. hirta*, *B. halophila*, *B. lethifera*, *T. nomas*.

Подзона сухих степей представлена типчаково-ковыльными группировками на темно-каштановых и каштановых почвах и мицеллярно-карбонатных черноземах. В плакорных степных группировках исчезают дождевые черви, которые вытесняются в речные долины с хорошо увлажненными почвами. Распределение сапротрофных членистоногих (двупарноногие многоножки, мокрицы) также ограничено пониженными элементами рельефа. В глубоких горизонтах почвы животное население представлено преимущественно степными ксерофилами и эврибионтными формами личинок насекомых. В дерновом горизонте у поверхности почвы многочисленными становятся почвообитающие личинки усачей (*Dorcadion*), связанные с корнями растений.

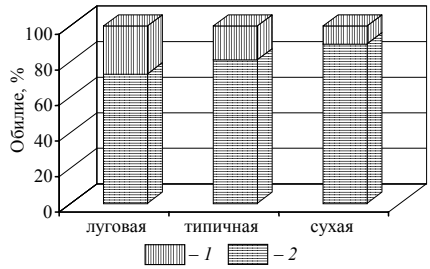


**Рис. 4.** Широтные изменения вертикальной структуры комплексов почвенной мезофауны: *1* – подстилочно-поверхностные, *2* – внутрипочвенные

При переходе от луговых к сухим типам степей наблюдается четко выраженный тренд соотношения численности подстилочно-поверхностных и внутрипочвенных групп обитателей (рис. 4). Большая часть животного населения сосредоточена в гумусовом и минеральном слоях почвы. Наблюдаются четко выраженные сезонные миграции животных по почвенному профилю с тенденцией смещения зоомассы в более глубокие горизонты в летний период.

Таким образом, в сухостепных местообитаниях трофическая структура комплексов животного населения приобретает все признаки, характерные для субаридных экосистем. По обилию растительноядные корнегрызущие формы составляют более половины, и здесь основной поток энергии направляется по пастбищным пищевым цепям.

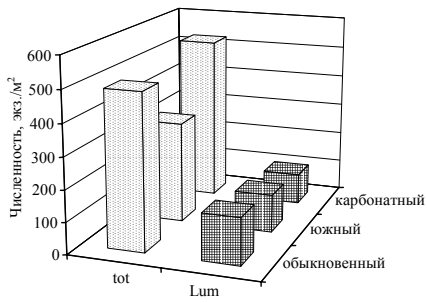


**Рис. 5.** Широтные изменения обилия животного населения в ряду черноземных почв: tot – общая численность, Lum – численность дождевых червей

Широтные изменения состава животного населения почв были исследованы на профиле, пересекающем зону черноземных почв области Дунайско-Днестровского междуречья (Сорокский район Молдовы – Измаильский район Украины). Сравнивали структуру мезонаселения в степных целинных участках на трех подтипах черноземов: обыкновенный мощный – южный – карбонатный (Стриганова, 2003; Striganova, Rybalov, 1988). Общая численность мезофауны варьирует в пределах 300 – 500 экз./м$^2$. Но при этом четко выражена тенденция к сокращению абсолютного обилия дождевых червей (рис. 5). На карбонатном черноземе в

пахотных почвах они практически исчезают (Стриганова, 2003). В составе животного населения на этом профиле резко изменяется структура доминирования (рис. 6). Если в обыкновенном и южном черноземах основную роль в доминантном комплексе играют сапрофаги (дождевые черви, энхитреиды, мокрицы), то в карбонатном черноземе преобладают личинки чернотелок и хрущей, связанных с корнями травянистых растений. Однонаправленный тренд имеют также изменения структуры животного населения (рис. 7): с севера на юг наблюдается снижение удельного веса группировки сапрофагов и расширение обилия корнегрызущих форм. Таким образом, при переходе от типичных к сухим степям основной поток энергии в почвенной субсистеме переключается с детритной пищевой цепи на пастбищную, что определяется сменой доминантов в сообществах педобионтов.

