Л. В. Бусленко, В. В. Іванців

ДОЩОВІ ЧЕРВ'ЯКИ ПРАВОБЕРЕЖНОЇ УКРАЇНИ (ВИДОВЕ РІЗНОМАНІТТЯ, ЕКОЛОГІЯ, БІОЛОГІЯ, КАДАСТР)

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

Луцьк – 2020

УДК 631.46:591.524.2:591.557

ББК28.681+28.081.2

Рекомендовано до друку вченою радою

Східноєвропейський національний університет імені Лесі Українки

(протокол № 5 від 28 травня 2020 р.)

Рецензенти:

Чернобай Ю. М., доктор біологічних наук, професор, головний науковий співробітник Дежавного природознавчого музею НАН України (Львів);

Шевчук М. Й., доктор сільськогосподарських наук, професор кафедри лісового і садово-паркового господарства Східноєвропейський національний університет імені Лесі Українки

Бусленко Л. В., Іванців В. В.

Дощові черв'яки Правобережної України (видове різноманіття, екологія, біологія, кадастр). – Луцьк: Іванюк В. П., 2020. – 400 с.

Монографія присвячена люмбріцидам Правобережної України, а саме видовому різноманіттю, екології, біології та кадастру. Детально розглянуті особливості їх анатомії та морфології. Вперше для регіону поданий опис та ілюстрації 44 видів і підвидів дощових черв'яків. Відзначено особливості їх просторового розподілу в залежності від фізико-хімічних умов, біотичних параметрів ґрунтів. Встановлена роль фізико-географічних та історичних чинників у генезисі видового різноманіття дощових черв'яків. Проаналізовано основні чинники і механізми, які впливають на адаптацію люмбріцид в колонізації територій. Крім того проведена систематизація сукупності відомостей про географічне поширення видів родини люмбріцид, їх чисельність і характеристика оселищ.

Монографія розрахована на фахівців у галузях зоології, екології, ґрунтознавства, лісового, сільського господарства, охорони природи, студентів вищих навчальних закладів біологічного профілю.

УДК 631.46:591.524.2:591.557

ББК28.681+28.081.2

©Бусленко Л. В., 2020

©Іванців В. В., 2020

Бусленко Л. В. Іванц

ЗМІСТ

Вступ…… 7

Розділ 1. Стан вивченості дощових черв'яків у біогеоценозах України…… 15

Розділ 2. Біогеографія антропогену Правобережної України і генезис фауни дощових черв'яків…….. 40

2.1. Орографічні процеси…… 41

2.2. Палеогеографія антропогену Правобережної України….. 44

2.2.1. Льодовикові епохи…… 45

2.2.2. Міжльодовикові епохи……. 50

2.3. Біогеографічні особливості антропогену у формуванні комплексів дощових черв'яків Правобережної України ……. 52

2.3.1. Рефугіуми…… 52

2.3.2. Абіотичні чинники……. 53

2.3.3. Біотичні чинники…… 60

2.4. Особливості розвитку комплексу дощових черв'яків Правобережної України в антропогені…… 62

Розділ 3. Методи збору, утримування і препарування дощових черв'яків…… 72

Розділ 4. Дощові черв'яки: морфо-анатомічний нарис ……. 94

4.1. Зовнішня морфологія…….. 94

4.1.1. Розміри і форма тіла……. 94

4.1.2. Забарвлення шкірно-м'язового мішка…… 96

4.1.3. Головна лопать…… 98

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

4.1.4. Сегментація тіла…… 99
4.1.5. Спинні (дорзальні) пори…….. 99
4.1.6. Статеві отвори…… 102
4.1.6.1. Чоловічі статеві отвори……. 102
4.1.6.2. Жіночі статеві отвори…… 103
4.1.7. Отвори сім'яприймачів…….. 103
4.1.8. Щетинковий апарат…… 108
4.1.9. Статеві (копулятивні) щетинки…… 109
4.1.10. Папіли…… 106
4.1.11. Поясок…….. 106
4.1.12. Пубертатні валики…… 107
4. 1.13. Сім'яприймачі (сперматеки)……. 108
4.1.14. Метанефридіальні отвори…….. 109
4.2. Морфо-анатомічна будова шкірно-м'язового мішка…… 109
4.2.1. Кутикула……. 109
4.2.2. Епідерміс шкірно-м'язового мішка……. 110
4.2.3. Кільцеві м'язи…… 112
4.2.4. Поздовжні м'язи…… 112
4.3. Порожнина тіла (целом)……. 115
4.3.1. Дисепіменти…… 115
4.3.2. Гідростатичний скелет…….. 116
4.3.3. Целотелій, хлорагогенні клітини…… 117
4.3.4. Целомічна рідина та її клітинні елементи ……... 117
4.3.4. Травна система…….. 118
4.3.4.1. Передня кишка дощових черв'яків……. 118
4.3.4.2. Вапнякові залози (залози Morrena)……. 120

Буценко Л. В. Іванців В. В.

4.3.4.3. Середня і задня кишки…….. 121
4.3.5. Органи дихання……. 122
4.3.6. Кровоносна система…….. 122
4.3.7. Видільна (екскреторна) система…….. 125
4.3.8. Нервова система……. 127
4.3.8. Статева система…….. 130
Розділ 5. Систематичний огляд дощових черв'яків фауни Правобережної України…… 136
5.1. Біорізноманіття дощових черв'яків фауни Правобережної України…… 136
5.1.1. Генезис родової діагностики в родині *Lumbricidae* Claus, 1876…….. 136
5.1.2. Систематичний огляд дощових черв'яків Правобережної України…… 141
5.1.2.1. Родина C*riodrilidae* (Vejdovsky, 1884)……. 142
5.1.2.2. Родина L*umbricidae* (claus, 1876)……. 143
5.1.2.3. Рід *HELODRILUS* (Hoffmeister, 1845 emed.Omodeo, 1953, emed. Perel, 1976)……. 147
5.1.2.4. Рід *PROCTODRILUS* (Zicsi, 1985)…… 149
5.1.2.5. Рід *APORRECTODEA* (Örley, 1885)…….. 150
5.1.2.6. Рід *ALLOLOBOPHORA* (Eisen, 1987)…… 163
5.1.2.7. Рід *LUMBRICUS* Linnaeus, 1758…….. 169
5.1.2.8. Рід *EISENIELLA* Michaelsen, 1900……. 176
5.1.2.9. Рід *EISENIA* Malm, 1877 emend. Mich., emend. Perel, 1974…….. 180
5.1.2.10. Рід *OCTOLASION* Örley, 1885…….. 191

Буценко Л. В. Іванців В. В.

5.1.2.11. Рід *OCTODRILUS* Omodeo, 1956…….. 194
5.1.2. 12. Рід *DENDRODRILUS* Omodeo, 1956…… 198
5.1.2. 13. Рід *DENDROBAENA* Eisen emed. Pop, 1941…… 202
5.1.2.14. Рід *FITZINGERIA* Zicsi…… 209
Розділ 6. Екобіологічний аспект дощових черв'яків біогеоценозів Правобережної України…… 214
Розділ 7. Кадастр дощових черв'яків Правобережної України…… 303
Список використаних джерел…… 348

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

ВСТУП

Першого листопада 1837 року Чарлз Дарвін виголосив на засіданні Лондонського геологічного товариства доповідь на тему «Про утворення рослинного шару» і зробив припущення про участь дощових черв'яків в утворенні гумусу. Вона стала прологом до вивчення діяльності дощових черв'яків. У монографії «Утворення рослинного шару діяльністю дощових черв'яків» Ч. Дарвін (1881) відзначає, що ця доповідь спонукала його упродовж усього життя працювати над розвитком окресленої ідеї. Він указує на те, що дощові черв'яки постійно викидають на поверхню велику кількість дрібної землі (копролітів), які згодом укривають всю поверхню ґрунту. Її товщина зазнає значної варіації від едафічних чинників. Увесь рослинний шар не один раз проходив через кишечник і ця дія відбудеться ще неодноразово. Отже, за Ч. Дарвіном формується природничо-історичне тіло, в утворенні якого значну роль відіграє біотичний чинник.

З 80-х років XIX століття почався процес нагромадження інформації з питання ґрунтоутворювальної діяльності тварин, у тому числі дощових черв'яків. Ці відомості мали фрагментарний характер, а коло досліджуваних тварин було невелике. Але окремі питання, які мали важливе значення, друкувались у спеціальних роботах. Серед різних питань, які заслуговували особливої уваги, було дослідження ґрунтоутворювальної діяльності дощових черв'яків. Майже одночасно були опубліковані праці В. Гензена (Hänsen, 1877, 1882), Ч. Дарвіна (Darwin, 1881). Можна вважати, що робота німецького зоолога В. Гензена була першим екологічним дослідженням, повністю присвяченим дощовим черв'якам. Автор експериментальним

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

методом показав, як дощові черв'яки впливають на формування родючого шару ґрунту. Власне через чотири роки Ч. Дарвін (1881) опублікував класичний твір про дощових черв'яків, який не втратив своєї цінності і в наші дні. Автор, щоб підкреслити важливість дощових черв'яків в утворенні родючого шару ґрунту, завершує її такими словами: "Плуг належить до числа найдавніших і має найбільше значення з винаходів людини; проте ще задовго до його винаходу ґрунт правильно оброблявся черв'яками і завжди буде оброблятися ними. Надто сумнівно, щоб знайшлись ще інші тварини, які б в історії земної кори займали таке вагоме місце".

Представлені Ч. Дарвіном спостереження та висновки вказують на вагоме значення довготривалих процесів ґрунтоутворенння. Під впливом дощових черв'яків відбувається руйнування гірських порід, денудація земної кори та сприяння їх заселення рослинними організмами. Ці процеси мало видимі, але вони постійні і тривалі.

Дощові черв'яки в помірному поясі з усіх землерийних тварин домінують у структуруванні ґрунтів і деструкції мертвої органічної речовини (мортмаси) та динамічних процесах ґрунтових комплексів. За їхньою участю в едафотопах відбуваються складні метаболічні процеси. Вони часто мають вирішальне значення у збереженні й функціонуванні ґрунтів.

З кінця XIX століття і до наших днів постійно зростає інтерес вітчизняних та зарубіжних зоологів і ґрунтознавців до вивчення ґрунтових олігохет родини Lumbricidae. Це зумовлено їхнім структурно-функціональним значенням у біогеоценозах. Роль дощових черв'яків у ґрунтоутворенні на півдні України досліджував Г. М. Висоцький (1899), який звернув увагу на структуроутворювальну роль дощових черв'яків. Зокрема, він наголошував на значенні їх у формуванні повітряного, водного режиму та

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

структурованості ґрунту. Дощові черв'яки активні у формуванні ґрунтового профілю едафотопів (Атлавините, 1975, 1990; Белова, 1997; Гиляров, 1951; 1976, 1987, 1988; Зражевский, 1957; Перель, 1979; Перель, Соколов, 1964; Пономарева, 1953; Соколов, 1956, Стриганова, 1968).

Утворення щільних водостійких грудочок (копролітів) ґрунтової маси, які пройшли через травну систему дощових черв'яків і просякнуті органічними сполуками, сприяють утворенню структурованих агрегатів (Іванців, 2007; Роговская, Прохіна, 1963; Atlavinyte, 1971; Bachelier, 1973).

Засновники ґрунтознавства (В. В. Докучаєв, 1883, 1900; П. А. Костичев, 1886, 1889; В. Р. Вільямс, 1992, 1936, 1949) також указували на важливу роль дощових черв'яків в ґрунтоутворенні. Одним з основних чинників, який зумовлює ґрунтоутворювальний процес, є розклад рослинних решток. Дощовим черв'якам належить істотна роль у трансформації органічної маси (Гиляров, 1953; Dunger, 1958; Курчева, 1960, 1971; Перель, Карпачевский, 1968; Стриганова, 1980; Кудряшева, 1976; Перель, 1978, 1979; Гиляров, Стриганова, 1978; Zicsi, Pobozny, 1977; Zicsi, 1978; Satchel, 1980 b).

Немає сумніву, що дощові черв'яки відіграють вагому роль у збереженні й функціонуванні ґрунтів. Потрібно зауважити, що упродовж філогенезу їм була властива висока морфо-функціональна пластичність організмів як системи, що складалася із взаємозалежних і підпорядкованих елементів. Взаємодія останніх детермінувала їх як ціле цієї групи сапрофагів, її трофічною активністю й ґрунтоутворювальною діяльністю. Як показали дослідження вітчизняних і зарубіжних учених, дощові черв'яки беруть активну участь у розкладі рослинного опаду вже на першому році (Чорнобай, 2000).

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

Земляні черв’яки (*Lumbricidae*) трапляються у всіх ландшафтних зонах України. За їхньою участю відбуваються різні етапи метаболічних процесів в едафотопах. Комплекси олігохет як субдетермінант ґрунтової частини консорцій забезпечують функціональну єдність педобіонтів у вигляді функціональних груп: протокооператорів, коменсалів, паразитів, паразитоїдів тощо. Консортивна організація комплексів олігохет посилює адаптивні механізми й надає стабільності еволюційно виробленим ценотичним зв’язкам у ґрунті.

Ґрунтові олігохети активно змінюють ґрунтову структуру, розміри агрегатів та просторовий розподіл рослинної підстилки і виступають активною екосистемною групою. Значна зоогенна просторова гетерогенність ґрунтового профілю сприяє високому різноманіттю ґрунтових організмів та має великий вплив на біохімічний колообіг хімічних сполук та елементів (Пахомов, Кунах. 2005). Живлення, екскреція дощових черв’яків та їхня рийна діяльність істотно змінюють структуру мікроорганізмів, одноклітинних тварин (саркодових, джгутикових, інфузорій), нематод, коловерток, мікроартропод) і динаміку хімічних процесів. Функціональна діяльність дощових черв’яків залежить від приналежності їх до морфо-екологічної групи.

Трансформація мертвої органічної маси охоплює два взаємозв’язаних, невіддільних один від одного процеси – розклад і гуміфікацію. Приматом цих процесів слугують безхребетні сапрофаги (дощові черв’яки) та ґрунтові мікроорганізми. Дощові черв’яки сприяють інтенсифікації мікробіологічних процесів, збільшують швидкість розкладу рослинного детриту. Виділення бактеріями, грибами та дощовими черв’яками ферментів зумовлюють розщеплення органічних високомолекулярних сполук та засвоєння

Буценко Л. В. Іванців В. В.

рослинами форм елементів мінерального живлення.

Колообіг речовин значно залежить від активності мікроорганізмів, а тому однією з важливих функцій дощових черв'яків є підготування органічних решток до розкладу мікроорганізмами й стимулювання їх розвитку (Зражевский, 1957; Graff, 1973; Aldag, Gfaff, 1975; Покаржевский, 1978).

Вагоме значення мають дощові черв'яки в накопиченні у вапнякових (моренових) залозах біогенного кальцію (Пономарева; 1953). У копролітах вони сприяють регулюванню кислотності ґрунту.

Особливо важлива роль дощових черв'яків у геохімічній динаміці мікро- і макроелементів детритного та гумусового блоків. Вони здатні вилучати з ґрунту й акумулювати в тканини організму радіонукліди, мікро- і макроелементи, пестициди в індикаторних кількостях (Кирюшин и др., 1999), а також можуть слугувати тест-об'єктами в системі моніторингу ґрунтового середовища (Травлеев, Белова, 1995; Бусленко, 2003; Пахомов, Кунах, 2005, Іванців, 2007; Жуков, Пахомов, Кунах, 2007).

Екологічна полівалентність дощових черв'яків набуває вагомого значення за умов стрімкого зростання антропічного пресу на природні екосистеми. Це спричиняє й інші порушення, які призводять до елімінації малостійких функціональних ланок.

Реалізаційна й компенсаторна роль дощових черв'яків у підтримці нормального стану ґрунтових біогеоценозів можлива завдяки їхній високій чисельності та біомасі (Іванців, 2007). Зазначимо, що вони відіграють активну роль у розщепленні органічних решток не тільки рослинного, а й тваринного походження (Атлавините, 1990; Барцевич, 1972; Гиляров, Стриганова, 1978; Дарвин, 1882; Зражевский, 1956, 1957; Козловская, 1959,

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

1976; Стриганова, 1968, 1980, 1985; Чорнобай, 2000, Іванців, 2007). За участю дощових черв'яків прискорюється розкладання лісової підстилки, що сприяє підвищенню родючості лісових ґрунтів, і збільшується приріст деревних порід (Зражевский, 1957).

У разі потрапляння ґрунту, детриту й мікроорганізмів у травну систему дощових черв'яків відбувається спонтанна педотурбація складових частин хімусу. А пізніше це стимулює інтенсивний мікробіологічний процес розщеплення детриту та формування вторинних мінералів, які входять до складу ґрунтових агрегатів – природну складну ґрунтову окремість. Вагома роль дощових черв'яків у нагромадженні в ґрунті вітамінів B_{12}.

У копролітах ґрунтових горизонтів проходять такі мікробіологічні процеси, які стають центром біохімічного розкладу рослинних решток синтезу гумусових сполук. Істотне значення мають ґрунтові олігохети в інокуляції ґрунтів різними групами мікроорганізмів (Козловская, 1976).

Ґрунтові олігохети вступають у симбіотичні взаємовідносини, які представлені такими типами: коменсалізм, протокооперація, паразитизм, паразитоїдизм, мутуалізм, хижацтво. Вони відіграють велику роль у функціонуванні ґрунтової біоти: у будь-якій із цих форм взаємодії стають проміжними, рідше паратенічними господарями гельмінтів, які викликають важкі захворювання диких і домашніх тварин. Особливо небезпечні гельмінти, що є збудниками метастронгільозу, сингамозу, аскаридозу, пороцеркозу, процеркозу, гетеракозу, гистріхозу. Участь паратенічних господарів (дощових черв'яків) у життєвих циклах гельмінтів зумовлює зміну системи екологічних адаптацій паразитів (Шарпило, 1978, 1979, 2001, 2003, 2004; Шарпило, Корнюшин, Лисицына, 1998; Шарпило, Саламатин, 2005). Коло паратенічних господарів нематод велике. Система представлена

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

багатьма видами, які належать до різних морфо-екологічних груп. У різних видів паратенічних господарів тривалість персистування личинок гельмінтів може бути різною, не є винятком і багаторічне (Іванців, 2007).

Дощові черв'яки механічно переносять фітопатогенні бактерії і гриби, які завдають значної шкоди рослинам.

Люмбрициди також посідають чільне місце у трофічних мережах ґрунтових та наземних зооценозів. Попри те, що дощові черв'яки мають вагоме значення в природних і антропізованих біогеоценозах в Україні, цій групі організмів було присвячено лише три монографічні праці. Вони стосувалися таких питань: дощові черв'яки як фактор родючості лісових ґрунтів (Зражеський, 1957); структурно-функціональна організація комплексів ґрунтових олігохет західного регіону України (Іванців, 2007); біологічне різноманіття дощових черв'яків Дніпропетровської області (Жуков, Пахомов, Кунах, 2007). Питанням фауни, систематики, хорології, біогеографії було приділено недостатньо уваги. Водночас знання видового складу дощових черв'яків необхідні під час проведення ґрунтових, зоологічних, екологічних і паразитологічних досліджень. Очевидна їхня велика роль в ґрунтоутворювальних процесах. Для цього потрібно мати відомості про їх кількісне поширення, видове різноманіття та особливості екології дощових черв'яків різних морфо-екологічних груп. Немаловажне значення має розроблення заходів, спрямованих на спроможність популяцій чи систем організмів підтримувати стійку динамічну рівновагу в флуктуаційних умовах середовища (гомеостазу).

Вибір нами регіону дослідження не випадковий. Саме для Правобережної України властиве найбільше видове різноманіття дощових черв'яків. Із 50 видів і підвидів, поширених в Україні, на Правобережжі є

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

понад 40 видів. Тут проводилася і проводиться найбільша кількість спеціалізованих досліджень, які стосуються питання екології, біології, біогеографії, фауни й систематики. Наше дослідження є першим у Правобережній Україні монографічним опрацюванням систематики, екології, біології, біогеографії родини дощовикових. В основу роботи покладено результати багаторічних досліджень, які базуються на власних зборах. Оригінальний фактичний матеріал зібрано в 1980 – 2012 рр. під час експедиційних польових робіт, експедиційних виїздів, польових практик у західному регіоні Україні.

У роботі містяться відомості з морфо-анатомічної будови, систематики, філогенії, екології, біології, біогеографії. Крім того, подано систематичний опис родини, короткі діагностичні характеристики всіх систематичних груп дощових черв'яків, наведено таблиці для їх визначення. Значну увагу приділено екології, біології, географічному поширенню.

Більша частина рисунків і таблиці монографії оригінальні. Окремі рисунки запозичено з різних літературних джерел, що в цих випадках зазначається в підписах до них.

Робота виконувалась з 1980-го по 1993 р. на кафедрі природничих наук природничо-географічного факультету Луцького державного педагогічного інституту імені Лесі Українки та з 1993-го по 2014 р. на кафедрі зоології біологічного факультету Волинського національного університету імені Лесі Українки.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

РОЗДІЛ 1.
СТАН ВИВЧЕНОСТІ ДОЩОВИХ ЧЕРВ'ЯКІВ У БІОГЕОЦЕНОЗАХ УКРАЇНИ

Дощові черв'яки беруть активну участь у формуванні ґрунтового профілю едафотопів, змінюють структуру ґрунтів, розміри ґрунтових агрегатів, просторовий розподіл рослинної підстилки та виступають активною екосистемною групою. За їхньою участю відбуваються різноманітні метаболічні процеси в едафотопах. Дощові черв'яки мають вирішальне значення у збереженні і функціонуванні ґрунтів. Безумовно, така багатофункціональна їхня роль зумовлена високою пластичністю, трофічною активністю й ґрунтоутворювальною діяльністю. Вони посідають чільне місце у трофічних мережах ґрунтових та наземних зооценозів.

З другої половини XIX століття і до наших днів постійно зростає зацікавлення вітчизняних та зарубіжних зоологів і ґрунтознавців вивченням ґрунтових олігохет родини *Lumbricidae*. Про це свідчить повідомлення Каршніцького (Karśnickiego, 1867) у періодичному виданні Галичини (Західна Україна) «Przyrodnik Lwowski» (Moszyński, Moszyńska, 1957).

Без сумніву, великий резонанс у Європі мали дослідження Ч. Дарвіна. Вперше Ч. Дарвін (1837) у доповіді «Про утворення рослинного горизонту», виголошеній на засіданні Лондонського геологічного товариства, вказав на провідну роль дощових черв'яків у розкладі рослинних решток, утворенні гумусового горизонту і зробив припущення про участь дощових черв'яків в утворенні гумусу. Після довготривалих спостережень і цілеспрямованих дослідів Ч. Дарвін опублікував у 1881 р. монографію «Утворення рослинного шару землі діяльністю дощових черв'яків і спостереження за їхнім способом

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

життя», де вперше описав спосіб життя цих тварин і показав їхню роль у формуванні гумусового горизонту й зростанні родючості ґрунту. Ця праця привернула особливу увагу біологів та ґрунтознавців і послужила поштовхом до вивчення фауни, систематики, біології, екології, поширення дощових черв'яків і формування структури ґрунту та його родючості. Фактично, вона стала програмним документом у вивченні дощових черв'яків і їхньої ґрунтоутворювальної діяльності.

Уже понад 180 років триває кропітка праця багатьох учених світу з вивчення фауни, систематики, біології, екології, хорології дощових черв'яків і їхньої ролі в генезисі ґрунтів. У цьому розділі висвітлено ступінь вивчення фауністичного складу дощових черв'яків України та суміжних територій і вплив екологічних чинників на життєдіяльність цієї групи тварин.

А. Костичев (1886, 1889) завдяки лабораторним дослідженням підтвердив велике значення дощових черв'яків у прискоренні розкладу рослинних решток. Без сумніву, його дослідження, були ініційовані монографічною працею Ч. Дарвіна (Darwin, 1881).

Перші наукові відомості про видовий склад дощових черв'яків Лівобережної України представлені в роботах М. М. Кулагіна (1886, 1889). Він описав зовнішні ознаки дощових черв'яків. Уперше для Лівобережної України автор вказує *Lumbricus rubellus, Allolobophora foetida, A. cyanea, A. carnea (=A. caliginosa caliginosa?)*. Малевич Й. Й. (1952), зазначає, що важко встановити, які види дощових черв'яків описанв М. М. Кулагін, проте робить припущення, що представлений ним вид *Allolobophora foetida,* мабуть, відповідає *Eisenia fetida; A. cyanea* – ймовірно *E. rosea; A. carnea*, напевно, *A. caliginosa caliginosa.*

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

А. Яворовський (Jaworowski, 1893), досліджуючи тваринне населення криниць міст Львова і Кракова, виявив п’ять видів олігохет, серед них *Lumbricus terrestris.*

Більшість праць того часу, які стосувалися дощовиків, мали фауністичний характер або згадувались під час вивчення інших груп безхребетних тварин.

На подальший розвиток досліджень ґрунтових олігохет мали вплив праці Я. Нусбаума (Nusbaum 1895, 1896). Публікації на тлі попередніх робіт відрізнялись новими підходами до вивчення дощових черв’яків. У 1891–1896 рр. він на теренах Галичини й Польщі провадив фауністичні дослідження люмбрицид і енхитреїд. Я. Нусбаум у праці за 1891 р. вказує видовий склад ґрунтових олігохет Карпат. Дослідженням олігохет Галичини і Південної Польщі за вказаний період збільшено видовий склад люмбрицид – 14, енхитреїд – 12, кріодрилід – 1 вид. (Nusbaum, 1896 a, b). Виявлені види дощовиків належали до таких родів: *Eiseniella (1), Eisenia (3), Allolobophora (1), Dendrobaena (3), Bimastus (1), Octolasium (2), Lumbricus (3).* Автор проводить зоогеографічний аналіз і порівнює з видовим складом Татр. Роботи відзначаються екологічним підходом.

У 1898 р. Г. Н. Висоцький описав з Велико-Анадоля одного з найбільших, раніше невідомого науці виду дощового черв’яка: Dendrobaena mariupolensis. Досліджуючи біогеоценоз Великоанадольського лісу, Г. Н. Висоцький (1898, 1899) виявив чотири види дощовиків: *Dendrobaena mariupolensis Wyssotzy, 1898; Eisenia gordejeffi Michaelsen, 1899; E. rosea (Savigny, 1896), E. foetida (Savigny, 1826) (А. І. Зражевський; 1957).*

Буценко Л. В. Іванців В. В.

Систематичне вивчення дощових черв'яків України започаткували В. Міхаельсен (Michaelsen, 1900), М. Когнетті (Cognetti, 1927), Л. Черносвітов (Černosvitov, 1928, 1932, 1935).

Значний вклад у дослідження фауністичного складу дощових черв'яків Лівобережної України належить В. Міхаельсену (Michaelsen, 1900). У роботі за 1900 р. автор вказує для Великогоанадольського лісу чотири їхні види: *Eisenia gordejeffi Michaelsen, Dendrobaena mariupolensis Wyssotzy, Allolobophora jassiensis (Michaelsen, 1891), Bimastus tenuis (Eisen, 1874).* У подальших його роботах до вказаних видів додаються ще *E. rosea (Savigny, 1866)* (Великоанадольський ліс, Харків), *E. foetida (Savigny, 1826)* (Київ, Дніпропетровськ), *Allolobophora caliginosa (Savigny, 1826)* (Харків), *Octolasium transpadanum (=complanatum (Dugtsi, 1828*), (Київ), *Lumbricus terrestris* Linnaeus, 1758 *(*Харків*), E. skorskowi (Rosa, 1897)* (Харків). Шість видів дощових черв'яків доповнили фауністичний склад України, а три – *E. foetida (Savigny, 1826), E. rosea* (Savigny, *1866), Allolobophora caliginosa (Savigny, 1826*) – раніше відзначив Н. М. Кулагін.

Пізніше Л. Андрусов (1914) для околиць Києва вказує 26 видів родин енхитреїд і люмбрицид. У цьому списку дощові черв'яки представлені лише трьома видами, два з них – *Eiseniella tetraedra f. typica (Savigny, 1826)* і *Dendrodaena octaedra (Savigny, 1826)* – вперше, а один – *Lumbricus terrestris* – вже раніше був виявлений в Україні.

Перші відомості про фауну Карпат представив А. Сич (1909) «Magyarszag Lumbricidal». У роботі вказувались фонові види дощових черв'яків для південної частини Закарпатської області.

Системні дослідження фауни ґрунтових олігохет Закарпаття й Українських Карпат проводили М. Когнетті, Л. Черносвітов. М. Когнетті

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

(Cognetti, 1927) описує новий *Allolobophora carpathica* вид для Карпат. А біля озера Синевір він уперше виявив *Octolasium traspadanum (Rosa).* Крім указаних дощових черв'яків, у списку були *Eiseniella tetraedra f. typical, Esenia foetida, E. spelea, Eisenia veneta f. concolor, Allolobophora caliginosa f. typica, Dendrobaena ganglbaueri, Eophila icterica var. pontica.*

Л. Черносвітов (1928, 1931, 1932) провів фауністичні й зоогеографічні дослідження дощових черв'яків Карпат. Найбільш повні відомості про видовий склад дощових черв'яків Карпат представлені в роботі «Die Oligochaetenfauna der Karpathen» (1932). Для цього регіону виявлено 21 вид: *Eiseniella tetraedra f. typical, Eisenia foetida, E. submontana, E. spelea, E. alpine, Allolobophora carpathica, A. caliginosa f. typica, A. longa, D. platyura, D. octaedra, D. rubida, D. subrubicunda, Eophila sturanyi. Eisenia veneta f. concolor, A. robusta, A. mehadensis, Dendrobaena ganglbaueri, Dendrobaena ganglbaueri var. meledaensis, D. ganglbaueri var. annectens, D. ganglbaueri var. olimpiaco, Eophila icterica var. pontica.* Останніх вісім видів були зведені в синоніми.

У 1935 р. Л. Черносвітов опублікував монографію, в якій описав фауну дощових черв'яків Чехословаччини (Українські Карпати, Богемія, Моравія, Словаччина). Для Українських Карпат автор подає 19 видів, з них вісім: *Eisenia submontana, E. alpina f. typica, E. spelea, E. veneta var. cognetti, Dendrobaena diomedea, A. carpathica, Eophila sturanii і Octolasium montanum* вперше вказані для України. Отже, фауністичний склад люмбрицид України був представлений 30 видами, три з яких є ендеміками Карпат і три – Східної України та Приазов'я.

У 20–30 роках XX ст. А. Мошинський проводив оригінальні дослідження олігохет Польщі, Західної України і Західної Білорусії. Можна

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

вважати, що перша робота, присвячена водним і ґрунтовим олігохетам Полісся, належить саме йому (Moszyński, 1930).

С. М. Морін (1934) присвятив роботу дощовим черв'якам Правобережної України. Дослідження проводилися в околицях Житомира, Новограда-Волинського, Одеси, у Вінницькій області (с. Дяконці та Великоанадольському лісі). На основі зібраного матеріалу виявлено дев'ять видів дощових черв'яків: *Lumbricus terrestris, L. rubellus, L. castaneus, L. baicalensis, Dendrobaena mariupolensis, Eisenia gordejeffi, E. rosea, E. foetida, Eophila oculata*. Три види доповнили фауністичний склад України – *L. castaneus, L. baicalensis, Eophila oculata*. Зражевський (1957) вказує на сумнівність знаходження *Eophila oculata* в межах Вінницької області. Зазначимо, що в цій роботі мало відомостей про біоценози, у яких дощові черв'яки поширені.

По закінченню Другої світової війни в Україні еколого-фауністичні дослідження дощових черв'яків набули значного розвитку. Зокрема, О. П. Криштальм (1947) провів дослідження дощових черв'яків у Канівському біогеографічному заповіднику. Автор подав видовий склад люмбрицид*: Eisenia rosea, E. foetida, E. nordenskioldi, Allolobophora caliginosa, Lumbricus baicalensis, Dendrobaena rubida, Octolasium transpadanum, O. lissaense, O. lacteum, O. complanatum, O. cyaneum.* Викликає сумнів знаходження в Канівському біогеографічному заповіднику *Eisenia nordenskioldi, Octodrilus lissaense, Octolasion cyaneum. Eisenia nordenskioldi* – типовий азійський вид. Ареал виду займає азійську частину РФ (Урал, Сибір і Далекий Схід). Західною межею поширення виду є південно-східна частина України (включно з Кримським півостровом) (25, 120, 202). У Східній Україні трапляється рідко, а в Центральній і Західній Україні невідомий.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

Й. Й. Малевич (1952) зауважує, що знаходження в районі Житомира і Новограда-Волинського таких видів, як *Dendrobaena mariupolensis, Eisenia gordejeffi* сумнівне. Дещо пізніше дослідженнями Й. Й. Малевича (1953), Зражевського (1957) було встановлено, що поширення цих видів обмежене східним регіоном України. Виявлення С. М. Моріним *Eophila oculata* на Поділлі (с. Дяконці Вінницької області) потрібно вважати помилкою в ідентифікації виду. Цей вид поширений на Кавказі. Вважається, що вид належить до числа дуже поширених в Європі. У Східній Європі трапляється на південному заході Руської рівнини.

Щодо *Octodrilus lissaense*, то слід зауважити, що це типовий альпійсько-ілірійсько-карпатський вид і його в Україні знаходили лише в межах Українських Карпат. *Octolasion cyaneum* невідомий для України. Можна припустити, що *O. lacteum* приймали за *Octolasion cyaneum*.

У 1947 і 1949 рр. М. С. Гіляров проводив дослідження мезофауни Кримського півострова (Поп., 33, 34). Він виявив у буроземах дощових черв'яків *(Eisenia foetida, E. veneta, Eophila montana, D. mariupolensis, D. handlirschi, O. lacteum),* а в ґрунтах із високим вмістом катіонів Ca^{2+} – *E. veneta, D. mariupolensis.*

Й. Й. Малевич (1941, 1950) відзначив для України: *Eiseniella tetraedra f. typical, E. tetraedra f. hercynia, Eisenia rosea, E. skoricovi, Allolobophora caliginosa f. trapezoides, A. chlorotica, Octolasium lacteum, Lumbricus baicalensis (= L. pusillus)*; описаний новий вид *E. ukrainae (= Eisenia balatonica* (Pop, 1943)), знайдений в околицях Новогеоргієвська Кіровоградської області. До фауністичного складу дощовиків Й. Й. Малевич вніс три види: *Eiseniella tetraedra f. hercynia, Allolobophora caliginosa f. trapezoides і E. ukrainae*. Дещо пізніше Т. С. Перель (1979) порівняла видові

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

ознаки *Eisenia balatonica (Pop, 1943)* і *E. Ukrainae,* що дало підставу вважати останній вид синонімом.

Й. Й. Малевич (1954), досліджуючи фауну дощових черв'яків різних регіонів України, а також на основі використання літературних відомостей, зробив висновки про поширення дощовиків в Україні. Він показав межі поширення й чисельність дощових черв'яків. Аналізу були піддані такі види дощовиків: *Eiseniella tetraedra, E. ukrainae, E. skoricovi, E. nordenskioldi, Eisenia rosea, E. gordejeffi, E. foetida, Bimastus tenuis, Octolasium lacteum, O. complanatum, A. chlorotica, A. longa, A. caliginosa f. typica, A. caliginosa f. trapezoids, A. jassiensis, D. octaedra, D. mariupolensis, Lumbricus baicalensis, L. castaneus, L. rubellus, L. terrestris, D. subrubicunda.* Й. Й. Малевич подав загальну картину поширення дощовиків в Україні. Робота має фауністичне, зоогеографічне спрямування, проте відсутні відомості, що характеризували б біоценози, у яких поширені види.

Й. Й. Малевич, А. А. Качанова і С. П. Саприкіна (1954) роблять спробу порівняти фауну дощових черв'яків Голосіївського лісництва (Правобережжя України (район м. Києва) та Великоанадольського лісництва (Південний Схід України). У цій роботі вперше подані описи біотопів дощових черв'яків.

Для Голосіївського лісництва автори роботи вказують на поширення шести видів і форм. *Allolobobphora caliginosa* представлена двома формами – *f. typica* і *f. trapezoides*. З 50 проб *f. typica* виявлена у 27, а *f. trapezoides* – у 15. Представлені форми виду виявили домінантними у біотопах.

Eisenia foetida поширена в біотопах, де поверхня містить великі нагромадження органічних решток на різних стадіях розкладу та гниття.

Dendrobaena octaedra заселяє біотопи з великим нагромадженням рослинних решток та в гниючих пеньках. *Bimastus tenuis* заселяють вологі

Буценко Л. В. Іванців В. В.

біотопи, в підстилці яких наявний великий вміст детриту чагарників та деревно-чагарникових угруповань.

Автори вказують, що *Octolasium complanatum* є домінантним видом у лучних і лісових біоценозах.

Lumbricus terrestris поширений у Київському ботанічному саду та лісових вільхових насадженнях.

У Великоанадольському лісництві був виявлений *Allolobobphora caliginosa.* Автори зазначають, що вид у біотопах втрачає своє домінантне значення. *Eisenia foetida* заселяє сирі біотопи з відповідним нагромадженням листового опаду, рідше у гниючих пеньках. У сирих лісах та балках існує *E. nordenskioldi. E. gordejeffi* поширений у кагатах гною біля корівників та в сирих ґрунтах балок. Крім указаних видів, у Великоанадольському лісництві були виявлені *D. mariupolienis, D. octaedra, E. ukrainae, B. tenuis, A. jassiensis, O. complanatum.*

У 1962 р. Й. Й. Малевич (1962) вперше опублікував роботу, присвячену дощовикам Криму – «Дождевые черви Крыма». В літературі наявні лише розрізнені й випадкові відомості про знаходження окремих видів дощовиків. Достовірно встановлено, що шість видів належать фауні Криму, а 3-4 – сумнівні. В результаті досліджень, що їх провів Й. Й. Малевич впродовж багатьох років, у Криму було встановлено 20 видів і форм дощових черв'яків родини Lumbricidae. Це, зокрема, такі: *Eiseniella tetraedra typica, E. tetraedra hercynia, E. tetraedra bermensis, Eisenia foetida, Eisenia rosea, E. nordenskioldi, E. veneto typica, D. octaedra, D.mariupolensis, D. subrubicunda, D. handriupoliensis rhenani, A. caliginosa f. typica, A. caliginosa f. trapezoids, A. jassiensis, A. dubiosa pontica, Eophila Montana, Bimastus tenuis, Octolasium lacteum, O. complanatum, L. terrestris.* Автор для деяких видів дощовиків

Буценко Л. В. Іванців В. В.

указує біотопи, в яких вони поширені. Зокрема зазначає, що *Allolobophora caliginosa typica* і *Lumbricus terrestriss* були виявлені всього один-два рази у парках великих населених пунктів і тому не можуть вважатися характерними для фауни Криму. Проте ці види звичайні для середньої смуги Європи і вважаються космополітними.

Allolobophora dubiosa і *Eiseniella tetraedra f. typical, E. tetraedra f. hercynia* є типовими земноводними видами і заселяють тільки береги рік, потоків, ставків, водосховищ та озер. Автор спорадично знаходив *Allolobophora dubiosa* у рівнинній частині Криму, а *Eiseniella tetraedra f. typica, E. tetraedra f. hercynia* – у рівнинній і гірській частинах Криму.

Й. Й. Малевич відзначає, що в гірських біоценозах букових, грабових, дубово-грабових лісах поширені *Eophila montana, Dendrobaena octaedra, E. foetida, E. nordenskioldi, Bimastus tenuis*. Проте більшість із них поширені в передгірних долинах та степових територіях.

Для південного берега Криму характерний *E. veneta*. Поширений у гірських лісах, садах та лісопарках. Там трапляються також *D. mariupoliensis, Allolobophora caliginosa trapezoides, E. rosea, E. foetida, Eophila montana, Octolasium lacteum*. Перші чотири види трапляються однаково часто в лісах і на степових ділянках передгір'я. Й. Й. Малевич відзначає поширення A. jassiensis на відкритих степових ділянках передгір'я та узліссях. Крім того в роботі вказано на знаходження *Dendrodrilus subrubicunda і O. complanatum.*

Автор робить порівняння люмбрикофауни Криму з іншими причорноморськими районами і вказує на найбільшу подібність їх із фауною Кавказу. Із 20 кримських видів на Кавказі відомо 16, у Північному Причорномор'ї – 15.

У 50–60 роках XX століття в Україні плідно розвивав цей напрям

Буслєнко Л. В. Іванців В. В.

досліджень А. І. Зражевський (1949, 1952а, б, 1953 1957, 1958). Його праці були спрямовані на вивчення фауністичного складу дощових черв'яків лісових екосистем України, хорології і впливу едафічних чинників на ґрунтових олігохет. Науковець найповніше з'ясував фауністичний склад люмбрицидів лісів України, їхню біологію та поширення. Він також розробив методику дослідження діяльності дощових черв'яків під шатром лісу (Зражевський, 1951).

А. І. Зражевський (1954 а, б) розглядає діяльність дощових черв'яків у формуванні ґрунтового профілю в умовах кам'янисто-щебнюватих схилів Карпат. Материнська порода Карпат складається переважно з глинистих і глинисто-піщаних відкладів, які перемішані зі щебенем і камінням. На цій материнській породі в умовах крутих схилів, вологого й помірно-теплого клімату під шатром лісової рослинності відбувається складний енергетичний процес ґрунтоутворення.