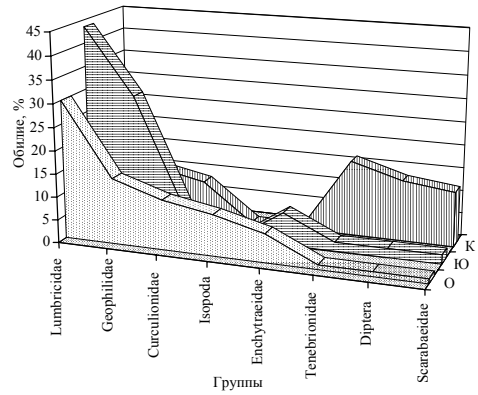


**Рис. 6.** Изменения структуры доминирования в ряду черноземных почв: О – обыкновенный мощный, Ю – южный, К – карбонатный чернозем

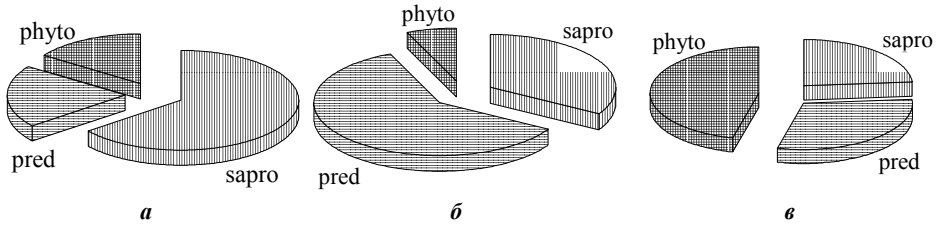


**Рис. 7.** Широтные изменения трофической структуры комплексов почвенных беспозвоночных: *а* – обыкновенный чернозем, *б* – южный чернозем, *в* – карбонатный чернозем (усл. обозн. см. на рис. 1)

### *Долготные изменения животного населения почв*

Ранее проведенные сравнения почвенной фауны степных экосистем Европейской России, Центральной Азии и Сибири выявили направленные эколого-фаунистические различия животного населения почв, определяемые особенностями фауногенеза отдельных провинций степной зоны, а также изменением гидротермического режима почв, связанным с нарастанием континентальности климата. В Причерноморской провинции большую роль в составе фаунистических комплексов играют широко распространенные лугово-степные европейские и средиземноморские виды. К востоку от р. Волги расширяется участие центральноазиатских видов, характерных для сухих степей и полупустынь (Животный мир СССР, 1950). В групповом составе мезофауны дождевые черви теряют свое доминантное значение, и основную часть зоомассы почвенных сообществ составляют личинки жест-

кокрылых насекомых. Структурные особенности комплексов почвенных беспозвоночных, характерные для населения южных вариантов сухих степей Европейской России, за Уралом выявляются уже в северных степях (Мордкович, 1987; Брагина, 1996).

Влияние фактора континентальности климата четко выражено в долготных изменениях функциональной структуры животного населения на Европейской территории России. Ниже приводятся сравнения некоторых структурных параметров комплексов почвенной мезофауны зональных местообитаний типичной степи в трех областях, различающихся по эдафо-климатическим условиям: Причерноморской (29° в.д.), Волго-Донской (40° в.д.) и Заволжско-Уральской (55° в.д.). Общая численность животных наиболее высока в Дунайско-Днестровском междуречье, где она достигает 770 экз./м$^2$. Там сохраняется высокий уровень обилия дождевых червей и ряда умеренно-мезофильных форм почвенных насекомых. На приподнятых элементах рельефа развиты маломощные черноземы и темно-каштановые почвы с вкраплениями солонцеватых почв. В этой области обилие животных резко снижается до 50 – 100 экз./м$^2$. В Заволжье и на южном Урале заселенность почвы в 2 – 2.5 раза выше, она достигает 280 – 300 экз./м$^2$. При этом наблюдаются четко выраженные изменения структуры доминирования в составе почвенных сообществ (рис. 8).

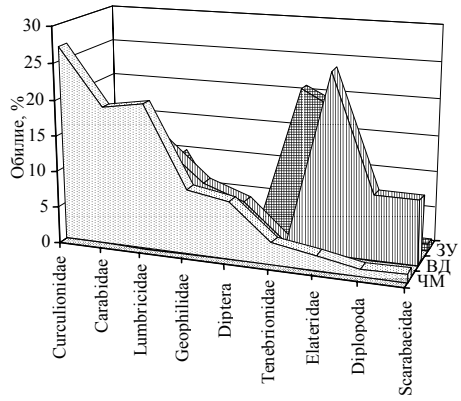


**Рис. 8.** Смена доминантов в сообществах мезопедобионтов подзоны сухих степей. Провинции: ЧМ – Причерноморская, ВД – Волго-Донская, ЗУ – Заволжско-Уральская

В Причерноморской области основу животного населения составляют дождевые черви (20%), личинки долгоносиков (27%) и жужелицы (19%, среди которых преобладают растительноядные виды *Amara*). В Волжско-Донской области эти группы сохраняют свое положение в доминантном комплексе, но их относительное обилие снижается вдвое. Здесь преимущественное положение занимают растительноядные почвенные личинки жуков-щелкунов и хрущей (34%). На южном Урале в сообществах мезофауны супердоминируют личинки чернотелок и щелкунов, которые определяют и особенности трофической структуры населения (рис. 9).

С запада на восток прогрессирует постепенное снижение относительного веса сапроблока. В самой западной точке он составляет более 50%, а в составе его преобладают дождевые черви. В Волжско-Донской области на долю сапрофагов в сумме приходится около 25%. При этом почти половину обилия образуют диплоподы, представленные единственным массовым видом *Rossiulus kessleri*, достигающим в степных экосистемах высокого уровня численности, особенно в древесно-кустарниковых группировках. В Зауралье вес сапроблока не превышает 10 – 12%. Одновременно наблюдается расширение группировки фитофагов, представленных в исследованных точках личинками разных семейств жесткокрылых.

Основные направления структурных перестроек животного населения с запада на восток показывают, что нарастание континентальности климата вызывает

изменения, подобные тем, которые наблюдаются по градиенту аридности. Резкие сезонные перепады температуры, пересыхание верхнего горизонта почвы летом приводят к сокращению периода активности даже в местах с достаточно большим количеством осадков. Поэтому в почвенных сообществах основная масса нехищных форм, составляющая большую часть населения, переключается на питание живыми растительными тканями в минеральном горизонте почвы.

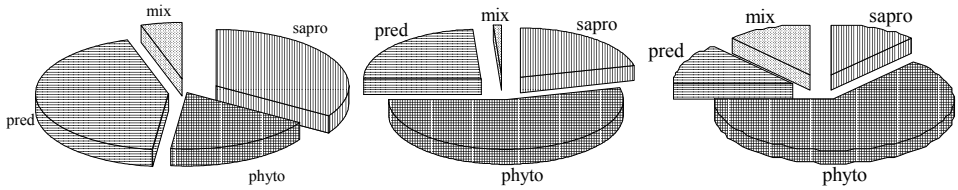


**Рис. 9**. Долготные изменения трофической структуры почвенной мезофауны (усл. обозн. см. на рис. 1)

Для степных сообществ животного населения характерны резкие сезонные колебания обилия, локализации и активности животных в гумусовом и корнеобитаемом горизонтах почвенного профиля. Большинство почвенных обитателей совершают глубокие вертикальные миграции, связанные с пересыханием и интенсивным прогреванием верхнего горизонта почвы летом и его промерзанием зимой. В летний период животные опускаются ниже зоны концентрации мелких корней, служащих основным пищевым резервом, и перестают питаться. Основная активность животных сосредоточена в течение относительно короткого весеннего периода с наиболее благоприятным для почвенных обитателей сочетанием термических условий и влажности. Сравнения изменений величин первичной продукции, мортмассы и почвенной зоомассы по мере нарастания аридности условий в степных экосистемах показали, что снижение зоомассы идет гораздо медленнее, чем снижение первичной продуктивности и детритного потока (Striganova, 1991). Поэтому в почве нагрузка животных на фитомассу возрастает, что приводит к ускорению темпов деструкции и минерализации растительной массы, которые завершаются в течение 1 – 2 лет.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Агаев Б.И.* Характер распространения личинок жуков-щелкунов (Coleoptera, Elateridae) по биотопам в Мугано-Сальской степи Азербайджана // Проблемы почвенной зоологии: Материалы IV Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1972. С. 7.

*Арнольди К.В.* О лесостепных источниках и характере проникновения в степь лесных насекомых при степном лесоразведении // Зоол. журн. 1953, Т. 32, вып. 2. С. 175 – 194.

*Арнольди К.В.* Лесостепь русской равнины и попытка ее зоогеографической и ценологической характеристики на основе изучения насекомых // Тр. Центрально-Черноземного заповедника. Воронеж, 1965. Т. 8. С. 138 – 166.

*Березина В.М.* Изменения в составе и численности вредной почвенной фауны под влиянием преобразования природы Каменной степи // Энтом. обозр. 1952. Т. 32. С. 77 – 112.