Помірнотеплий і вологий клімат та наявність великих запасів рослинного опаду (органічної маси) в лісових ґрунтах Карпат сприяють розвитку фауни сапрофітних організмів, серед яких одне з перших місць займає комплекс ґрунтових олігохет. Автор вказує, що комплекс дощових черв'яків представлений вісьмома видами*: Eisenia submontana, E. veneta var. cognetti, E. rosea, E. alpine f. typical, Eophila sturanii, Allolobophora carpaphica, Dendrobaena octaedra, Octolasium complanatum, Lumbricus polyphenus.* Із цих видів найважливіше значення в ґрунтоутворенні на щебнюватих і кам'янистих материнських породах в умовах гірських лісів Карпат мають *Eisenia submontana* та *E. veneta var. cognetti.*

У монографії «Дождевые черви как фактор плодородия лесных почв» А. І. Зражевський висвітлює питання лісового ґрунтознавства і зоології

Вусленко Л. В. Іванців В. В.

ґрунтових безхребетних, комплексної методики ґрунтово-зоологічних і ґрунтово-агрохімічних досліджень. Автор встановив комплекси дощових черв'яків лісових біогеоценозів України, навів характеристику люмбрицид та вказав їхнє поширення. Вивчення видового складу й екологічних особливостей видів науковець проводив у ґрунтах під шатром лісу, на вирубках, лісових полянах, у лісових смугах. Дослідженнями були охоплені лісові масиви України: Полісся, Лісостепу, в байрачних і поливних насадженнях степу і Карпатській зоні. А. І. Зражевський (1957) виявив три види *(Dendrobaena subrubicunda, Lumbrycus polyphemus, Eophila oculata. i Eisenia sp.)*, що їх вперше знайдено в регіоні. В лісових біогеоценозах виявлено 27 видів, у тому числі в ґрунтах рівнинних лісових масивів (8 видів) і в гірсько-лісових ґрунтах Карпат (9 видів). Найбільш поширеними видами в лісових ґрунтах є *D. octaedra, E. rosea, O. complanatum, A. caliginnosa f. typical.* Типовими для гірсько-лісових ґрунтів Карпат є *E. veneta var. cognetii, E.submontana, A. carpathica*; для заплавних лісових насаджень – *E. nordenskioldi* і для поливних степових – *A. caliginnosa f. trapezoides.*

Поряд із поширеними видами дощовиків наявні й ендемічні. Серед яких для південно-степових лісових насадженнях є *Dendrobaena mariupolensis*, а для гірських лісів Карпат – *E. veneta var. cognetii, E.submontana, A. carpathica.*

Дослідження А. І. Зражевського у заплавних лісах р. Десни і р.Тетерева Київської області, лісопаркових культур (Тростянецький дендропарк), а також поливних полезахисних смуг був встановлений фауністичний склад дощових черв'яків. Три з них уперше реєстровані для регіону, а один *(D. subrubicunda)* – для України. В зоогеографічних роботах цей вид вважається як північний.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

Серед знайдених у лісових ґрунтах дощових черв'яків є космополітні види, які заселяють найрізноманітніші біогеоценози, проте окремі види в біоценозах трапляються рідко. Власне в роботі А. І. Зражевського подана загальна характеристика кожного виду. На основі наведених відомостей про видовий склад, їхню біологію, поширення в лісових ґрунтах України автор робить висновок, що в більшості випадків екологічні характеристики окремих видів і навіть одного роду мають значні відмінності. Ця особливість дощовиків визначає і характер поширення окремих видів.

У короткому повідомленні В. І. Здун (1958) вказує на знаходження в північно-західній частині Львівської області трьох видів дощових черв'яків: *Lumbricus terrestris, Allolobophora caliginosa, Eophila sturanii.*

Відомості про дощових черв'яків північної частини України подані Т. С. Перель (1964) в роботі «Распределение дождевых червей *(Lumbricidae)* в равнинных лесах европейской части СССР». Дослідження лісових біогеоценозів у Тростянецькому лісгоспі Сумської області дало змогу встановити поширення п'яти видів дощових черв'яків: *A. caliginosa, D. octaedra, Octolasium lacteum, E. rosea, E. nordenskioldi.* Автор вказує на вплив породного складу дерев на поширення дощовиків. Зокрема, діброви на ясно-сірих лісових ґрунтах заселені *E. rosea*; діброви ясинево-дубові на темно-сірому лісовому ґрунті – *E. rosea, A. caliginosa, O. lacteum*; діброви дубово-ясиневі дуброві на темно-сірому лісовому ґрунті – *E. rosea, O. lacteum, A. caliginosa;* діброви дубово-липові з домішкою береста на темно-сірому лісовому ґрунті – *O. lacteum, A. caliginosa, E. nordenskioldi.*

Одночасно автор зауважує, що в дібровах лісостепу домінує *A. caliginosa typica.* Одним із важливих чинників домінування дощових черв'яків є висока вологість біогеоценозів.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

Опублікування монографії Т. С. Перель (1979) «Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР», стало важливою віхою у вивченні ґрунтових олігохет Східної Європи та Північної Азії. Авторка монографії провела велику роботу з ревізії фауни дощових черв'яків, встановила центри походження багатьох поширених у СССР (у тому числі й в УРСР) родів, а їхні ареали розглянула з урахуванням палеогеографічних і екологічних чинників.

Українські Карпати є частиною Східних Карпат. Фауна дощових черв'яків гір складається з дев'яти космополітних видів: *Dendrodrilus rubidus, D. octaedra, O. lacteum, Nicodrirus caliginosus, N. roseus, Lumbricus terrestris, L. rubellus, Eisenia foetida, Eiseniella tetraedra.* Два види належать до ендемічних видів Карпат: *Helodrilus cernosvitovianus, Allolobophora carpathica,* але водночас вони мають «споріднені види» *(Allolobophora bulgarica* Čeern.), H. macedonicus Šap.)) серед *Lumbricidae* у Східному Середземномор'ї.

Т. С. Перель (1979) вказує, що всі інші види дощовиків для Карпат за типом ареалу можуть бути поділені на дві групи. До однієї з груп авторка відносить *O. lissaense, L. polyphemus, E. submontana, E. spelaea, D. platyura montana*, яким властивий альпійсько-ілірійсько-карпатський тип ареалу. Вони поширені на територіях, що входять до складу Північної Егеїди. *Allolobophora sturanyi* – цей вид трапляється, крім Карпат, у Динарських горах.

Другу групу утворюють види *(D. byblica, D. alpine, D. attemsi, N. georgii, O. transpadanum),* які належать до люмбрицидів кавказько-альпійсько-сирійсько-егейського типів ареалів. Всі вони мають диз'юнктивні ареали.

Буценко Л. В Іванців В. В.

Автор вказує, що небагато видів дощових черв'яків, які поширені в Карпатах, можуть знаходитися на рівнинах України. Навіть у безпосередній близькості до гір, у плакорній місцевості, ендемічні види змінюються космополітними. Винятком є лише *O. transpadanum*, який поширений і в смузі рівнинних широколистяних лісів.

А. Г. Топчієв, В. В. Гламозда (1966) вивчали розподіл основних груп корисних і шкідливих ґрунтових безхребетних тварин байрачних лісів Присамар'я Дніпропетровської області. В роботі зазначено, що в байрачних лісах комплекс ґрунтових олігохет представлений 11 видами, і їхня чисельність сягала 14,6 екз./м^2. Із 11 видів дощових черв'яків видову назву приводять лише чотири: *D. octaedra, E. rosea, O. complanatum, A. caliginnosa f. trapezoides.* Автори вказують, що на узліссях і просіках поширено лише сім видів (види не вказані).

Б. Р. Стриганова (1968) відзначає, що в комплекси ґрунтових безхребетних заплави середнього Дністра входять такі дощові черв'яки: *Eisensa rosea, Allolobophora geogii, A. caliginosa trapezoides, E. antipae typical, E. leoni, Dendrobaena octaedra, Octolasium complanatum, O. lacteum.* В досліджуваному дубовому лісі, що розміщений на підвищенні, за прирусловою ділянкою, серед безхребетних сапрофагів домінують членистоногі (багатоніжки). Дощовики трапляються рідко. Проте в мішаному лісі різко зростає чисельність дощових черв'яків. Комплекс дощовиків у заплаві складається з видів, що широко представлені на території України. Серед них домінує *Eisensa rosea*. В заплаві р. Дністер поширені вологолюбні види. Найбільшу чисельність дощових черв'яків відзначено в прирусловій ділянці заплави, найменшу – в заболоченій терасі.

М. С. Сергієнко (1969) вивчала розподіл дощових черв'яків у

Буценко Л. В. Іванців В. В.

біогеоценозах Чорногори по екологічному профілю Ворохта – Говерла. Вона зазначає, що на висоті 740 м н. р. м. у ґрунтах, зайнятих під буково-ялицеві асоціації, поширені такі види люмбрицидів: *Eisenia rosea, E. veneta typica, E. submontana, D. octaedra, A. carpathica.* Чисельність їх становила 28 екз./м^2, біомаса – 16,5 г/м^2. На висоті 1000 м н. р. м. в ґрунтах, зайнятих під ялино-квасеничні асоціації, поширені *E. veneta typica, E. submontana, D. octaedra, A. carpathica.* На висоті 1300 м н. р. м. в ґрунтах асоціації ялиночорничника виявлено *E. submontana, D. octaedra, A. carpathica,* серед них домінантним є *E. submontana*.

У субальпійському поясі, на висоті 1800 м н. р. м., у ґрунтах в гірськососновому криволісі виявлений лише *E. submontana,* чисельність якого становила 6 екз./м^2, біомаса – 2,7 г/м^2.

Р. І. Злотін (1969), досліджуючи зональні особливості біомаси ґрунтових безхребетних у відкритих ландшафтах Руської рівнини, повідомляє, що в заповіднику «Байбачье» серед ґрунтових безхребетних сапрофагів поширеним був лише *Eisenia rosea*. Біомаса їх становила 60 % у пробах. Досліджуючи сухі степи (м. Асканія-Нова, заповідник «Український степ») автор виявив два види дощових черв'яків: *Eisenia rosea, D. mariupoliensis.*

А. П. Травлєєв і А. Г. Топчієв (1969) у Нікольському лісництві Дніпропетровської області на понижених ділянках балки, у вологій діброві, виявили *Dendrobaena octaedra, Eisenia rosea.*

Л. Г. Апостолов і А. П. Травлєєв (1975) розглядаючи безхребетних як індикатора генези ґрунтів під лісовою рослинністю в степу, показали, що ґрунти в байрачних лісах за своєю генезою належать до чорноземного типу. Для такого генетичного типу ґрунтів характерний відповідний спектр

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

ґрунтових безхребетних. Серед груп сапрофагів домінували *E. rosea, D. octaedra.*

Автори вказують, що своєрідність ґрунтоутворення під байрачними лісами призводить до утворення в степу лісових культур біогеоценозів і сприяє переходу до підтипу чорноземів лісомодифікованих з покращеними фізико-хімічними властивостями. В таких лісових культурбіогеоценозах поширені *A. caliginosa trapezoids, Octolasium complanatum.*

В. Г. Надворний (1975), досліджуючи особливості зимування безхребетних у ґрунтах центральної частини Лісостепової України, вказав на космополітне поширення *Lumbricus terrestris.*

Й. В. Царик (1975), вивчаючи роль безхребетних тварин у трансформації мертвих рослинних решток у деяких високогірних системах Українських Карпат, визначив чисельність і біомасу ґрунтових сапрофагів. Дослідження проводилися в гірсько-луко-лісових ґрунтах. Автор встановив, що дощові черв'яки серед мезофауни ґрунтових сапрофагів становили 95 %. Видовий склад люмбрицид представлений *E. submotana, D. octaedra, D. attemsi.* У ґрунтах, зайнятих білоусниками (на висоті 1450 м), комплекс дощових черв'яків представлений: *E. sturanyi, E. alpina, A. carpathica, D. attemsi, D. octaedra.* Домінантним видом у біогеоценозі *є Eisenia sturanyi.*

Е. В. Шапошникова (1981) досліджувала дощових черв'яків біоценозів західних областей України. Вона зазначила 15 видів люмбрицидів, які належать до семи родів*: Allolobophora sturanyi, A. caliginosa, Octolasium complanatum, O. lacteum, Nicodrilus geogii, Lumbricus terrestris, L. rubellus, L. castaneus, Eisensa foetida, E. submontana, E. spelaea, Eiseniella tetraedra, Dendrobaena octaedra, D. alpina, D. byblica.* В біоценозах Карпатської гірської країни виявлено 11 видів дощовиків. Відповідно до зібраного матеріалу

Буценко Л. В. Іванців В. В.

домінував *O. lacteum*, субдомінанти – *Dendrobaena octaedra, Eisensa foetida.* В Передкарпатті виявлено 13 видів, домінував – *E. submontana*, субдомінанти – *Dendrobaena octaedra, O. lacteum*; у лісостепу – 8; Поліссі – 3.

В. В. Поліщук (1974) проводив упродовж 1963–1968 рр. дослідження гідрофауни пониззя Дунаю в межах України. Було охоплено різні типи гідробіоценозів у межах басейну Дунаю. Опрацьовуючи гідробіологічні проби, науковець виявив десять видів дощових черв'яків. Зокрема, в русловій частині Дунаю поширені *Eiseniella tetraedra f. hercynia, Allolobophora antipa tuberculata, Dendrodaena dubiosa*; в гирлі Пруту – *Octolasium lacteum, Lumbricus rubellus*; гирлі Кілійської дельти Дунаю – *Eiseniella tetraedra, Eiseniella tetraedra f. hercynia;* в придунайських водоймах (лиманах) – *Eiseniella tetraedra, Eiseniella tetraedra f. typica;* плавнях – *Eiseniella tetraedra f. hercynia, E. tenia, E. rosea, A. antipa tuberculata*; степових річках – *Eiseniella tetraedra, Octolasium lacteum*; астатичних водоймах – *E. rosea.*

Досліджуючи біогеографію водойм басейну Дунаю в межах України, В. В. Поліщук, І. Г. Гарасевич (1986) неодноразово в гідробіологічних пробах знаходили люмбрицидів. У зборах бентосу криниць траплялися *Lumbricus terrestris* (03.10.1971 р., м Коломия, с. Новосілка). У старицях р. Прут знаходили *Critodrilus lacuum*. В астатичних водоймах поширена *Eiseniella tetraedra*. Автори зазначають, що ґрунтові олігохети є постійними мешканцями водойм з піщаним дном: *Eiseniella tetraedra, D. octaedra, Octolasium lacteum, Lumbricus rubellus.*

Н. Ф. Куркчі, Н. А. Панасенко, У. Д. Мельниченко (1984), досліджуючи видовий склад дощових черв'яків і їх поширення в ґрунтах чистих насаджень дерев'янистих порід дендропарку «Тростянець», подали видову структуру комплексу *Lumbricidae: N. roseus* – 69, 9 *%, N. caliginosus* – 15,0 %, *Lumbricus*

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

terrestris 8,9 %, *L. castaneus* – 6,0 %, *Octolasium lacteum* – 3,4 %, *D. octaedra* – 1,9 %. У роботі зазначається, що в біотопах з насадженнями листяних порід чисельність дощових черв'яків значно вища, ніж у біотопах, зайнятими хвойними породами.

А. К. Ткаченко (1985) вказує на те, що мезофауна острівних лісів на півдні України (Вінницька, Черкаська, Миколаївська області) слабо розвинута. Зокрема, у дубово-грабових лісах заплав ріки Південний Буг у чорноземах опідзолених, сірих та темно-сірих лісових ґрунтах поширені лише *Lumbricus rubellus* і *Eisenia fetida*. Чисельність дощових черв'яків коливалась від 9,2 до 26,1 екз./м^2. У роботі А. К. Ткаченко (1985) є вказівки на зустрічність окремих видів дощовиків у дубово-грабових біогеоценозах заплави ріки Південний Буг (Вінницька, Черкаська і Миколаївська області). Автор указує, що комплекс дощових черв'яків представлений лише двома видами *(Lumbricus rubellus, Eisenia fetida),* а їхня чисельність була невисокою і варіювала від 9,2 до 26,1 екз./м^2.

С. Я. Блинштейн (1987) проводив дослідження дощових черв'яків орних земель північно-західного Причорномор'я в зоні зрошувальних систем регіону. Ґрунти були представлені чорноземами карбонатними. Автор наголошує, що найпостійнішим компонентом ґрунтової мезофауни є *Nicodrilus roseus*. За чисельністю він становить до 18 екз./м^2, а біомасі – до 64 г/м^2.

Найбільш повний видовий склад ґрунтових олігохет родини *Lumbricidae* в західному регіоні України представлений у роботах В. В. Іванціва (1989, 1995, 2007).

Л. С. Хохлова (1984) проводила дослідження видового складу дощових черв'яків агроценозів Лівобережної України (Сумської, Харківської,

Буценко Л. В. Іванців В. В.

Донецької областей). Автор вказує, що в Сумській області в біогеоценозах цілинних земель та лісосмугах поширеними є *O. transpadanum,* а в агроценозах – *Dendrodrilus rubidus*. Зазначимо, що в біогеоценозах Харківської області, за даними авторки, виявлені *O. transpadanum, Nicodrilus roseus, Dendrobaena octaedra, N. caliginosus, D. mariupoliensis*. Останній вид є кримсько-кавказьким ендеміком, оселення якого відоме для Передкавказзя і Приазов'я, а тому відомості про знаходження виду в Харківській області викликає певний сумнів.

У працях Л. С. Хохлової (1984, 1986 a, b, c; 1996) подано відомості з вертикальної локомоції *Dendrobaena octaedra* в агроценозах та цілинних ґрунтах. Ці відомості мають дискусійний характер, тому що знаходження особин *Dendrobaena octaedra* в агроценозах на глибині 30–40 см і біоценозах цілинних ґрунтів – до 20 см малоймовірне, оскільки це типові підстилкові види. Авторка зробила спроби використання дощових черв'яків у моніторингу лісових екосистем Лівобережної України та встановлення особливостей формування фауни люмбрицид у лісових смугах та паркових насадженнях Південно-Східної України.

А. П. Травлєєв, А. Ф. Пилипенко, Л. П. Травлєєв і ін. (1985) розглядають питання зоологічної діагностики генезису захисних лісових насаджень степової України. Вони встановили, що із дощових черв'яків найчисленнішими є *E. rosea*, а в байрачних діброваx, поширених на лісовому чорноземі – *Octolasium complanatum, O. lacteum.*

Протягом 1998–2010 рр. Л. В. Бусленко проводила комплексне дослідження люмбрицидів як структурних елементів біогеоценозів Волинського Полісся. Повне регіональне дослідження видового складу та синекологічних особливостей дощових черв'яків у біогеоценозах

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

Волинського Полісся (Бусленко, 2003 а, б; Бусленко, 2004) дало можливість з'ясувати видову структуру люмбрицид у ґрунтах досліджуваного регіону. Виявлено 17 видів, які належать до дев'яти родів *(Aporrectodea, Allolobophora, Octolasion, Octodrilus, Lumbricus, Eisensa, Eiseniella, Dendrobaena, Dendrodrilus).*

Едафотопний розподіл дощових черв'яків підпорядкований ценотично-типологічній диференціації рослинних угруповань регіону та показникам екологічної валентності видів (Бусленко, Іванців, 2007, 2008).

Комплекси люмбрицидів як структурні елементи біогеоценозів представлені порізно – якісно і кількісно. Лімітуючими едафічними факторами формування комплексів люмбрицидів є: температура, вологість, гранулометричний склад ґрунтів, газовий режим, кислотність середовища й окисно-відновний потенціал (Бусленко, 2005).

Досліджувані комплекси дощових черв'яків надають перевагу такому гранулометричному складу ґрунтів, при якому вміст мулистої фракції наближається до 16–18 %. Подальше збільшення цієї фракції у ґрунті спричиняє послаблення комплексу дощових черв'яків, що свідчить про тенденцію до деградації біогеоценозів (Бусленко, 2005; Іванців, Бусленко, 2004).

У межах західного регіону України з 1980 р. проводилися регіональні дослідження ґрунтових олігохет родини люмбрицид природних і рекультивованих біоценозів (Іванців, 1988, 1989,1992, 1993, 1994, 1997, 1998, 1999, 2000 а, б, 2001 2002). Встановлено особливості формування комплексів ґрунтових олігохет залежно від гранулометричного складу ґрунтів та співвідношення їхніх фракцій у межах ґрунтових горизонтів (Іванців, Бусленко, 2004 а, б). Проведено повне регіональне аутекологічне

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

дослідження ґрунтових олігохет природних і рекультивованих біоценозів західного регіону України (Бусленко, Щепна, Іванців, 2003).

Екологічна сукцесія комплексів ґрунтових олігохет у біоценозах є реакцією на зміну структури й біотичних зв'язків угруповань. Механізми сукцесійних перетворень пов'язані зі змінами внутрішньої структури біоценозів: зміни видової різноманітності, ускладнення чи спрощення трофічних ланцюгів, підсилення чи послаблення спеціалізації видів. Можна вважати, що структурно-функціональні характеристики комплексів ґрунтових олігохет є ефективним інструментом індикації стану та змін, які відбуваються в едафотопах (Іванців, 2007).

Дощові черв'яки Лівобережної України найбільш повно дослідив В. В. Попов (Попов, 1998, 1998 a, 1998 b, 2004, 2004 a). Він уперше встановив таксономічний склад дощових черв'яків Лівобережної України

В. В. Попов (2008), провівши морфо-анатомічні дослідження цієї групи тварин, дав детальні діагнози виявлених видів і підвидів (Попов, 2004 а, б; 1987). Подано додаткові відомості з морфології для 18 видів і підвидів. Це стосується травної системи, морфології пубертатних валиків, пояску та сім'яних міхурів.