*Брагина Т.М.* Структура почвенной мезофауны степных биогеоценозов сухостепного Казахстана // Проблемы почвенной зоологии: Материалы 1 Всерос. совещ. Ростов-н/Д, 1996. С. 18 – 20.

*Гиляров М.С.* Особенности почвы как среды обитания и ее роль в эволюции насекомых. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 279 с.

*Гиляров М.С.* Почвенная фауна бассейна р. Деркуль // Тр. Ин-та леса АН СССР. 1956. Т. 30. С. 235 – 278.

*Зыков В.П.* Материалы по энтомофауне Области Войска Донского // Рус. энтомол. обозр. 1911. Т. 11, № 1.

Животный мир СССР. Зона степей. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 3. 672 с.

*Казадаев А.А.* Фауна пахотных почв обыкновенного чернозема Нижнего Дона // Проблемы почвенной зоологии: Тез. докл. X Всесоюз. совещ. Новосибирск, 1991. С. 58.

*Келлер Б.А.* Из области черноземно-ковыльных степей // Ботанико-географические исследования в Сердобском уезде Саратовской губернии. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1903. 130 с.

*Ливеровский Ю.А.* Почвы СССР. М.: Изд-во МГУ, 1974. 461 с.

*Локтионов П.Д.* Почвенные насекомые Нижнего Дона. Ростов-н/Д: Изд-во Рост. гос. ун-та, 1981. 143 с.

*Миноранский В.А.* Формирование «природного каркаса», как условие сохранения биоразнообразия и улучшения экологической ситуации в европейских степях // Проблемы почвенной зоологии: Материалы 1 Всерос. совещ. Ростов-н/Д, 1996. С. 97 – 99.

*Мордкович В.Г.* Закономерности региональных изменений населения беспозвоночных в почвах степной зоны СССР // Проблемы почвенной зоологии: Тез. докл. IX Всесоюз. сов. Тбилиси: Мецниерба, 1987. С. 192, 193.

*Пономаренко А.В.* Чернотелки нижнего Дона // Проблемы почвенной зоологии: Тез. докл. IX Всесоюз. совещ. Тбилиси: Мецниерба, 1987. С. 230, 231.

*Пономаренко А.В.* О сохранении почвенной энтомофауны в агроценозах // Проблемы почвенной зоологии: Тез. докл. II Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1969. С. 132.

*Скуфьин К.В.* Насекомые юго-востока Черноземного Центра. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1978. 164 с.

Российский Европейский трансект (экологические очерки) / Под ред. акад. В.Е. Соколова, проф. Б.Р. Стригановой. М., 1996. 66 с.

*Стась А.А.* Распределение микроартропод по генетическим горизонтам почвенного профиля обыкновенного чернозема // Проблемы почвенной зоологии: Тез. докл. IX Всесоюз. совещ. Тбилиси: Мецниерба, 1987. С. 279, 280.

*Стриганова Б.Р.* Влияние эдафического фактора на формирование животного населения почв агроценозов // Зоол. журн. 2003. Т. 82, № 2. С. 178 – 187.

*Фомичев А.И.* Эколого-фаунистический обзор жужелиц (Coleoptera, Carabidae), обитающих на территории Нижнего Дона и равнин Северного Кавказа: Автореф. дис. … канд. биол. наук. Ростов-н/Д, 1975. 18 с.

*Шуровенков Б.Г.* Условия обитания проволочников (Elateridae) на люцерновых полях севооборотов степи, лесостепи и лесо-луго-степи // Проблемы почвенной зоологи: Материалы V Всесоюз. совещ. Вильнюс: Мокслас, 1975. С. 338 – 340.

*Щеголев В.Н., Знаменский А.В., Бей-Биенко Г.Я.* Насекомые, вредящие полевым культурам. М.: Сельхозгиз, 1937. 234 с.

*Arnoldi K.V., Ghilarov M.S.* Die Wirbellosen im Boden und in der Streu als Indikatoren der Besonderheiten der Boden- und Pflanzendecke der Waldsteppenzone // Pedobiologia. 1963. Bd. 2. S. 193 – 222.

*Striganova B.R.* Trophic relations in soil animal communities and decomposition rates // Polish Ecol. Studies. 1991. Vol. 16, №3 – 4. P. 119 – 130.

*Striganova B.R., Rybalov L.B.* Bodenfauna der Zentralteil des Moldau und ihre anthropische Umgestaltung // XII Intern. Symp. ueber Entomofaunistik in Mitteleuropa. Kiev, 1988. S. 158.