Роботи автора мають і зоогеографічний характер. На основі оригінальних даних він подав фауністичний склад олігохет для кожної природно-географічної зони Лівобережної України. Крім того, науковець встановив комплекси дощових черв'яків заплавних, гірських лук, гірських лісів, лісів на вододілах, лісосмуг, степових ділянок, струмків, зрошувальних систем. На підставі кластерного аналізу визначено ступінь подібності фауністичних комплексів дощових черв'яків основних біотопів. За його даними, найбільшу схожість мають комплекси незаболочених заплавних

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

лісів та фауністичні комплекси берегів річок і заплавних лук, а найменшу – заболочених заплавних лісів і лісів на вододілах (Попов, 2008).

Огляд літературних даних про стан дослідження люмбрицид в Україні свідчить про те, що вони проводилися впродовж останніх 130 років і були спрямовані на вивчення фауністичного складу дощових черв'яків та їх систематики. Дещо менше уваги приділялося вивченню біології, екології дощових черв'яків і їхньої ролі в генезисі ґрунтів та трансформації детриту. Залишається актуальним і маловивченим на сучасному етапі питання про вплив антропогенних факторів на дощових черв'яків.

В Україні протягом останнього десятиріччя особливу увагу привернули до себе космополітні види дощових черв'яків роду Aporrectodea. Їх систематика впродовж останніх 100 років залишається дискусійною. Звичайно, це стосується не тільки видового складу роду (Перель, 1979; Квавадзе, 1985), а й самої структури деяких політипових видів Палеарктики (Перель, 1982; Викторов, 1993; Всеволодова-Перель, 1997). В межах цього роду особливу увагу привернули диплоїдно-поліплоїдні надвидові структури.

Підвищений інтерес викликають диплоїдно-поліплоїдні надвидові групи, географія їхнього поширення, еколого-біологічні характеристики комплексів дощових черв'яків Правобережної України. На цей час відсутній кадастр дощових черв'яків не тільки Правобережної України, а й України загалом. Р. С. Власенко (2008) виконала дисертаційну роботу на тему: «Систематика дощових червів роду *Aporrectodea (Oligochaeta, Lumbricidae*) фауни України: біохіміко-генетичний, карологічний та морфологічний підходи», у якій за допомогою сучасних генетичних підходів встановила структуру поліплоїдних і проблемних видів дощових черв'яків роду *Aporrectodea* й уточнила видовий склад фауни України. Вона ідентифікувала

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

в Україні шість видів роду *Aporrectodea: A. caliginosa, A. trapezoides, A. rosea, A. longa, A. georgii, A. dubiosa.* З них *A. trapezoides, A. rosea* виявились поліклональними апоміктами.

У роботах С. В. Межжеріна, Р. С. Власенко, О. В. Гарбар (2007) було відзначено, що *A. caliginosa* є амфіміктичним видом поширеним по всій Україні, для якого характерний диплоїдний набір хромосом. Проте партеногенетичний вид *A. trapezoides* в Україні характеризується триплоїдним набором хромосом та поліклональною структурою. Одночасно встановлено значну спорідненість за генетичним складом локусів у *A. caliginosa, A. trapezoides, A. longa, A. georgii.*

Аналогічні дослідження провела І. П. Онищук, яка вивчала структуру видових комплексів дощових черв'яків *Octolasion tyrtaeum s. l. Octodrilus transpadanus s. l*. на території України. Авторка використала морфометричні методи, аналіз якісних і розмірних характеристик, кардіологічний аналіз мітотичних та мейотичних наборів хромосом, електрофорез ферментів у поліакриламідному гелі.

І. П. Онищук встановила, що *O. tyrtaeum* представлений 19 біотипами різного ступеня генетичної диференціації. Виявлено поліплоїдні (4n, 7n) хромосомні раси *O. transpadanus* і досліджено генетичну структуру популяцій цього популяційного видового комплексу. Еволюція каріотипів обох видових комплексів супроводжувалася поліплоїдизацією геному. Цей процес спричинив перехід від амфіміктичного розмноження до факультативного чи облігатного партеногенезу. В названій роботі підведено основні підсумки вивчення дощових черв'яків Правобережної України.

Отже, нині тривають фундаментальні дослідження фауни і екології дощових черв'яків Правобережної України, одним з яких є наша робота

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

«Дощові черв’яки Правобережної України».

Чи можна вважати, що дослідження фауни Правобережної України мають вивершений характер? Звичайно, ні. Тому що надалі будуть реєструватись нові місця поширення видів і описані нові ендеміки та навіть оселення нових космополітних видів у нашу фауну. Мабуть, ці дані матимуть тимчасовий характер. В останні 15 років роботи з систематики дощових черв’яків свідчать про те, що ряд видів, які давно вважалися «добрими видами», виявилися «збірними», і цьому сприяло використання біохімічного, генетичного, карологічного та морфологічного підходів. Треба зважати на те, що близько 50 % є поліплоїдними видами і далеко ще не встановлено ряди поліплоїдних рас. Подальші дослідження мають зосереджуватися на вивченні питань структурно-функціональної структури дощових черв’яків, консортивних зв’язків, розробленні методик з їх вирощування для інтродукування в певні типи й види ґрунтів, а також у реанімації ґрунтів, які зазнали значного впливу антропічного чинника.

Робота з дослідження дощовикових виконана в лабораторії «Олігохетології» кафедри зоології біологічного факультету Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки (м. Луцьк). В основу роботи лягли результати обробки колекційних матеріалів, які автори зібрали за чверть віку. Монографія є результатом спільної праці авторів і відбиває їхні погляди на таксономічну структуру родини в цілому та окремих її таксонів.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

РОЗДІЛ 2.

Біогеографія антропогену Правобережної України і генезис фауни дощових черв'яків

Територія Правобережної України лежить у природних зонах мішаних лісів, лісостепу, степу та Українських Карпат. Унаслідок загальнопланетарних кліматичних змін упродовж антропогену (четвертинного періоду) в північній півкулі відбулася перебудова природного середовища. Однією з причин цих змін вважають перебудову глобальної системи морських течій. Вони зумовлені дрейфом континентів, що утруднило теплообмін між полярними екваторіальними басейнами.

Антропоген як прикінцевий відтинок кайнозою розпочався близько 2 млн. років, тому характерною рису цього часу є існування у високих широтах планети покривних заледенінь.

Антропогеновий період – важливий етап розвитку біосфери Земної кулі. У порівнянні з іншими періодами кайнозойської ери він є нетривалим, але відзначається важливими подіями в історії розвитку органічного світу. Значні зміни природи в цьому періоді зумовлені циклічним чергуванням льодовикових і міжльодовикових епох. Завдяки їм відбувалися значні перебудови ландшафтів, переміщення природних зон на південь і, навпаки, – на північ. На загальному фоні змін природних зон добре проглядаються провінційні зміни. В цю епоху їхні прояви мали меридіанне спрямування і відповідне розташування провінцій. Упродовж кайнозойської ери сформувався сучасний органічний світ суші, морів і океанів. Відбулося збільшення родового та видового складу покритонасінних.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

У цьому розділі розглянемо орогенні процеси Карпат, Волино-Подільської та Придніпровської височин, динаміку льодовикових і міжльодовикових епох, формування сучасної фауни дощових черв'яків.

2.1. Орографічні процеси

У кайнозої відбувається переміщення материків, на які розколовся суперконтинент Гондвана. Особливої сили й розмаху набули горотворчі процеси в кайнозойській ері. Альпійський тектогенез охопив райони внутрішньої частини Середземноморського поясу (Альпійсько-Гімалайську область). Прояви Альпійського тектогенезу мали місце і в Західнотихоокеанському і Східнотихоокеанському геосинклінальних поясах. У ранньому кайнозої Альпійсько-Гімалайська область була представлена численними геосинклінальними прогинами, які сформувались у пізньому крейдяному періоді (Войлошников, 1979).

На місці Карпат до крейдяногого періоду існувала герцинська складчаста гірська країна Пракарпати. На північному заході ці гори мали прямий стосунок до сучасних польських Судет і Свєнтокшиських гір. З північного сходу ці стародавні гори відмежовували гірські кряжі, які були розташовані між Російською платформою і Пракарпатами.

На початку крейдяного періоду почалися складні рухи земної кори. Герцинські Пракарпати між Свєнтокшиським кряжем і Добруджею були розбиті повздовжніми та поперечними розломами на окремі скиби. Наступила епоха активного розвитку Карпатських гір, Поділля, Придніпров'я й Причорномор'я.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

В неогені відбувається інтенсивний розмив гірських порід Карпат, з подальшим їх винесенням у Передкарпаття й Закарпаття. З верхнього олігоцену – нижнього міоцену почалося становлення сучасного рельєфу Карпатських гір. До цього часу приурочують головну фазу складкоутворення й підняття флішових Карпат, а також зародження Передкарпатського прогину та Закарпатських западин (Цись, 1962).

У пліоцені Передкарпаття й Закарпаття стають сушею, а гірські масиви Карпат і Кавказу роз'єднали Понтичне море на Чорне, Каспійське та Паннонське. В другій половині неогену активізувались горотворчі процеси й продовжилася трансгресія Карпат. Значне гороутворення Карпат відбулося на межі міоцену і пліоцену. Їхній розвиток тривав і в четвертинному періоді (Войлошников, 1979; Рослый, 1986). З верхнього олігоценового – нижнього міоценового часу відбулося зародження гідромережі й підняття гір. З моменту виникнення гірської країни відбувся ряд переривчастих трансгресій. Причому більшість із них відносять до русського часу.

Зазначимо, що в міоцені на місці Львівської мульди настало підняття, яке спричинило утворення Волино-Подільської височини. Проте до початку четвертинного періоду сформувалися такі орографічні одиниці, як Придніпровська, Приазовська Волино-Подільська височини, Донецький кряж, Карпати, Передкарпатська височина, Кримські гори та Поліська і Причорноморська низовини.

Антропогеновий період був важливим етапом розвитку сучасної географічної оболонки. Хоч він тривав порівняно недовго, але в той час відбулося різке зростання контрасту рельєфу Землі, що є однією з характерних особливостей неотектонічного процесу. До основних рельєфо-утворювальних чинників четвертинного періоду належать тектонічні рухи,

Вусленко Л. В. Іванців В. В.

діяльність льодовиків і льодовикових вод, річкова ерозія, морська абразія і акумуляція, діяльність вітру та підземних вод. Це призвело до трансгресії материкових масивів, регресії океанічних западин, диференціації рельєфу географічної оболонки та зростання контрасту між піднятими масивами і низинами.

В антропогеновому періоді високі молоді Карпатські гори були вкриті льодовиками. Це стосувалося масивів Чорногори (Говерла, Менчул, Піп Іван), Свидовця, Чивчинських гір, Горганів (Воропай, Куница, 1966). З високих верховин у долини Карпатських гір сповзали льодовики, які локально змінили їхній рельєф з утворенням льодовикових форм: карів, цирків, крутих скалистих стін, льодовикових долин (трогів). Усі форми льодовикової ерозії й акумуляції утворили морфологічний вигляд високої гірської зони Чорногори, Свидовця, Рахівського масиву. Рідко форми льодовикової ерозії трапляються у Західних Ґорґанах, на полонинах Руна і Боржава (Рослый, 1986).

Важливою особливістю будови гірських країн є те, що їхні масиви мали значну потужність порід. Фізичні й біохімічні чинники зумовлювали руйнування поверхні гірських масивів та їхню дислокацію. На тектонічній карті Карпат бачимо, що різні їхні структурні елементи розташовані широкими смугами вздовж гірських хребтів.

У післяльодовиковий час триває формування Карпатських гір, які набули сучасного вигляду. Льодовикові покриви відіграли роль сповільнювача у піднятті платформи. Зокрема, на територіях покритих льодом, амплітудні модуляції були незначними. Південні території, позбавлені льодового покриву, мали більшу амплітуду підняття (Цись, 1962).

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

З льодовиковою епохою поєднують формування лесових рівнин. Походження лесових відкладів на підвищених вододільних просторах пояснює еолова гіпотеза. Власне, переміщення повітряних мас (антициклонний характер) з льодовика в прильодову зону та розвіювання висохлого флювіогляційного матеріалу спричинило формування долинних зандрових рівнин (першої надзаплавної тераси). Найвагоміша роль у формуванні зандрових рівнин належить валдайському зледенінню.

2.2. Палеогеографія антропогену Правобережної України

Природний процес антропогенового періоду проходив за взаємодії внутрішніх і зовнішніх сил Землі. Їхня дія зумовила безперервний рух і розвиток земної кори, рельєфу земної поверхні, тим самим визначивши властиві для періоду риси розвитку географічної оболонки (Рослый, 1982).

Внутрішні сили зумовили значну інтенсивність сейсмічних, вулканічних і горотворчих процесів. Упродовж антропогену особливої сили й розмаху досягли горотворчі процеси. Наслідком цього є гіпсометрія гірських хребтів, міжгірських та передгірських западин. Сумарна величина тектонічного підняття Карпат сягнула 1500–2000 м.

Зовнішні сили значною мірою залежали від теплової енергії, яку отримує Земля від Сонця у вигляді сонячної радіації. Вона вважається домінантним чинником у формуванні клімату. Його варіація відбувалася впродовж антропогену. Одночасно, за Рослим (1982), загальна планетарна зміна клімату була спричинена внутрішніми силами земної кулі, які проявлялись у постійній ритмічності, пульсації та направленості.

Буслєнко Л. В. Іванців В. В.

2.2.1. Льодовикові епохи

Направленість у зміні клімату проявилась і в поступовому зниженні температури і вологості повітря та ґрунту. Встановлено, що ці процеси почалися з кінця палеогену (Будыко, 1974, 1980; Зубков, Борзенкова, 1983). Проте різке похолодання відбулося на межі пліоцену і плейстоцену. В антропогеновому періоді чергування теплих і холодних епох були масштабними у порівнянні з попередніми періодами. У високих і середніх широтах Європи а Північної Америки ритмічні зміни клімату спричинили утворення шести материкових покривних зледенінь.

Сильне похолодання, що наступило в середині раннього плейстоцену з пониженням середніх річних температур на 10–15°С у високих широтах, привело спочатку до утворення потужного снігового, а опісля – льодового покриву (Ушаков, Ясманов, 1984).

У північній півкулі найбільше поширення льодовикового покриву було властиве для районів із вологим морським кліматом. Проте в сухому континентальному кліматі льодовики займали незначні території. В епоху зледеніння зростання потужності льодовикового покриву спричиняло їхнє зміщення в напрямку до екватора (Ушаков, Ясманов, 1984).

Європейський льодовиковий щит у період максимального зледеніння сягав 48° пн. ш. і покривав до 30% материкової площі. Менші території він охоплював на Азійському материку, причиною тому була континентальність клімату та мала кількість атмосферних опадів. Загалом, це створило унікальні палеогеографічні умови в північно-східному краї Азії та в районі Берингової протоки. Зазначимо, що в Північній Америці, у плейстоцені, сформувався найбільший льодовиковий покрив земної кулі. Льодовики опускалися до 38° пн. ш. і доходили до сучасних субтропіків. Льодовик

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

покривав 60 % площі Північної Америки, тоді як Європи лише – 30 % (Марков, Величко, 1967).

Загалом визнано, що величезна територія Північної півкулі впродовж четвертинного періоду була ареною діяльності льодовиків і води, що стікала при їхньому таненні. Це спричиняло переміщення й сортування величезного геологічного матеріалу, різного за геологічним складом. Часто відбувалися процеси перевідкладання осадових порід, які складали кору вивітрювання дольодовикового періоду.

Між епохами зледенінь наступала відносна стабілізація верхніх горизонтів земної кори з подальшим формуванням ґрунтового покриву. Сьогодні виділяють п’ять льодовикових епох, кожна з яких складається з кількох фаз похолодань і потеплінь.

Таблиця 1

Альпи	Північна Європа	Східна Європа
В’юрм	Л Вісла Л	Валдайське Л
	0… 25…72…115	
	Рис-в’юрм М	Еєм М	Микулинське М
	Рис II – 187	Заале варта	Московське Л
	I – 230	дренте	Одинцовське М
			Дніпровське Л
	Міндель-рис М	Голштін М	Ліхвинське М
	Міндель II – 435	Ельстер Л	Окське Л
	I – 476		
	Гюнц-міндель М	Дольодикова	Дольодикова
		епоха	епоха

Примітка: Л – льодовикова епоха; М – міжльодовикова епоха; вік епох – тисячі років.

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

Поява материкового льодовикового щиту і глобальне похолодання спричинили інтенсивні зміни кліматичної зональності. Арктичний пояс поширився до 40–50° північної широти. Ця територія була зайнята просторими льодовиковими щитами, тундрою, тундро-степами і морським льодом. Пояси помірного, субтропічного і тропічного клімату були сильно стиснуті й зміщені в низькі широти (Рослый, 1986).

Нижче, у хронологічному порядку, подаємо льодовикові й міжльодовикові епохи плейстоцену Європи (Зубков, Борзенкова,1983),

Істотний вплив на біогеографію України мали Окський, Придніпровський та Валдайський покривні льодовики.

Різке похолодання припало на межу пліоцену й плейстоцену. У ранньому плейстоцені найдавнішим є Окське покривне зледеніння, яке охоплювало Північно-Західну Україну – частини Передкарпаття та Волинського Полісся. Межа поширення проходила поблизу населених пунктів: Чижки, Боляновичі, Крукеничі, Шкло, Бевз, Сокаль (Львівська обл.), Павлівка, Володимир-Волинський (Волинська обл.), Сарни (Рівненська обл.), Столин (Білорусь).

У другій половині плейстоцену на просторах північної півкулі пониження температури досягнуло свого піку (дніпровська епоха) і отримало назву головного кліматичного мінімуму плейстоцену (Величко, 1973).

У середньому плейстоцені Дніпровське покривне материкове зледеніння охопило територію Східноєвропейської рівнини. Межа материкового льоду на трансгресивному етапі максимально поширювалася в Подніпров'ї, досягаючи м. Каменське. Дніпровське зледеніння супроводжувалося не тільки загальним похолоданням, а й меридіальним

Буценко Л. В. Іванців В. В.

зміщенням природних зон. Дніпровський льодовик вважають найбільш потужним серед усіх льодовиків кайнозою. Протяжність льодовикового покриву від центру зародження в південному напрямі становила 2200 км, у східному – 1500 км, у північному – 600 км. Він був представлений двома язиками: по Дніпру і по Дону (Рослый, 1986).

На території України льодовий покрив сягав кількох сотень метрів, а його крайові частини переміщували у вигляді двох велетенських виступів – дніпровської і західнополіської льодовикових лопатей. Скорочення льодовикового покриву на регресивному етапі відбулося протягом кількох фаз і супроводжувалося короткочасним наступом окремих лопатей, межі яких визначають краї льодовикових утворів (А. В. Матошко, Ю. Г. Чугунний, ГЕУ с. 329, т. 1).

Епоха валдайського зледеніння – останнє на Руській рівнині, яке обіймало значну частину Північноєвропейського льодовикового покриву. Межі максимального поширення валдайського льодовика в Україні проходили в межиріччі верхнього Дністра і Західної Двіни (Даугави). Основна частина території була представлена перигляційним степом; Карпати – бореальною рослинністю (сосною, модриною, ялиною і піхтою); Дністровські Бескиди – тундрою і субальпійськими луками; західна частина Прикарпаття – тундрою; Волинське Полісся – полярною пустелею (Рослый, 1982; Будыко, 1974, 1980).

Утворення і великий термін знаходження покривних льодовиків на материках зумовили глибокі зміни загальнопланетарного балансу вологи, температури і клімату. Значна кількість вологи консервувалась у товщах материкових льодовиків.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

У льодовикові епохи різниця між температурами низьких і високих широт у північній півкулі становила 55–70°С, а в міжльодовикову епоху – 30–35°С. Попри те, зі зростанням температурних контрастів від міжльодовикової до льодовикової епох зростала інтенсивність атмосферної циркуляції (Ясаманов, 1985).

Вплив низьких температур льодовиків на прилеглу територію зумовив становлення перигляційної зони. Для неї характерне поєднання протягом року низьких температур повітря при відносно великій сумарній сонячній радіації і малій кількості атмосферних опадів. Величина радіаційного балансу й сумарна сонячна радіація була близькою до величини антарктичного і арктичного поясів у сучасних умовах. Загальна кількість атмосферних опадів на перевищувала 200–250 мм/рік (Косминский, 1977). Перигляційна територія за кліматичними ознаками була близькою до тундри. Проте вона мала кліматичні особливості, не властиві для тундри. Ландшафти перигляційних областей поєднували в собі риси сучасної тундри та високогірних степів. У перигляційній зоні вода вимерзала, а надалі ставала складовою частиною покривного льодовика. Така динаміка води зумовлювала сухість клімату, що вело до дефіциту ґрунтової вологи. Аридний стан ґрунту зменшує здатність забезпечувати рослини водою. Тут домінують кріоксерофільні тундростепи, справжні тундри можуть бути представлені лише у вигляді приводнених угруповань. Тундростеп характеризувався тим, що трав’яний ярус формувався переважно із злаків, а не мохів (Ясаманов, 1985).

Буценко Л. В. Іванців В. В.

2.2.2. Міжльодовикові епохи

У міжльодовикові епохи відбувалося повернення у високі широти кліматичних областей, а структура географічних оболонок наближалася до сучасної, але не була їй тотожною. У ці епохи значно розширилися тропічний і субтропічний пояси.

У межах помірного поясу в міжльодовикові епохи плейстоцену були добре виражені кліматичні зони тайги, мішаних і широколистяних лісів, лісостепу, степу, напівпустель і пустель з відповідними показниками температурного режиму, кількістю атмосферних опадів і характером їх випадання впродовж року (Ясаманов, 1985).

У зоні тайги у теплий період температура становила +10…+15°, у лісах (мішаних і широколистяних) – до +20° С, лісостеповій і степовій зонах – +20…+25° С. Середньорічні температури були вищими сучасних на +4…+7° С. Кількість опадів не перевищувала 500 мм (Ясаманов, 1985).

Танення покривного льоду в міжльодовикові епохи було зумовлене екстатичним підвищенням рівня Світового океану на 100–120 м та розвитком глобальних трансгресій (Лингберг, 1973). На звільнених від льоду територіях формувалися водні угруповання. Тундра покривалася зарослими тайговими болотами, а тундростеп зменшився до утворення реліктових тундростепів на сухих прогрітих південних схилах.

Починаючи з крейдяного періоду і до нашого часу, панівною стає поліхромна флора покритонасінних. На зміну одноманітній мезозойській флорі голонасінних прийшла поліхромна флора покритонасінних, з якої розвинулась уся пізня флора земної кулі (Рослый, 1982).

Буленко Л. В. Іванців В. В.

Кожен із наступних у Європі покривних льодовиків та утворення льодовиків на гірських хребтах знищував рослинність на великих територіях і пригнічував її в сусідніх районах (Рослый, 1982).

За даними В. П. Гричука (1960), у неогені на Євроазійському і Північноамериканському материках виник трансконтинентальний пояс широколистяних лісів. У пліоцені він продовжив колонізацію біогеоценозів. Зазначимо, що протягом антропогену відбувалися розчленування цього поясу на окремі ланки і флористичні диференціації. Зараз від них збереглися лише крайові частини в Європі й на Далекому Сході, представлені європейським і східноазійським ареалами. Процес еволюції флори супроводжувався збідненням термофільних елементів помірних широт, зокрема вимиранням частини пліоценових видів.

Наприкінці XIX ст. палеоботаніки і флористи розробляли питання розвитку рослинності в минулих періодах кайнозою, виявлення реліктів, встановлення їхнього віку та місцезнаходження рефугіумів. На основі матеріалів флористичного аналізу Пачоський (1910) вказує, що Подільська височина слугувала рефугіумом для рослин. Лавренко (1927) на основі флористичних досліджень прийшов до висновку, що на просторах між Карпатами й Алтаєм розміщені реліктові райони, одним з яких є Бесарабсько-Подільсько-Волинський. На велике значення Подільсько-Карпатського рефугіуму в формуванні рослинності вказує В. Г. Козій (1962).

Географічне положення Карпат та розчленованість рельєфу створили особливі умови, які сприяли формуванню, збереженню й поширенню тепло- і гігрофітів. З початком ліхвинської міжльодовикової епохи відбулося поширення широколистяних порід. У Передкарпатті в ліхвинську міжльодовикову епоху, а також в інших районах Західної України був добре

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

розвинутий чагарниковий ярус. Сродона (Srodona, 1957) вважав, що ліхвинський інтергляціал був значно тепліший у порівнянні з кліматом у микулинську міжльодовикову епоху.

Розташування Карпатських гір і розчленування їхнього рельєфу відіграли захисну роль для рослинності та збереження в рефугіумах популяцій рослин і ґрунтових безхребетних тварин. Можна навіть припустити, що вони утворили центри притулу, в яких відбулося збереження широколистяних порід на території Лісостепу, Західноукраїнського Полісся та інших районів.

2.3. Біогеографічні особливості антропогену у формуванні комплексів дощових черв'яків Правобережної України

2.3.1. Рефугіуми

У перигляційних зонах плейстоцену дощові черв'яки, попри екстремальні кліматичні умови, змогли вижити окремими мікропопуляціями. Значну роль у збереженні різноманіття люмбрицидів мали рефугіуми. Рефугіуми (лат. refugium – схованка, притулок) – ділянки земної поверхні або Світового океану, де вид або група видів пережили або переживають несприятливі для них періоди геологічного часу. Вважається, що організми не тільки змогли зберегтися в рефугіумах, а й надалі знову відновити територію ареалу і навіть розширити її (Быков, 1983).

У перигляційній зоні клімат був малопридатний для наземних і ґрунтових безхребетних тварин, у тому числі, й для дощових черв'яків через низьку температуру впродовж року та малу кількість атмосферних опадів.

Проте в межах перигляційної зони були рефугіуми (притулки, схованки), тобто острівки з кліматом, придатним для життєдіяльності

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

ґрунтових організмів, і займали вони різні площі. У них переживали популяції чи їх окремі мікропопуляції. З настанням міжльодовикових епох відбулися процеси відновлення популяції дощових черв'яків із мікропопуляцій, з подальшою колонізацією ними біогеоценозів. Плейстоценовими рефугіумами у Правобережній Україні слугували гірські масиви Українських Карпат, Подільська та Придніпровська височини.

Питання структури і функціонування рефугіумів важливе для з'ясування та збереження комплексів дощових черв'яків. Вони займали особливе місце в біогеоценозах, оскільки брали активну участь у перерозподілі речовини та енергії. Від них залежить становлення екологічного простору для мікроорганізмів, грибів, рослин і тварин. Наявність у перигляційних зонах рефугіумів зумовлена системою абіотичних і біотичних чинників. Серед абіотичних чинників відзначимо орографічні (рельєф), кліматичні (сонячна радіація, температура, вологість), едафічні (гранулометричний склад, структура ґрунту).

2.3.2. Абіотичні чинники

Рельєф серед низки чинників відіграє важливу роль у становленні рефугіумів. Рельєф як оболонка представлений геометричною поверхнею складної конфігурації, що відокремлює тверду земну кору від рідкої і газоподібної оболонок. Поверхню рельєфу можна зобразити як своєрідну контактну зону, у межах якої найактивніше протікають екзо- і педогенези. Останні зазвичай є контрольовані рельєфом і виконують такі глобальні функції:

1) просторову організацію ґрунтового покриву.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

2) розподіл продуктів вивітрювання і ґрунтоутворення з формуванням осадових порід різної генези.

3) розподіл атмосферних опадів і тепла. Височини, плоскогір'я та гори, розміщені на шляху руху повітряних мас, формують екологічні умови на підвітряних і навітряних схилах. Від них залежить кількість тепла, опадів, які поступають на поверхню ґрунтів (Позняк, Красєха, 2007).

Рельєф здійснює великий і всебічний вплив на формування ґрунтового покриву, зумовлюючи перерозподіл на поверхні суші сонячної радіації, опадів і розчинених у воді речовин. Можна вважати його універсальним чинником у формуванні ґрунтових комбінацій. Одночасно така дія указаних чинників спричиняє рельєфоутворення та генетично зв'язані процеси утворення ґрунтів (Позняк, Красєха, 2007).

Макро-, мезо- і мікрорельєф беруть активну участь у становленні біорізноманіття організмів. Завдяки макрорельєфу відбувається спрямування повітряних мас і формування клімату, що зумовлює вертикальний (висотний) зональний клімат та поясне поширення ґрунтів, рослин, тварин. Мезорельєф, який представлений долинами всіх ланок гідрографічної сітки та їхніми вододілами в межах негірських територій (яри, балки, тераси, схили терас і т.п.), впливає на перерозподіл та поглинання сонячної енергії, становлення температурного й водного режимів біоценозів.

Мікрорельєф поверхні виражений незначною за площею (від декількох до десятків, рідше сотень, квадратних метрів) та малою відносною висотою (не більше від одного метра). Часом у межах форм мікрорельєфу вирізняють ще дрібніші зміни поверхні, зумовлені тваринами й рослинами, в особливу категорію – нанорельєф (купини, кротовини тощо) (Климишин, 2003).

Буценко Л. В. Іванців В. В.

Мезо-, мікрорельєфи безпосередньо пов’язані з діяльністю ґрунтових сапрофагів, що зумовлює значне накопичення води в пониженнях, тим самим різко змінюючи газовий, гідротермічні, сольові умови, окисно-відновний потенціал, актуальну кислотність. Унаслідок цього створюється мікрокліматична та гідрологічна неоднорідність, що визначає комплекси ґрунтових сапрофагів та рослинного покриву (Назаренко та інші, 2006; Іванців, 2007).

Рельєф як розподілювач вологи, тепла та розчинних речовин є універсальним чинником у формуванні ґрунтових комбінацій. Немає сумніву, що його дія найбільше проявляється в біогеоценозах із розвинутим мікро- та мезорельєфом, де власне й розміщені рефугіуми.

Сонячна радіація. Енергетичною основою біотичного фокусу педосфери є сонячна радіація. Енергія сонячної радіації перетворюється в хімічну або теплову. Перша в процесі фотосинтезу перетворюється у висококонцентровані форми хімічної енергії. Представники біоти перебувають під її безпосереднім впливом. Чим вища величина теплового балансу місцевості, тим вища біопродуктивність.

Теплова енергія є головним джерелом усіх природних процесів, які розвиваються в контактному шарі географічної оболонки між педосферою й іншими геосферами Землі. Важлива роль сонячної радіації в існуванні і функціонуванні біоти через формування специфічних теплових та водних режимів підземного, наземного ярусів біосфери. Вплив сонячної радіації конкретно реалізується на поверхні Землі через показники температурного режиму. Передусім це середньорічні й середньомісячні температури, а також сума активних температур за рік. Для ґрунтовної оцінки термічного режиму використовують величину суми активних температур. Для трав’янистої

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

рослинності активними є температури, вищі за 5°С, для лісової рослинності – вищі за +10°С (Назаренко І. І. й інші, 2006).

Сонячна радіація перетворюється в низькоякісну теплову енергію нагрівання, випромінювання й молекулярного руху. Теплова енергія може перетворюватися у фізичну енергію під час нагрівання ґрунту, з подальшою зміною фізичних характеристик. Типовим проявом цього перетворення є фізичне вивітрювання гірських порід, розтріскування ґрунтів, ґрунтові мікропроцеси нагрівання-охолодження, зволоження-висихання.

Велика кількість сонячної радіації поглинається земною поверхнею. Завдяки цьому в денні години, особливо влітку, поверхня ґрунту нагрівається, а тепло передається прилеглим шарам повітря, а також поширюється в нижні горизонти ґрунтового профілю. Частина цієї енергії витрачається на ряд фізичних, хімічних і біологічних процесів (випарування, засвоєння поживних речовин, розчинення і т. ін). Ступінь нагрівання залежить від теплоємності й теплопровідності ґрунту. Об’ємна теплоємність всіх головних твердих складових частин ґрунту приблизно однакова. Вважається, що об’ємна теплоємність твердих складових частин ґрунту удвічі менша, ніж у води. Зазначимо, що до склад ґрунту входить повітря, об’ємна теплоємкість якого дуже мала (0,000306), а тому її до уваги можна не брати. Отже, об’ємна теплоємність ґрунтів у сухому стані залежить від ступеня їхньої пористості. Чим більша пористість ґрунту, тим менша об’ємна теплопровідність.

Унаслідок великої теплоємності води об’ємна теплоємність ґрунту повинна сильно зростати зі збільшенням вологості ґрунту. Приміром, при 100 % вологості піску вона зростає на 1,83, глини – 3,42 рази (Будико, Герасимов, 1959).

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

Велике значення має теплопровідність ґрунту. Мірою теплопровідності речовини є коефіцієнт теплопровідності (*к*). Теплопровідність для різних твердих фракцій ґрунту коливається у значних межах. Теплопровідність води наближається до теплопровідності найменш теплопровідних мінералів ґрунту. Теплопровідність повітря дуже мала. А тому теплопровідність ґрунту різко зменшується зі збільшенням її пористості. Проте теплопровідність вологого ґрунту збільшується в міру того, як вода витісняє з ґрунту повітря. Зі зростанням вмісту води у піщаних ґрунтах зростає і теплопровідність: при вологості 0 % – 0,00025 %; 10 % – 0,0114 %; 15 % – 0,00185 %; 20 % – 0,00250 %.

Поширення тепла в ґрунті здійснюється завдяки теплопровідності. Зазначимо, що температурі поверхні ґрунту властиві добові й річні коливання. Вони тісно пов'язані з інтенсивністю сонячної радіації, а також випромінюванням поверхні ґрунту.

Нагрівання й охолодження при одному й тому ж надходженні та витраті тепла залежать від фізичних властивостей ґрунту (гранулометричного, мінерального і хімічного складу ґрунтів, порід, теплопровідності, теплоємності, забарвлення), від характеру рослинного покриву та низки фізичних, хімічних і фізіологічних процесів, які відбуваються в ньому.

У літні місяці надходження тепла значно переважає його витрату шляхом випромінюванням. Великі витрати тепла на випаровування й поглинання його більш глибокими горизонтами ґрунту та повітря. Можна припустити, що витрата тепла на випарування в літні часи не перевищує 20-25 % усього теплового балансу.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

В зимовий період відбувається витрата тепла випромінюванням при відсутності притоку променевої енергії. Частина витраченої енергії компенсується надходженням повітряних мас із глибинних шарів материнської породи. Тепловий режим є однією із внутрішніх умов формування ґрунтів й існування біоти (Будико, Герасимов, 1959). Тепловий і водний баланси земної поверхні в природно-географічному середовищі є тим головним механізмом, що визначає інтенсивність і характер усіх інших форм обміну енергії і речовин між основними компонентами географічного середовища (кліматичними, гідрологічними, ґрунтотворними, біологічними), які відбуваються на земній поверхні.

Загалом тепловий баланс земної поверхні впливає на ґрунтові процеси за такими напрямами: зміна термічного режиму ґрунтів; зміна водного балансу ґрунту (режим вологості, інфільтрації; зміна продуктивності продуцентів, що визначає кількість небіогенної речовини, яка надходить у ґрунти (Будико, 1959, с. 32–43.).

Вологість. Нормальне функціонування організму можливе тільки у разі достатнього забезпечення його водою, що є необхідною умовою життя організмів. Кількість вологи – одна з найважливіших особливостей екології ґрунтових і наземних організмів. Уся еволюція організмів суші відбувається під постійним пресингом ґрунтової води як середовища проживання й умови життєзабезпечення живих організмів, пристосування до добування й збереженням вологи.

З формуванням педосфери й переходу організмів від водного середовища до наземного і ґрунтового середовища, колонізація суші з палеозою і до нашого часу, дефіцит вологи в біоценозах хоча б на короткий час ставав звичайним явищем. А тому дощові черв’яки є типовими

Буценко Л. В. Іванців В. В.

пойкілогідричними організми. Вміст води в їхніх органах і системах варіює в широкому діапазоні й залежить від ступеня зволоження навколишнього середовища (Просер, 1977 а).

Наявність води у ґрунті життєво необхідна для фізіологічних процесів у дощових черв'яків. У ґрунт вода надходить у вигляді атмосферних опадів, а також у процесі конденсації водяної пари з атмосфери.

Вода потрапляє в ґрунт і зазнає дії різних сил (сорбційних, осмотичних, меніскових, гравітаційних). В ґрунті вона може перебувати в трьох агрегатних станах: твердому, рідкому та пароподібному. Тверда вода (лід) слугує потенційним джерелом як рідкої, так і пароподібної води. Пароподібна вода міститься в ґрунтовому повітрі, де її завжди більше, ніж в атмосферному. Рух водяних парів у ґрунті відбувається від місць з більшим тиском до місць з меншим тиском, від місць з більшою до місць з меншою температурою, від капілярів більшого діаметра до капілярів меншого. За певних умов у ґрунті може проходити конденсація пари, тобто перехід її в рідкий стан.

Гранулометричний склад. Можна вважати, що гранулометричний склад ґрунту – одна з найважливіших його характеристик. Власне від гранулометричного складу залежить фільтраційна і водоутримувальна здатність та інтенсивність процесів ґрунтоутворення. Він впливає на водно-термічні, газові, фізико-хімічні, окисно-відновні умови, вбирну здатність, перерозподілі у ґрунті зольних елементів та нагромадження гумусу. Велике значення в рефугіумах має гранулометричний склад ґрунтів, оскільки від нього залежить ґрунтотворний процес.

Легкі ґрунти (піщані і супіщані) швидко прогріваються, мають добру водопроникність та газовий режим. Проте у них є ряд негативних рис, а саме:

Буценко Л. В. Іванців В. В.

низька вологоємність, низький відсоток гумусу та біогенних елементів і незначна поглинальна здатність.

Важкі суглинки і глинисті ґрунти мають високу вологоємність, зв'язність, дещо вищий вміст біогенних елементів і гумусу. Серед усіх фракцій гранулометричного складу мулистій належить головна роль у фізико-хімічних процесах, що відбуваються у ґрунті. Їй належить висока вбирна здатність.

У функціонуванні рефугіумів важливе значення має структура ґрунту під якою потрібно розуміти взаємне розміщення в ґрунті структурних відокремлень (агрегатів, грудок) визначеної форми та розмірів якісного складу. Кожний агрегат – комплекс гранулометричних елементів, які зв'язані в макро- і мікроагрегати і з'єднані органо-мінеральними колоїдами, детритом чи корінням. З-поміж різних типів структури ґрунту на особливу увагу заслуговує макроструктура. Макроструктура ґрунту забезпечує водно-повітряний режим і є стійкою до ерозії. Важливо й те, що вона здатна зберігати цілісність при випаданні дощу.

2.3.3. Біотичні чинники

Мікроорганізми. Умови життєдіяльності мікроорганізмів близькі до кліматичних умов рослини. Життєдіяльність мікроорганізмів більше залежить від навколишнього середовища, ніж життєдіяльність рослин чи тварин. Це зумовлено їхніми малими розмірами при відносно великій поверхні. Зовнішнє середовище впливає на всі процеси життєдіяльності мікроорганізмів. Чинники зовнішнього середовища можуть діяти позитивно, прискорюючи розмноження і збільшення біомаси мікроорганізмів, або негативно – сповільнюючи ці процеси. Вони живуть у широкому діапазоні

Буценко Л. В. Іванців В. В.

температур. За величиною температурного діапазону мікроорганізми поділяють на три групи: психрофіли, мезофіли і термофіли (Гудзь, Гнатуш, Данильченко, 2009). Можна припустити, що в рефугіумах домінували психрофіти і малопоширеними були мезофіли, рідко траплялися термофіли.

Здатність психрофітів розвиватися при низькій температурі зумовлена такими особливостями: високим вмістом у клітинній мембрані ненасичених жирних кислот, унаслідок чого мембрани не замерзають і залишаються напіврідкими; низькою температурою активування ферментів та здатністю утворювати полісоми при низькій температурі. Бактерії можуть регулювати утворення кристалів льоду через наявність центрів його кристалізації у білках зовнішньої мембрани, тоді структура льоду стає більш упорядкованою і слабше пошкоджує організм бактерій (Гудзь, Гнатуш, Данильченко, 2009).

Мікроорганізми біогеоценозів розвиваються в широких межах вологості. За межею нижнього водного комфорту в мікроорганізмів відбувається прогресивне падіння аеробіозу, завмирають вони лише в сухому ґрунті. Висока вологість не обмежує їхнього розвитку, але доти, доки у воді є кисень (Бабьева, Зенова, 1985).

Треба сказати, що анаеробна мікрофлора уживається з аеробною в ґрунтах з нормальним зволоженням. Анаероби розвиваються в мікрозонах, де створюється безкисневе середовище. Якісний склад мікроорганізмів і їхня життєдіяльність регулюються актуальною кислотністю середовища.

Отже, у ґрунтах рефугіумів формуються мікробні угруповання – пул організмів, зумовлений кліматичними умовами, рослинністю та ґрунтовими безхребетними сапрофагами.

Дощові черв'яки. Їм належить провідна роль у стабілізації і відновленні органічних сполук, колоїдної і поглинальної здатності,

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

структурного й хімічного складу ґрунтів. Вони відіграють різноманітну метаболічну роль в едафотопах і нерідко мають вирішальне значення у збереженні і функціонуванні ґрунтів. Це зв'язано з високою пластичністю цієї групи сапрофагів, їхньою трофічною активністю і ґрунтоутворювальною діяльністю (Іванців, 2007). Така поліфункціональність дощових черв'яків зумовлена симбіотичними стосунками з мікроорганізмами, грибами. У процесі живлення разом з детритом і ґрунтом у травну систему потрапляють мікроорганізми. На особливу роль травної системи люмбрицидів у подальшому формуванні мікробоценозу вказує Стебавєв (1984). Немаловажну роль відіграють мікроорганізми в копролітах дощових черв'яків. Вони у зовнішньому середовищі сприяють подальшому розщепленню складних органічних сполук. Відзначимо, що люмбрициди надають притулок мікроорганізмам не тільки в межах температурного комфорту, а й верхньої і нижньої сублетальних зон (Іванців, 2007).

2.4. Особливості розвитку комплексу дощових черв'яків Правобережної України в антропогені

За даними Міхаельсена (Michaelsen, 1921), Л. Черносвітова (Cernosvitov, 1935), дощові черв'яки виникли в кінці палеозойської ери. Мабуть, наприкінці палеозою представники родини дощовикових були дуже поширені на єдиному палеоконтиненті Пангеї. Омодео (Omodeo, 1952) акцентував на сповільненому темпі еволюції дощових черв'яків.

Значна евритопність більшості дощових черв'яків сприяла колонізації різних біогеоценозів не лише помірного, а й інших поясів. Ця група тварин оселяє підстилковий і ґрунтовий профіль. Специфічні умови ґрунтового

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

середовища зумовили розвиток і збереження біорізноманіття дощових черв'яків.

Домінантними морфо-екологічними типами дощових черв'яків є підстилковий, ґрунтово-підстилковий і ґрунтовий. Менш поширена амфібіотична й дендробіотична морфо-екологічні групи. Останні дві морфо-екологічні групи представлені декількома видами. Відзначимо їх вимогливість до високого вмісту вологи, температури, газового режиму, актуальної кислотності, окисно-відновного потенціалу, буферних систем ґрунтів (Іванців, 2007).

Важливою особливістю дощових черв'яків є значне поширення поліплоїдії та партеногеногезу. Екологічна полівалентність дощових черв'яків набуває вагомого значення за умов стрімкого зростання антропічного пресу на природні й антропічні екосистеми.

Дощові черв'яки поширені в усій Голарктиці, а сама територія, на якій вони заселені, розташовується вузькою смугою від східних штатів Північної Америки, охоплюючи всю південну Палеарктику до Японських островів. У ній зосереджені основні центри видоутворення ендемічних люмбрицидів.

У формуванні фауністичного складу родини дощовикових в Азії та Європі, у тому числі Правобережній Україні, велике значення мали такі чинники, як кліматичні, палеогеографічні, топографічні. Родина дощовикових виникла в гірських масивах альпійсько-карпатсько-гімалайської системи герцинської епігеосинклінальної складчастості. Первинна плейстоценова фауна дощових черв'яків на просторах, охоплених покривними льодовиками, була знищена.

На колонізацію біоценозів дощовими черв'яками мав вплив антропогенний чинник, який насамперед сприяв поширенню космополітних

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

видів. Значна частина європейських видів (*Aporrectodea caliginosa, A. trapezoides, Lumbricus rubellus, Eisenia fetida. Dendrodrilus rubidus f. tenuis, Dendrodrilus rubidus f. subrubicunda, Eiseniella tetraedra)* поширилися в Північній Америці. Власне, європейські види розповсюдились на різних материках і островах завдяки діяльності людини впродовж 200–250 років. Т. С. Перель, (1979), Каспчак (1986) вказують на наявність острівних популяцій дощових черв'яків у Середній і Південній Америці. Автори роблять припущення, що поширення цієї групи в Північну Америку могло відбуватися через перешийок, що з'єднував Північну Америку з Азією (Берингова протока). Так само відбулося розселення європейських видів у Південну Африку в XV–XVI століттях. Є велика ймовірність переселення європейських видів у даний регіон з Азії за посередництвом арабів.

Потрібно зазначити, що частина європейських видів дощових черв'яків належить до старої фауни, тобто до льодовикового періоду. Тому цілком доречно вважати їх реліктами фауни північно-середньо-східноєвропейського регіону.

Порівнюючи палеогеографічні дані поширення олігопоретичних, ендемічних видів дощових черв'яків міоцену, Каспчак (1986) виділяє чотири палеогеографічних регіони:

1) регіон альпійсько-ілірійсько-карпатський (північна Егеїда) – заселяли всі види;

2) регіон кавказько-альпійсько-сирійсько-егейський (об'єднані Північна і Південна Егеїди з Кавказом). Це об'єднання відбулося на межі міоцену й пліоцену;

3) регіон сирійсько-егейський. Заселений видами Піденної Егеїди;

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

4) регіон північно-середньо-східноєвропейський. Більшість видового складу дощових черв'яків регіону зазнала елімінації.

Для України Карпати є природним бар'єром у поширенні південних видів дощових черв'яків. Упродовж голоцену дощові черв'яки не змогли подолати цього бар'єра. Тут, крім едафічних чинників, велике значення мав клімат. Більша частина Українських Карпат не зазнала континентального зледеніння в плейстоцені. Рельєф Українських Карпат та Передкарпаття був покритий лісами, хоча границя їх поширення то піднімалася, то опускалася, залежно від кліматичних умов. За даними Козія ( ) верхній лісовий пояс Карпат був покритий криволіссям сосни гірської (Pinus mugo), яка утворювала окремий рослинний покрив. У нижніх поясах були поширені кедрово-соснові ліси з березою, вербою, ялиною. Період значних похолодань в Українських Карпатах був порівняно нетривалим і лише в епоху дніпровського зледеніння відзначено зміни в рослинному покриві, що проявилися в перерозподілі елементів українських карпатських лісів.

У ранньому голоцені пояс лісів з сосною звичайною розширився в глибину. У час найбільшої експансії вона досягнула верхньої границі лісу. З настанням теплого й вологого клімату сосна перебуває в пригніченому стані, панівне місце у верхніх поясах Карпат займає ялина. В середньому голоцені наступила фаза хвойно-широколистяних лісів.

В сучасний період на клімат Українських Карпат мають вплив атлантичні й континентальні повітряні маси. Південно-західний схил гір і Закарпатська низовина здебільшого перебувають під впливом теплої і вологої атлантичної течії повітря, а північно-східний і Передкарпаття – під переважаючими повітряними масами Східноєвропейського й Азійського континентів.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

У Карпатах з підняттям над рівнем моря клімат стає вологішим і холоднішим. Разом зі зміною клімату міняється рослинний покрив. Зараз клімат загалом може бути, схарактеризований як надмірно вологий. За гідротермічним режимом тут виділяють декілька вертикальних зон.

Українські Карпати характеризуються значною різноманітністю видового складу дощових черв'яків у порівнянні з височинами й рівнинами Правобережної України. Цьому сприяє не тільки походження люмбрицидів, а й уплив біокліматичнх чинників.

Збереження видового різноманіття дощових черв'яків у льодовикові епохи плейстоцену стало можливим не тільки через біокліматичні чинники, а й завдяки утворенню різних екологічних ніш (рефугіумів). Вони стали для дощових черв'яків місцем збереження популяцій.

Малопоширені види в Карпатах зосереджені острівками. Цьому сприяли флішові породи, які різняться хімічним складом. Їхній генезис відбувався у глибоководних геосинклінальних морських басейнах. Характерною особливістю флішу гірських масивів є ритмічне чергування шарів пісковику, аргілітів, алевролітів, мергелів і вапняків (Царненко, 1988 а, б).

Основні осередки ендемізму люмбрицидів розміщені в гірських районах на височинах, плоскогір'ях, рідше рівнинах. Поп (Pop, 1948) пов'язував походження люмбрицидів з гірськими хребтами, альпійсько-гімалайською складчастістю й подальшим їхнім поширенням на рівнини. Багатство видового складу й різноманітність люмбрицидів у гірських районах можна пояснити висотною поясністю, їхніми кліматичними умовами, едафічними чинниками, рослинним покривом, експозицією рельєфу.

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

У льодовикові епохи гірські райони стали рефугіумами ґрунтовим сапрофагам, у тому числі, й для дощових черв'яків. Фауністичний склад дощових черв'яків Українських Карпат указує на певну самобутність регіону, про що свідчить видовий склад та їхнє поширення. Крім того, фауна дощових черв'яків представлена ендемічними, третинними й космополітними видами. Склад дощовиків Українських Карпат має велику подібність з Альпами, Балканами, Кавказом. Це дає підставу стверджувати про їхню давню близькість. Тут представлені види з ілірійсько-карпатським, альпійсько-ілірійсько-карпатським, кавказько-альпійсько-сирійсько-егейським (егейським), карпатським, космополітним типами ареалу.

Ендемічні види Українських Карпат представлені *Allolobophora carpathica, Helodrilus cernosvitovianus.* Вони мають споріднені види з *A. bulgarica (Černa.), H. macedonicus (Šap.),* що поширені в біогеоценозах Східного Середземномор'я. *Allolobophora carpathica* належать до найпоширеніших видів у біогеоценозах Українських Карпат. *Helodrilus cernosvitovianus* трапляється локально. Крім *Allolobophora carpathica*, у гірсько-лісовій зоні Українських Карпат домінують *Dendrobaena alpina, A. sturanyi.* Останній вид поширений у гірсько-лісовій і субальпійській зонах. Він заселяє навіть відроги Українських Карпат. *Allolobophora sturanyi* відзначений східніше, а саме в Кодрах, що є відрогами Карпат, та на схилах Хотинської височини, покритих лісами (Перель, 1962). Пачосський (1914) вказував, що в Кодрах поширені широколистяні ліси «західноєвропейського типу», які мають спільну генезу з Карпатами. Генетична їх спорідненість встановлюється цілим рядом рослинних форм (Окиншевич, 1905), особливо в найбільш підвищеній її частині. *Allolobophora sturanyi* поширений не тільки в Карпатах, а й у Динарських горах, тобто має дизруптивний ареал. Проте він

Буценко Л. В. Іванців В. В.

відсутній у Дністровських Бескидах, і на території Польщі, яка межує з Україною, – Східних Бескидах, Бещадах (Plisco, 1971), не виявлено його і в Альпах. Зазначимо, що *Dendrobaena alpine, A. sturanyi* виявилися домінантними в лісових біоценозах і на полонинах.

Всюди в гірсько-лісовій зоні поширена *E. Submontana,* яка оселяє ґрунти мішаних і хвойних лісів та гниючі стовбури, пеньки дерев.

У лісах низького гірського поясу поширені *D. byblica, F. platyura montana, L. polyphemus, Octodrilus lissaense, O. transpadanum, H. cernosvitovianus.* Підстилкові дощові черв'яки *D. attemsi* найчастіше зустрічається в лісах верхнього гірського поясу. Цей вид заходить і в субальпійську зону, де знайдено й інші, найбільш поширені в гірсько-лісовій зоні види родини люмбрицидів.

Види *D. byblica, D. alpine, D. attemsi, O. transpadatum, Aporrectodea georgii)*, які за Омодео (1952) належать до люмбрицидів з кавказько-альпійсько-сирійсько-егейським типам ареалу. Представлена група дощових черв'яків має диз'юнктивні ареали. В міоцені вона могла населяти древній материк Егеїду (Перель, 1979). В кінці третинного періоду (кінець міоцену) Егеїда була розділена трансегейським грабеном на Північну і Південну, що відповідає південній частині Балканського півострова і частині Малої Азії.

Поодинокі представники гірської фауни дощових черв'яків поширені на рівнинних просторах Правобережної України. Таким винятком є *O. transpadanum.* В Українських Карпатах особини заселяють гірсько-лісову та субальпійську зони. Висотне поширення виду може сягати до 1500 м н.р.м. У Правобережній Україні *Octodrilus transpadanum* поширений на рівнинах широколистяних лісів, лісостепу. Вид відомий для степової зони. Оселення значною мірою залежить від вмісту лужних катіонів. *Fitzingeria platyura*

Буденко Л. В. Іванців В. В.

montana поширена в Українських Карпатах, а також знайдена в Кодрах (Перель, 1962).

Отже, фауна люмбрицидів Українських Карпат представлена, переважно гірськими видами, які не виходять на рівнини. Навіть в безпосередній близькості до гір плакорних біогеоценозів оселення гірських видів не відбулося. Цю екологічну нішу колонізували космополітні види.

Поширений на півдні України *Aporrectodea jassyensis*, в Молдові (Малевич, 1955; Перель, 1979) також приурочений до пониженого рельєфу. Вид належить до групи з кавказько-альпійсько-сирійсько-егейським типом ареалу (Omodeo, 1952). Подібний тип ареалу має і трансегейський вид *Aporrectodea georgii*, відзначений на території Запорізької області (Малевич, 1959) і Закарпатті (Іванців, 2007, Власенко, 2008). Ендемічні види *(Allolobophora leoni, Proctodrilus tuberculus, Aporrectodea jassyensis)* поширені в рівнинних лісостепових і степових зонах Правобережної України, трапляються переважно по ярах, балках та вздовж рік, і лише *Aporrectodea dubiosus* – по берегах водойм.

З північною Етеїдою пов'язано (Омодео, 1952) походження центральноєвропейського виду *L. baicalensis*, що його виявив Морін (Морін, 1934; Малевичем, 1950; Зражевським, 1957). Було б правильно назвати цей тип ареалу названих видів трансегейським, тому що на відміну від люмбрицидів, населяючих Північну або Піденну Егеїду, вони поширилися по всій території цього древнього материка. Як наслідок, окремі види цієї групи на схід розселилися до Середньої Азії *(D. byblica, A. jassyensis).* А в Європі деякі з них *(D. byblica, A. georgii)* досягли її західних кордонів.

У літературі добре висвітлене питання про космополітні види, які мають здатність до партеногенетичного розмноження. Зайонц (Zajonc, 1965)

Буценко Л. В. Іванців В. В.

вказує, що партеногенетичне розмноження сприяє поширенню космополітних видів дощових черв'яків. Більшість космополітних видів широко розселились в межах Європи й Азії, на територіях, що піддавалися зледенінню. Сибірський вид *Eisenia nordenskioldi (Eien)* повсюдно зустрічається аж до узбережжя Північного Льодовитого океану. Вид розповсюджений в Азії, а також відомий у Східній Європі (Лівобережній Україні). Це вказує на те, що поділ перегринних видів на широкопоширені й малопоширені є невдалим (Перель, 1979). Правильніше виділяти групу космополітних видів, які легко розселяються людиною, і групу ендемічних видів, поширення яких обмежене певним районом. Можна припустити, що ареали їх виходять за межі територій, які не піддавалися зледенінню. Звичайно, такий поділ теж не зовсім неправильний, оскільки за межі материка вони поширилися завдяки людині. Вони відсутні в природних біотопах і трапляються спорадично недалеко від населених пунктів, переважно в ґрунтах сільськогосподарського користування (Светлов, 1936, 1946, Малевич, 1953, 1959). Завдяки здатності легко розселятися багато з них трапляється далеко за межами Голарктики, тобто за межами ареалу родини люмбрицидів. Представники родини дощовикових є звичайними в окультурених ґрунтах Нової Зеландії (Lee, 1959), Південної Африки (Lungstrom, 1972), Південної Америки (Cabalero, 1973). *Dendrodrilus rubidus f. tenuis і Eiseniella tetraedra tetraedra* виявлені на островах Антарктики (Lee, 1968). Малий відсоток ендеміків у фауні люмбрицидів на рівнинах значною мірою пояснюється інтенсивним сільськогосподарським освоєнням рівнинних просторів, що веде до витіснення аборигенових видів та заміни їх синантропними.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

Люмбрициди, які заселили території, звільнені від льодовиків, мають великі ареали й виділені Міхаельсеном у групу «перегринних» видів. Значно поширені такі перегринні види, як: *A. caliginosa, A. trapezoides, A. rosea, E. fetida* (Wilcke, 1955). До другої групи віднесено ті види, у яких ареали не виходять за межі Європи, Азії або Північної Америки.

Отже, ми провели біогеографічну розвідку антропогену Правобережної України, яка дала можливість описати географічне поширення тварин та їхніх угруповань, а також історію формування і структуру комплексів дощових черв'яків. Показано, як природний процес антропогенового періоду проходив у взаємодії з внутрішніми і зовнішніми силами Землі й проявлявся у постійній ритмічності, пульсації та направленості, що зумовило циклічне чергуванням льодовикових і міжльодовикових епох. Утворення й тривале перебування покривних льодовиків на материках призвело до глибоких змін планетарного балансу вологи, температури та клімату. Прилеглі до льодовиків території сформували перигляційні зони, у яких були рефугіуми зі своєю системою абіотичних (орографічні, кліматичні, едафічні) і біотичних (мікроорганізми, дощові черв'яки) чинників.

Рефугіуми гірських районів сприяли збереженню ендемічних і третинних люмбрицидів. Фауна дощових черв'яків представлена переважно гірськими видами, які не виходять на рівнини. Космополітні види, що мають здатність до партеногенетичного розмноження, розселились у межах Європи й Азії, на територіях, які піддавалися зледенінню. Незначна частка ендеміків у фауні люмбрицидів на рівнинах пояснюється сільськогосподарським освоєнням рівнинних просторів та витісненням аборигенних видів синантропними.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

РОЗДІЛ 3.

Методи збору, утримування і препарування дощових черв’яків

Дощових черв’яків можна віднести до малорухомих організмів, які проводять свою життєдіяльність в товщі ґрунту з нагромадженням органічних решток – підстилки, соломи, детриту, гною. Їхніми біотопами можуть бути предмети, які лежать на поверхні ґрунту – каміння, уламки дерев, кори. Інколи вони перебувають під будівельними матеріалами та будівельним сміттям.

За способом життя дощові черв’яки – нічні тварини. Деякі види в нічний час висовують більшу частину тіла з нірки, шукаючи мортмасу (мертву органічну речовину). Вони здійснюють біотичну деструкцію підстилки. Якщо виникає небезпека (вібрація ґрунту під час наближення машин, великих наземних тварин, яскраве освітлення поверхні ґрунту), дощові черв’яки швидко повертаються в нірки. По поверхні вони рухаються повільно, але в нірках швидко мігрують ґрунтовими горизонтами.

Саме це потрібно враховувати під час збору дощових черв’яків. У гірських умовах біотопами дощових черв’яків є лежаче на поверхні ґрунту каміння. На місці перекинутого каміння можна побачити систему горизонтальних і вертикальних ходів, у яких перебувають дощові черв’яки. А загалом біотопами цих тварин можуть бути будь-які предмети, які тривалий час лежать на поверхні ґрунту незалежно від біогеоценозу, як-от дернина на краю розорюваного поля, уламки гнилого дерева, старі дошки, будівельне сміття (пластмаса, скло, кераміка, руберойд, лінолеум, цегла, бетонні вироби та ін.).

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

Якісні (фауністичні) збори дощових черв'яків. Важливою умовою проведення якісних зборів є знаходження вологих біотопів, багатих органічною масою. Це може бути підстилка, компостні ями, компостні кагати, різні гниючі рослинні рештки (солома, сіно, листя польових культур), купини, повалені гниючі дерева, пеньки, береги струмків, річок, водосховищ. Шукати їх потрібно під камінням та на пасовищах під купами коров'ячих фекалій.

Якісні дослідження дощових черв'яків проводять найбільш універсальним, технічно простим методом пошарового виймання й розбирання проб ґрунту (Малевич, 1950; Гиляров, 1975). Його можна застосувати на ґрунтах з різним гранулометричним складом. Однак потрібно мати на увазі, що дощові черв'яки дуже чутливі до механічних коливань ґрунту. Значна частина їх під час перших механічних поштовхів ґрунту активно покидає зону тривоги по вертикальних і горизонтальних нірках. А тому при пошаровому вийманні ґрунту потрібно брати великі його шматки, щоб великі особини видів не встигали покинути місце розкопки. Розбираючи проби треба звернути значну увагу на малих за розмірами особин. Часто їх вважають за ювенільні особини дощових черв'яків ґрунтово-підстилкових або нірникових морфо-екологічних груп. Через те взяті проби в біогеоценозах можуть бути неповними, оскільки не було звернуто уваги на всі їхні розмірні групи. Як правило, відсутні представники підстилкової морфо-екологічної групи, розміри яких сягають 20–40 мм.

Завжди потрібно брати декілька проб (не менше ніж п'ять) біля парників, теплиць, на городах, на полях, у садах. Під час обстеження гниючих пеньків, стовбурів дерев, купи моху застосовують гострі ножі з метою їх фрагментації.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

Цікаві знахідки дощових черв'яків можна трапляються біля джерел, які обросли мохом. Часто на їхньому дні можна виявити декілька видів дощових черв'яків, які туди потрапляють під час змиву їх дощовим стоком. Важливо провести обстеження периферії боліт, де можна виявити комплекси дощових черв'яків, які заселяють ліси, поля і болота.

У дерновому покриві лук і пасовищ за достатньої вологості зосереджена велика кількість дощових черв'яків. Здебільшого вони містяться в товщі кореневої системи злакових рослин на глибині 5–10 см. Проте на глибині до 30 см можна виявити представників нірникової морфо-екологічної групи. Потрібно пам'ятати, що в засушливий період вони мігрують на глибину понад 50 см. Більшість видів тоді перебуває у стані діапаузи. Окремі з них утворюють діапаузні камери.

Отже, якісні проби проводяться з метою в найкоротший час зібрати всі види дощових черв'яків, які поширені в цьому регіоні, і так, щоб кожен вид був представлений достатньою кількістю особин. Такі збори потрібні для фауністичних і зоогеографічних досліджень.

Кількісні збори дощових черв'яків. Мета проведення кількісних зборів дощових черв'яків у біогеоценозах регіону – дослідження їхньої екології (структури, функції, консортивні зв'язки, генезис екологічних систем, синергетики і їхніх емерджентних властивостей) у біогеоценозах, отримати найбільш правильне й точне уявлення про розподіл дощових черв'яків у грунтових горизонтах і в межах досліджуваного регіону. Кількісні збори необхідно проводити в різні сезони вегетаційного періоду.

Перед проведенням кількісних зборів у біоценозі слід обстежити місцевість і вибрати типові ділянки для проведення розкопок. Для проведення кількісних зборів загальноприйнятим є розмір проби у 0,25 $см^2$

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

(50 × 50 см) (Малевич, 1950; Гиляров, 1975). Проводити кількісні збори з площі, меншої за 0,25 см^2, не раціонально, оскільки швидкість локомоції дощових черв'яків у нірках у кілька разів більша, ніж на поверхні ґрунту, а тому значна частина з них може покинути окреслену нами площу розкопок. Через те площу проби необхідно збільшувати до 0,5 м^2 (50 × 100 см). При малій зустрічальності дощових черв'яків у біотопах площу проби потрібно збільшити до 1,0 м^2 (100 × 100 см). Якщо зустрічальність дощових черв'яків у біотопах вища, площу проби зменшують.

В одному біотопі достатньо провести серію розкопок з 10–15 проб, кожна площею 0,25 м^2, або 10 проб – 0,5 м^2.

Методи збирання дощових черв'яків. Найбільш повний огляд методів збору дощовий черв'яків подано в роботі К. Е. Лі (Lee, 1985). О. В. Жуков, О. Є. Пахомов, О. М. Кунах (2007) поділяють їх на пасивні (ручне розбирання проб; просівання та промивання; флотація) і активні методи (хімічні репеленти, теплова й електромагнітна екстракція; механічна вібрація; метод пасток).

Найбільшу зустрічальність дощових черв'яків ми відзначили в біоценозах з відносною вологістю повітря ґрунту в 90 % і більше. Крім того, в біоценозах має бути високий вміст органічних решток на різних стадіях біологічної трансформації. На загальну чисельність дощових черв'яків у біоценозах має великий вплив гранулометричний склад ґрунтів. Ця чисельність найнижча в дерново-підзолистих, дерново-карбонатних, дерново-борових піщаних, супіщаних ґрунтах, які формують особливий водно-температурний режим. Оптимальні умови для поширення ґрунтових олігохет у західному регіоні України мають сірі й темно-сірі лісові легкі, середні й важкі суглинки.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

Ручне розбирання проб. Ми надавали перевагу ручному розбиранню проб. Також застосовували методи промивання й флотації проб. Недоліком їх є велика трудомісткість та порушення гранулометричного складу ґрунтового профілю. Проте є й переваги, зокрема можна з'ясувати знаходження дощових черв'яків у ґрунтових шарах та горизонтах.

Ручне розбирання проб проводять у польових та лабораторних умовах. Важливою умовою добування дощових черв'яків є розбирання проб на білому фоні при достатньому освітленні. Це дає можливість оцінити концентрацію одночасно активних особин та тих, що перебувають у стані діапаузи. При доброму освітленні можна виявляти відкладені яйцеві кокони.

Ми проводили виймання ґрунтових проб пошарово (1–10, 10–20, 20–30, 30–40, 40–50, 50–60, 60–100 см). Проведений пошаровий облік дощових черв'яків дає змогу скласти уявлення про вертикальний розподіл їх у ґрунтовому профілі.

Найчастіше проби ми брали на глибині до 40–60 см, але потрібно провадити розкопки на глибину, де вже не трапляються ґрунтові олігохети. Під час розкопок окреслювали площу складаною рамкою. Вона застосовується для обліку дощових черв'яків на поверхні ґрунту і під час ґрунтових розкопок.

При кількісних зборах необхідно вибирати з ґрунту всі розмірні групи дощових черв'яків. Потрапляння яйцевих коконів у ґрунті їх також необхідно брати з метою дослідження ембріонального і постембріонального росту і розвитку. Розкопки проводять на глибину до 60 см навіть у тому випадку, коли в ґрунті не виявлено дощових черв'яків. Негативні результати можуть мати вагоме значення у питанні вивчення біології і екології цих організмів.

Можна отримати достатньо інформативні результати з розподілу

Буденко Л. В. Іванців В. В.

дощових черв’яків розміщуючи площі кількісних проб по лінії відповідно до рельєфу місцевості у вигляді “розрізу”. Результати досліджень наносять на відповідний графік (профіль). Криві кількісного розподілу окремих видів по профілю розташовуються у вигляді послідовних “хвиль”, які змінюються від верхньої частини схилу до нижнього.

Методика ручного вибирання проб дає змогу оцінити кількість активних особин, які мають масу тіла менше ніж 0,2 г. Під час ретельного ручного вибирання можна виявити до 90 % наявних у пробах дощових черв’яків. Ця методика трудомістка. Середня тривалість вибирання дощових черв’яків з однієї проби сягає від однієї до п’яти годин і залежить від гранулометричного складу ґрунту, кореневої системи, вологості. За М. С. Гіляровим (1975) ручне вибирання проб у польових умовах дає найбільш об’єктивні дані про чисельність і зустрічальність окремих таксонів та екологічних груп. Власне отримані дані під час ручного розбирання проб найбільш придатні для зіставлення зональних і регіональних досліджень.

Збирання дощових черв’яків методом просіювання проб через набір ґрунтових сит має незначне застосування. Ряд чинників не дають змоги його широко застосовувати через значну варіацію гранулометричного складу ґрунту, в’язкість і липкість ґрунтових агрегатів, різну величину детриту, кореневої системи трав’янистих рослин тощо. Його можна застосовувати лише під час збирання ґрунтових олігохет, які заселяють піщані, рідше супіщані ґрунти. Істотними недоліками цього методу є значне травмування дощових черв’яків та низький відсоток облікованих тварин.

Метод промивання ґрунтових проб. Загалом, для цього сконструйовано багато приладів. Заслуговують на увагу прилади Морріса та Григор’єва. Принцип будови цього обладнання простий. Розміщені

Буценко Л. В. Іванців В. В.

горизонтально сита мають ширину вічка 3,5, 1,5 і 0,5 мм. Промивним струменем води частини ґрунту та різні включення (і тварини) розподіляються на ситах відповідно до їхніх розмірів, а дрібніші організми вимиваються. Методом промивання одержуємо дещо більше дощових черв'яків у порівнянні з методом просіювання проб. Цей метод має ряд недоліків. Обладнання можна використовувати лише в стаціонарних умовах або на обладнаних малотоннажних автомобілях. Технічні умови роботи приладу потребують великої кількості води. Повторне використання її можливе за умов седиментації дрібного пилу й піску та фільтрації. Метод промивання ґрунтових проб може використовуватися тільки близько джерела води. Крім того, ефективність цього методу низька під час промивання проб, узятих у лісі, де велика кількість рослинних решток. Вибирання дощових черв'яків, які прилипли до рослинних решток, трудомістке. На думку М. С. Гілярова (1941), А. Ф. Кіпенварліца (1950), промивання ґрунтових проб потребує великих затрат часу й використання його для обліку дощових черв'яків є недоцільним.

Метод флотації. Цей метод широко впроваджується в ґрунтовій зоології для збору мікро- і мезофауни. Його застосовування дозволяє збільшити продуктивність добування з проб ґрунтових олігохет. Цим методом ми провели збори дрібних дощових черв'яків (підстилкових, ювенільних і субадульних особин інших морфо-екологічних груп) та яйцевих коконів. Метод застосовували в польових і лабораторних умовах.

Важливою умовою флотації є приготування розчину з густиною 1,2 г/см^3. Для цього використовують 12 % розчин сульфату магнію, хлориду кальцію, броміду калію та ін. Перед флотацією пробу потрібно відділити підстилку й коріння рослин від мінеральної частини ґрунту. Для

Буєнко Л. В. Іванців В. В.

відокремлення дощових черв'яків, які прилипли до коріння, їх потрібно сполоскати у воді. До води можна додати декілька краплин формаліну.

Мінеральну частину проби потрібно помістити у відро ви іншу посудину з флотаційним розчином. По 5-20 хвилинах ґрунтові агрегати руйнуються, і можна почати флотацію, використовуючи механічну або електромеханічну мішалку. Утворюється піна і на поверхню розчину спливають дощові черв'яки, їхні яйцеві кокони, безхребетні тварини та різні органічні рештки. Все це збирають у невеликі посудини (емальовані ванночки, кристалізатори, чашки Коха тощо). Пізніше настає дефлокуляція піни, після чого можна вибирати дощових черв'яків. Згодом за допомогою оптичних приладів відшукують яйцеві кокони, ембріони та ювенільних особин і виймають їх піпеткою з поверхні флотаційної рідини. Ефективність вибирання з проб організмів методом флотації найвища. Застосування цього методу дає змогу добути з ґрунтової проби найдрібніших тварин, які у разі ручного розбирання проби, зазвичай залишаються непоміченими.

Теплова екстракція. О. В**.** Жуков, О. Є. Пахомов, О. М. Кунах (2007) пропонують теплову екстракцію. Вони вказують: якщо поливати теплою водою поверхню ґрунтової проби, це викличе активний вихід черв'яків. Теплова екстракція є простим методом збирання дощових черв'яків. Проте автори не вказують, на яких ґрунтах доцільно застосовувати цей метод. Варто було б вказати температуру води та в які терміни вегетативного періоду можна провадити теплову екстракцію. Не вказано, як реагують на тепловий чинник різні морфо-екологічні групи дощових черв'яків.

Еклекторний метод – один із найпоширеніших методів вивчення чисельності ґрунтових безхребетних тварин. Він придатний для добування ґрунтових олігохет, у тому числі й дрібних дощових черв'яків.

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

Вони ґрунтуються на загальній, властивій тільки ґрунтовим організмам особливості – мігрувати вглиб при підсиханні верхніх шарів ґрунту. На цей час розроблено багато методик для добування ґрунтових олігохет із ґрунтових проб. Найбільш поширеним визнано метод О'Коннора. Він ґрунтується на примусовому переміщенні ґрунтових олігохет у ґрунті під дією температурного перепаду та вологості ґрунту. Його можна вважати модифікацією еклектора Тульгрена. Тривалість процесу вигнання дощових черв'яків триває три-вісім годин.

Електричний метод. Електричний метод був уведений у США (Thieleman, 1986) задля уникнення трудомісткої роботи з ручного розбирання проб. Для цього використовують невеликий портативний індуктор, з'єднаний з двома електродами. Для виганяння на поверхню дощових черв'яків необхідно встромити у ґрунтовий горизонт електроди. Коли електричний струм подають на електроди, дощові черв'яки виповзають на поверхню ґрунту. Згодом цей метод, що його удосконалив Б. Л. Шмідт (B. L. Schmidt, 2001), отримав назву октетний. Вісім електродів з нержавіючої сталі встромляють на всю висоту ґрунтового профілю по колу діаметром 40 см. З допомогою портативного індуктора проводять регулювання напруги на протилежних електродах. Умикають протилежні пари електродів почергово, по колу. На кожну пару електродів подають напругу. Її плавно збільшують з 200/250 v до 500/600 v (Жуков, Пахомов, Кунах, 2007). Тривалість вигонки сягає 30 хвилин. Електричний метод може застосовуватися лише в окремі вегетативні періоди.

Хімічні репеленти. Для активного виходу дощових черв'яків із ґрунтового профілю застосовують розчини різних хімічних сполук. Методи основані на подразненні покривів дощових черв'яків рідинами, які

Буценко Л. В. Іванців В. В.

спонукають їх вихід на поверхню ґрунту. А. С. Еванс і В. Й. Гілд (A. C. Evans, W. J. Guild, 1947) вперше застосували розчин марганцевокислого калію. Вважається, що концентрація розчину 0,15 % спричиняє активний вихід дощових черв'яків на поверхню ґрунту. При поливанні поверхні ґрунту 0,15 % розчином марганцевокислого калію дощові черв'яки виповзають на поверхню ґрунту. Потрібно зауважити, що ті організми, які вийшли на поверхню, необхідно швидко зібрати пінцетом, помістити їх у воду і сполоскати, щоб припинити буріння шкірно-м'язового мішка, яке зумовлене марганцевокислим калієм.

Зазначимо, що цей метод можна впроваджувати на вологих ґрунтах. У випадку, коли верхні горизонти ґрунту сухі, розчин слабо проникає в ґрунтові горизонти. Тим більше, що за таких умов ґрунтові олігохети мігрують у нижні горизонти, а частина з них міститься в діапаузних камерах. Недоліком цього методу є те, що на поверхню ґрунту виходять здебільшого дощові черв'яки, які здійснюють локомоцію по нірках великого діаметра. Більшість дрібних нірникових дощових черв'яків при дії на них марганцевокислого калію на поверхню ґрунту не виходять. М. С. Гіляров (1975) вважає цей метод малоефективним, тож зоологи його практично не застосовують.

Більш прогресивний метод запропонував Рейв (Rav, 1959). Для виходу дощових черв'яків на поверхню ґрунту він застосував розчин формаліну. Цей метод ефективніший у порівнянні з попереднім, тому що більший відсоток особин дощових черв'яків (нірникової і ґрунтово-підстилкової морфо-екологічних груп) виходить на поверхню ґрунту.

Проведення в лісових біогеоценозах екстракції ґрунтових олігохет формаліном потребує шестикратного поливання поверхні проби (0,5 м^2). За

Буценко Л. В. Іванців В. В.

даними К. Каспчака (1986) для цього необхідно витратити дев'ять літрів 0,275 % розчину формаліну. Поливати поверхню проби потрібно з інтервалом у 10 хв.

Залежно від виду ґрунту, вологості, водопроникності, рослинного покриву вже після третього поливання проби формаліном на поверхню ґрунту виходять до 95 % дощових черв'яків.

Найбільш ефективна дія розчину формаліну для екстракції дощових черв'яків при температурі ґрунту 10,6° С і вологості 38–44 % (Каспчак, 1986). Для екстракції дощових черв'яків можна використовувати різні концентрації (0,165 %, 0,275 %, 0,55 %).

Недоцільно використовувати формаліновий метод на ґрунтах з малою водопроникністю (меліоровані болота, луки, агроценози). Кількість екстрагованих дощових черв'яків є малою.

Метод пасток. Масовий відлов дощових черв'яків проводять за допомогою приманок. Як приманку використовують гній, гнойові компости, підстилку, картопляне пюре та інші органічні решки. Для пасток використовують скляні банки ємністю 0,7–1,0 л. Їх закопують у ґрунт так, щоб їхній верхній край був на рівні підстилки, а навколо неї розкладають приманку. Скляні банки повинні бути заповнені на 8–10 см 2–4 % розчином формаліну, пікринової кислоти (Bouche, 1972). Такі пастки використовують для вивчення міграції підстилкових, ґрунтово-підстилкових та нірникових дощових черв'яків.

Методи фіксації, збереження та препарування. Добре фіксований і належно збережений матеріал завжди дасть можливість провести правильне їх визначення. Дощові черв'яки можуть бути ідентифіковані лише після їхнього фіксування. А тому спосіб фіксування має велике значення для

Буценко Л. В. Іванців В. В.

збереження й ідентифікації матеріалу.

Для фіксації дощових черв'яків найчастіше застосовують 70–80 % етанол, 4 % формалін. Тривале збереження в етанолі тварин спричиняє втрату пружності покривів, розм'якшення або, навпаки, у формаліні тварини стають ламкими. В таких випадках дощові черв'яки для ідентифікації або для морфологічних досліджень стають непридатні.

На сьогодні розроблені специфічні методи фіксації з урахуванням особливостей покривів і структури дощових черв'яків і запропоновані різні фіксувальні розчини та суміші. Компонентами їх є формалін, етанол, оцтова, пікринова кислоти, хлороформ, гліцерин.

Загалом у педозоології поширена методика фіксації дощових черв'яків за І. І. Малевичем (1950). Матеріал фіксують слабим розчином формаліну. Дощові черв'яки спочатку дуже активно рухаються, звиваються, а опісля гинуть у скрученому стані. Після того, як вони перестають рухатись, їх потрібно вийняти, розправити на фільтрувальному папері і ватою витерти слиз. Упродовж 5–10 хвилин вони підсихають. Розправлені олігохети поміщають у хімічні пробірки й заливають їх 4 % розчином формаліну. В цій фіксувальній рідині вони можуть тривалий час зберігати форму тіла й використовуватись для морфологічних досліджень (Малевич, 1950).

Ми вважаємо, що до процесу фіксування потрібно підходити диференційовано, залежно від поставленої мети дослідження. Нашою метою було вивчення фауністичного складу дощових черв'яків і особливості тканин шкірно-м'язового мішка. Гістологічні дослідження дають можливість вивчити еволюцію тканин, їхній розвиток в організмі, будову та функції.

Процес фіксації люмбрицидів здійснювали поетапно із застосуванням наркотичних засобів. Для цього слугували 1–3 % хлоралгідрат, 5–10 %

Буценко Л. В. Іванців В. В.

магній хлорид, 10 % розчин етилового спирту.

Перед тим, як приступити до заморювання і фіксації дощових черв'яків, їх треба очистити від ґрунту й слизу. Потрібне кількаразове ополіскування їх у чистій воді. А пізніше треба залишити черв'яків у чистій воді ще на 15 хвилин. Під час знаходження люмбрицидів у слабких розчинах наркотичних сполук відбувається сповільнення їхніх рухів та незначне виділення полісахаридів, мукополісахаридів і білкового секрету епітеліального шару шкірно-м'язового мішка, внутрішньої целомічної рідини. Згодом, коли тварини перебувають у розслабленому стані, ми за допомогою препарувальних голок звільняємо їх поверхню тіла від плівки, випростовуємо їх і кладемо на фарфорову вставку ексикатора. Через 10–15 хвилин тканини дощових черв'яків затвердіють (Іванців, 2001). Вони готові для завершального етапу фіксування дощових черв'яків сумішшю етанол-формаліну. Суміш широко використовується для фіксації тотальних об'єктів та тканин безхребетних і хребетних тварин.

Виготовлення: до 100 $см^3$ 70 % етилового спирту доливають 2–3 $см^3$ 40 % формаліну і добре збовтують. Тривалість фіксації сягає 12–24 годин, а потім об'єкт переносять у 70 % етанол, де й зберігають. Застосовують суміші й з іншим співвідношенням етанолу і формаліну (наприклад, 47:3) Тривалість фіксації – одна – дві доби, а тримати дощових черв'яків у суміші можна протягом необмеженого часу. Розчин етилового спирту – формаліну має переваги, оскільки тканини помірно тверднуть і не піддаються мацерації.

Розчин спирт–формаліну фіксує значно краще, ніж кожна взята окремо речовина (Іванців, 2001).

К. Каспчак (1986) пропонує підготовлених дощових черв'яків заморити, зануривши їх на 3–8 хв у 30 % етиловий спирт (малі особини – 3–4

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

хв, великі – 5–8 хв). Далі їх переносять до сухої препарувальної ванночки, укладаючи випростані особини бік у бік, і залишають там на 5 хв. Потім їх поміщають у 4 % розчин формаліну, де тримають до 15 хв. Після фіксування їх формаліном переносять на 24 % етиловий спирт або 4 % формалін. Автор вважає що краще зберігати фіксований матеріал у суміші етилового спирту + формаліну + гліцерину (75 % етилового спирту – 750 мл + 4 % формаліну – 200 мл + 50 мл гліцерину). Гліцерин у суміші сприяє збереженню еластичності, сповільнює випаровування розчинника, етилового спирту та формаліну.

Проте задля кращого вивчення морфології дощових черв'яків фіксують і зберігають в азотній кислоті. Підготовлених до фіксування дощових черв'яків занурюють на 30–60 хв у 3 % розчин азотної кислоти. Після переносять їх у 70–80 % етиловий спирт. Через декілька днів замінюють його на свіжий 70–80 % етиловий спирт.

Фіксування для гістологічних досліджень. Фіксування й зберігання дощових черв'яків має свої особливості. Добутих у процесі проведених розкопок дощових черв'яків потрібно перенести в скляні банки, дно яких встелене липовою тирсою, м'ятою вареною картоплею. По 3–5 днях потрібно поверхню дощових черв'яків звільнити від копролітів, ґрунту, тирси, картопл. Потім їх ополіскують у воді і залишають у водяній ванні на 2–4 години. Згодом додають по краплинах 75 % етиловий спирт і протягом 10–15 хв його концентрація у водяній ванній сягає 30 %. При такій концентрації (30 %) їх утримують до 15 хвилин. Опісля їх виймають, випростують і перекладають на фільтрувальний папір сухої ванночки. Протягом 5–10 хв дощових черв'яків підсушують, потім переносять у 75 % етиловий спирт, а через 10 годин у пробірки з 80 % етиловим спиртом, у якому можна зберігати

Буценко Л. В. Іванців В. В.

тривалий час. Цей матеріал придатний для проведення гістологічних робіт, а саме для з'ясування окремих таксономічних ознак. Наприклад, можна готувати матеріал для дослідження і цілого організму, і його частини.

Для проведення гістологічних і гістохімічних досліджень органів та систем дощових черв'яків найкращими фіксаторами є рідини – Ценкера та Буена (Іванців, 2001).

Рідина Ценкера вважається однією з найкращих гістологічних фіксаторів і сприяє доброму забарвленню гістологічних зрізів та тотальних об'єктів. Тривалість фіксації дощових черв'яків може коливатись від 1 до 24 годин і залежить від розмірів об'єкта. Її провадять у темному місці. Фіксовані об'єкти потребують цілодобового промивання для виведення з тканин сулеми і двохромовокислого калію. Для промивання об'єкт уміщують в тубус, накритий марлею, який вставляють під водопровідний кран зі слабким струменем води. Процес можна вважати завершеним, коли зникає забарвлення. Фіксованих дощових черв'яків зберігають у 70 % етиловому спирті (Іванців, 2001).

Рідина Буена належить до рідин, які мають здатність фіксувати різноманітні тканини. До її складу входить пікринова кислота формальдегід, льодяна оцтова кислота. Тривалість фіксування становить 2–3 годин, після чого дощових черв'яків промивають у 70 % етиловому спирті, який замінюють 2–4 рази.

Методика утримування люмбрицидів у лабораторно-польових умовах. Для спостережень за життєдіяльністю ґрунтових олігохет їх утримували в мікрокосмах. Під час закладання оліготераріумів і мікрокосмів намагалися моделювати такі умови, які б відповідали умовам життя ґрунтових олігохет конкретних морфо-екологічних груп. Для підстилкових

Буценко Л. В. Іванців В. В.

видів моделювали підстилку з трьома шарами (Іванців, 2001). Дно оліготераріуму покривали мінеральним гумусовим шаром ґрунту завтовшки 4–5 см. На його поверхні в порядку стратифікації (H, F, L) розміщували підстилку. Поверхню мінерального ґрунту встелювали гумусовим шаром підстилки (H) завтовшки 4–7 см, представленої однорідною органічною масою з окремими гілками та шматками кори. Її складові елементи тісно зв'язані з мінеральною частиною ґрунту. Ферментаційний шар (F) розміщували на гумусовому. Він однорідний, з напіврозкладеним темно-бурим листям, хвоєю, зі значно вираженою анатомічною будовою. На поверхні модельованих ґрунтових горизонтів уміщували шар L (свіжі опади хвої, листя, дрібних пагонів, плодів).

Ґрунтово-підстилкових дощових черв'яків утримували в мікрокосмах й оліготераріумах з такою стратифікацією ґрунтів, як у підстилкових видів, але з потужнішим шаром мінеральної частини (10–15 см).

Для нірникової морфо-екологічної групи ґрунтовий профіль створювали з підстилкою, гумусовим і елювіальним горизонтами.

Вивчаючи життєві цикли люмбрицидів, а саме – продукування яйцевих коконів, ембріональний і постембріональний розвиток, використовували мікрокосми. Ємностями для них слугували одно-дволітрові циліндричні пластикові пляшки зі зрізаною верхівкою.

Враховуючи те, що підстилкові черви здійснюють переважно горизонтальну локомоцію, зрізали 1/3 циліндричної частини поверхні пластикової пляшки. Зважаючи на те, що нірники здійснюють здебільшого вертикальну локомоцію, зрізали верхню конусову частину і тим самим моделювали ґрунтовий профіль. Заповнення мікрокосмів ґрунтом відповідало ґрунтовим шарам горизонтів. Ґрунт просіювали через ґрунтові

Буденко Л. В. Іванців В. В.

сита і звільняли його від хижих безхребетних. У лабораторних умовах мікрокосми розміщували в 100-літрових тераріумах, поряд з ними розміщували ємності з водою для підтримання вологості повітря. Тераріуми нещільно вкривали віконним склом і подавали повітря акваріумним компресором. Час від часу вологість повітря тераріуму контролювали психрометром Ассмана, а вологість ґрунту – приладом МГ–44.

Через п’ять–сім днів починали виконання поставлених завдань. Отвори мікрокосмів затягували млиновим газом № 38–49. Мікрокосми для підстилкових дощових черв’яків розміщували в горизонтальному положенні.

Мікрокосми для нірників заповнювали на 17–18 см заввишки підготовленим дерново-підзолистим або сірим лісовим ґрунтом, який зволожували пульверизатором. Потім у них вміщували нірникових люмбрицидів. Поверхню мікрокосмів закривали млиновим газом і розміщували у вертикальному положенні.

Ідентифікація люмбрицидів. Ідентифікацію дощових черв’яків можна проводити, лише оцінивши найважливіші зовнішні й внутрішні ознаки. Важливо для цього використовувати стереоскопічний мікроскоп і розглядати морфо-анатомічну будову при різних збільшеннях (4–84 рази). Перед тим як проводити ідентифікацію особин, потрібно ретельно встановити характерні ознаки. Серед них потрібно відзначити:

- довжину і ширину тіла;
- кількість сегментів;
- забарвлення тіла, ступінь пігментації епітеліального шару шкірно-м’язового мішка;
- морфологію простоміума (передротової лопаті);

Буценко Л. В. Іванців В. В.

- розташування в міжсегментній борозні першої спинної пори;
- форму тіла;
- встановлення формули щетинного апарату в передпоясковому та позапоясковому сегментах;
- розташування на сегментах пояска (клітеліума), пубертатних валиків і розвиток залозистих клітин;
- встановлення на сегментах зовнішніх отворів сім'яприймачів (сперматек);
- кількість сім'яприймачів і їхнє розташування щодо щетинок;
- кількість і розташування сім'яних мішків;
- розташування вапнякових залоз і їхня морфологія;
- розташування м'язового шлунка;
- будова чоловічих гонад.

Описуючи особин виду, необхідно дотримуватися таких норм:

– порядковий номер сегмента записують римськими цифрами (I, IV, VII, IX, XXI);

– міжсегментні борозни також позначають римськими цифрами, вказуючи номер переднього і наступного сегментів – V/VI, X/XI, XXII/XXIII;

– формулу щетинкового апарату подають так: – aa : ab : bc : cd : dd = 5 : 1,5 : 3 : 1,5 : 9,5;

– розташування клітеліума дощових черв'яків також записують римськими цифрами, але тут є особливість: записують порядковий номер сегмента, з якого починається поясок і на якому закінчується – XXI, XXII, XXIII – XXVIII, XXIX, XXX. Це означає, що поясок

Бусленко Л. В. Іващів В. В.

починаються з XXI, XXII, XXIII сегментів, а закінчується на XXVIII, XXIX, XXX.

Визначення люмбрицидів проводили за комплексом ознак, що їх запропонували І. І. Малевич (1950) та Т. С. Перель (1979). Широко використовували як систематичну ознаку щетинковий апарат. Її можна вважати однією з важливих ознак (Іванців, 1989). Аналізу піддавали форму головної лопаті, морфологію шкірно-м'язового мішка, розташування міжсегментних спинних пор, розміщення чоловічого і жіночого статевих отворів, ступінь розвитку залозистого поля навколо чоловічого статевого отвору, розвиток і кількість отворів сім'яприймачів (сперматек), відсутність чи наявність сім'яних борозен, розміщення та розвиток клітеліуму (пояска), пубертатних валиків, розміщення статевих щетинок і ступінь розвитку навколо них залозистих полів. В окремих випадках ми робили поздовжній розріз тіла. Це давало змогу уточнити морфологію й анатомію органів, зокрема встановити ступінь розвитку травної системи (глотки, моренових залоз, стравоходу, шлунка, середньої і задньої частин кишечника), видільної системи (форму, розвиток сечових міхурів), статевої системи (сім'яних міхурів, яєчників).

Для систематичного уточнення визначали розміщення щетинок на сегментах, розвиток моренових залоз у 10–14 сегментах та стравоходу – в 15–16 сегментах, будову інтерстеціального м'язового шлунка (у 17–19 сегментах), розміщення, морфологію і розвиток сім'яних міхурів.

Визначення люмбрицидів проводили за Е. Крістіаном, А. Зічі (Christian, Zicsi, 1999). У системі Т. С. Всеволодової-Перель, опублікованій в 1997 р., наявні відомості про поширення видів п'яти родин, що належать до Megadrili. Бралися до уваги лише окремі її сторони. О. М. Піндрус, П. П.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

Яворівський, О. В. Лукаш (2004) вважають номенклатуру Т. С. Всеволодової-Перель малопоширеною і навіть недостатньо відомою. Зазначимо, що в цьому визначнику охоплені не всі види регіону.

Методи педоекологічних досліджень люмбрицидів. Вивчення закономірностей температурного режиму ґрунту має важливе значення для біології ґрунтових олігохет як сапрофагів. Для цього застосовували різні методи. Впродовж вегетаційного періоду проводили спостереження за температурою ґрунту. Для вимірювання температури поверхні ґрунту використовували ртутний термометр ТМ–3. Щоб з'ясувати причини вертикальної міграції ґрунтових олігохет, вимірювання температури ґрунту проводили залежно від будови ґрунтового профілю: в гумусному або гумусо-елювіальному горизонтах пошарово – 5, 10, 20, 30, 40, 50 см. Для цього використовували колінчастий термометр Савінова (ТМ–5). Його застосовували лише у вегетативний період для вимірювання температури верхніх горизонтів ґрунту. Під час експедиційних виїздів для виміру в ґрунтах агроценозів до глибини 27–30 см застосовували термометр-щуп АМ–6, термометр цифровий із щупом (модель № 30.1018). На глибинах понад 50 см застосовували витяжний термометр ТПВ–50.

Відносну вологість ґрунтового повітря визначали за методикою К. Мелленбі (Mellanby, 1936). Для цього використовували ексикатор ємністю 1500 $см^3$ та вмонтований у покришку апарат Ассмана. Витік ґрунтового повітря з ексикатора перекривали двома клапанами. Після того, як поклали ґрунтовий моноліт об'ємом 300 $см^3$ в ексикатор, вимірювали температуру й накривали його покришкою з апаратом Ассмана. Через 30 хвилин відкривали крани й запускали механізм примусового обдування сухого та вологого термометрів апарату Ассмана. Через 3–5 хвилин визначали температуру

Буценко Л. В. Іванців В. В.

термометрів. У польових умовах користувалися конденсаційним гігрометром. За допомогою голки-бура брали пробу ґрунтового повітря і тут же заповнювали ним скляний ковпак. У нікелевий стаканчик вмонтували термометр і два патрубки. В один з них вводили шприцом 0,5 мл етилового ефіру. Швидке охолодження нікелевого стаканчика ефіром передається на скляний ковпак. Зниження температури зумовлює точку роси. За температурою точки роси по таблицях визначали відносну й абсолютну вологість.

Вологість ґрунту характеризується кількістю води, яка міститься там на певний момент. Її визначали ваговим методом (Вадюнина, Корчагина, 1986) і виражали у відсотках до маси абсолютно сухого ґрунту. В польових умовах використовували вологомір ґрунту МГ–44.

Питому та об'ємну вагу вологого ґрунту визначали за методом ріжучих кілець (Чаповский, 1958).

Індексацію і визначення окремих генетичних горизонтів проводили за Н. О. Бєловою, А. П. Травлєєвим (1999).

Гранулометричний і мікроагрегатний аналіз ґрунтів визначали за методиками Качинського (Лыков, Туликов, 1985).

Дослідження карбон діоксиду і кисню проводили за методикою Б. Н. Макарова (1959, 1977). Проби ґрунтового повітря брали голкою-буром П. В. Вершиніна, Н. П. Поясова (1952).

Концентрацію карбон діоксиду в ґрунтовому повітрі визначали за методом колб Б. Н. Макарова (1977). Методику розрахунків карбон діоксиду проводили за Б. Н. Макаровим. Крім того, використовували волюмометричний метод із застосуванням газоаналізатора Гальдана (Макаров, 1977) для з'ясування взаємної залежності CO_2 і O_2 в ґрунтових

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

горизонтах.

Актуальна кислотність ґрунтових розчинів зумовлена наявністю вільних іонів у формі H^+ і OH^-. Вона визначає реакцію ґрунтового розчину й характеризується величиною pH. Визначення актуальної кислотності зумовлює умови життя організмів. Вимірювання актуальної кислотності ґрунтового розчину проводили приладами pH–410, pH–150 М. Витяжки і суспензії ґрунтів готували відповідно до вироблених на Другому міжнародному конгресі ґрунтознавців правил і норм. За рекомендацією учасників конгресу для приготування ґрунтового розчину необхідно брати співвідношення ґрунту до води, рівне 1:2,5, для торфових ґрунтів і торфів – 1:25 (Орлов, 1985).

Величину *Eh* визначали вимірюванням електрорушійної сили за допомогою електрода з індиферентного металу (платини).

З існуючих методичних підходів до визначення *Eh* ми використали два:

а) визначення *Eh* в польових умовах. Для цього викопували траншею завглибшки до 80 см, спрямовану із заходу на схід. Північна стінка траншеї слугувала полігоном вимірювання *Eh* з допомогою переносних електродів;

б) взяті монолітні блоки ґрунту 100×100×100 мм з непорушеною структурою парафінували при температурі 60° С. Особливу увагу звертали на збереження природної структури моноліту. Визначення *Eh* проводили в лабораторних умовах.

Величини *Eh* різних горизонтів ґрунтового профілю вимірювали приладами pH–410, pH–150M (Скрынникова, 1977). Вимірюючи величини окисно-відновного потенціалу ґрунту, водночас визначали його температуру.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

РОЗДІЛ 4.

Дощові черв’яки: морфо-анатомічний нарис

Дощові черв’яки належать до типу кільчастих черв’яків підтипу пояскових тварин. У них відсутні параподії, а також головні й пігідіальні придатки. Всі вони мають поясок, який розміщується в передній частині тіла. Він представлений групою сегментів, укритих товстим шаром залозистого епітелію, який виділяє для копуляції слизисті сполуки, енергетичний альбумін для яєць та коконів. Пояскові олігохети – це копулюючі гермафродити. Їх гонади розташовані в декількох сегментах. Зазначимо, що сім’яники розташовуються завжди перед яєчниками. Для цих тварин характерний прямий розвиток. Ще однією особливістю цієї групи є те, що церебральний ганглій зміщений до задньої частини тіла – з простоміума в перший сегмент тулубової частини.

4.1. Зовнішня морфологія

4.1.1. Розміри і форма тіла

До класу малощетинкових черв’яків (*Oligochaeta*) відносять ґрунтові, прісноводні й морські організми. Серед усіх олігохет найбільшими видами є дощові черв’яки. Тіло у них видовжене, циліндричне або овальне. Проте за пояском у більшості видів воно овальне, рідше циліндричне, а в *Eiseniella tetraedra* (Sav.), *Eisenia balatonica* (Pop) – чотиригранне, у *Dendrobaena octaedra* (Sav.) – восьмигранне. Задній кінець тіла звужується до анального отвору і в перерізі стає овальним, круглим чи чотиригранним. Циліндричне тіло *Aporrectodea jassyensis* у задній частині має вигляд обрубаного кінця. У

Буценко Л. В. Іванців В. В.

видів *Allolobophora leoni* Mich., *Octodrilus complanatum* (Dugesi) тіло за пояском злегка сплющене, а в *Octodrilus transpadanum* сплющений лише задній кінець. Найбільший ступінь сплющення заднього кінця тіла в *Lumbricus terrestris, L. polyphemus* (Fitzinger), *Fitzingeria platyura platyura, F. platyura f. montana.*

Тіло в люмбрицидів має добре виражену гомономну сегментацію. В окремих видів сегменти передньої частини тіла мають виражену псевдосегментацію (*Aporrectodea caliginosa* (Sav.), *Allolobophora carpathica* Cogn., *L. rubellus* Hoffm.). У межах сегмента може бути одна, дві, три і навіть чотири псевдосегментні борозени залежно від виду. За глибиною вони поступаються міжсегментним борознам.

Довжина тіла і кількість сегментів у дощових черв'яків є величиною змінною, яка залежить від належності до морфо-екологічної групи. Довжина тіла у представників родини дощовикових варіює від 14 до 450 мм. Серед дощових черв'яків регіону дослідження максимальні розміри мають: *Lumbricus polyphemus* (Fitz.) (до 450 мм), *L. terrestris* L. (до 300 мм), *Aporrectodea caliginosa caliginosa* (до 250 мм), *Octodrilus complanatum* (Dugès) (до 220 мм). Мінімальні розміри у статево зрілих особин ми відзначили в *Dendrodrilus rubidus tenuis* (Eis.) – 14 мм, *Dendrobaena octaedra* (Sav.) – 16 мм, *Aporrectodea rosea* (Sav.) – 30 мм, *L. castaneus* (Sav.) – 24 мм. Значне варіювання розмірів тіла властиве представникам родини дощовикових. Найбільшу варіацію розмірів тіла ми спостерігали в *Aporrectodea caliginosa caliginosa* – 28–250 мм, *Octolasion lacteum* – 24–212 мм. Ці види відносимо до середньоярусних і верхньоярусних морфо-екологічних груп відповідно. Найменша варіація розмірів тіла в *Octodrilus transpadanum* (80–205 мм), *O. complanatus* (80–220 мм), *Fitzingeria platyura montana* (105–250 мм), які

Буценко Л. В. Іванців В. В.

належать до нижньоярусної морфо-екологічної групи, або нірників. Проміжні величини варіювання розмірів тіла ми відзначили у ґрунтово-підстилкової морфо-екологічної групи.

Кількість сегментів не є пропорційною до довжини тіла. Найменшу кількість сегментів ми спостерігали у представників роду *Dendrodrilus*: *D. subrubicunda* – 46–125, *D. rubidus rubidus* – 48–107, *D. rubidus tenuis* – 44–123, а також у *Dendrobaena octaedra* – 43–106, а найбільшу в *Octodrilus complanatum* – 152–251. У представників родини *Lumbricidae* трапляння особин, у яких кількість сегментів може сягати 450, а іноді до 600.

4.1.2. Забарвлення шкірно-м'язового мішка

Забарвлення тіла в *Lumbricidae* зумовлене пігментацією шкірно-м'язового мішка, кровоносними судинами, хлорагогенними клітинами та целомічною рідиною. Вважається, що ця ознака стала в межах популяції. Нерідко в дощових черв'яків одного виду виражені різні забарвлення тіла. А. А. Соколов (1956), Т. С. Перель (1966, 1967, 1979) вказували на прояви екологічної барви в *Eisenia nordenskioldi* (Eisen.), *Dendrobaena schmidti* Mich. Т. С. Перель зазначає, що «наиболее хорошо явление цветового диморфизма, коррелирующего с экологическими различиями, изучено у *Allolobophora chlorotica* (Sav.)». З. І. Сатчел і М. В. Буше (Z. E. Satchel (1967), M. B. Bouchè (1972)) вказували на те, що зелене забарвлення є ознакою рецесивною і спадково закріпленою. В сухих ґрунтах поширені популяції, у яких не було виявлено зеленої пігментації. Вважається, що відсутність забарвлення в *A. chlorotica* – ознака домінантна. Забарвлені особини виду вологолюбиві. Тут мабуть, потрібно розглядати їх як дві екологічні раси. Вони займають дві різні екологічні ніші. Пігментована раса поширена в підстилці й лише

Буценко Л. В. Іванців В. В.

частково у верхньому шарі ґрунту. М. В. Буше (1972) зазначає, що пігментована раса, поширена у верхньому шарі ґрунту, живиться диспергованими рослинними ьа тваринними рештками.

Дощові черв'яки мають різноманітне забарвлення тіла. Інколи воно відсутнє. В. Поп (V. Pop, 1941) вказує, що пурпурова пігментація може бути замаскована присутністю меланіну і тоді забарвлення стає темним. Поширені види, у яких покриви пурпурові (*Dendrodrilus rubidus subrubicundus, Octodrilus lissaense, O. transpadanum, Lumbricus terrestris, L. rubellus, L.baicalensis, L. castaneus*) або бурі (*Fitzingeria platyura montana*).

Підстилкові та ґрунтово-підстилкові дощові черв'яки мають добре виражене забарвлення тіла. Найбільш поширені пурпурове, коричнево-червоне, червоно-фіолетове та темно-червоне забарвлення. Тіло тварин має однакову насиченість барви по всьому тілі. За даними Ю. Б. Бизової (Byzova, 1974) у крові люмбріцидів високий вміст гемоглобіну. Це пристосування сприяє організмам населяти перезволожені та погано аеровані ґрунти.

Дощові черв'яки, які належать до власне ґрунтового морфо-екологічного типу, мають різний ступінь забарвлення. Воно по-різному проявляється в морфо-екологічних групах – верхньоярусних, середньоярусних і нижньоярусних (нірників). У верхньоярусних і середньоярусних забарвлення інтенсивне лише в передпоясковій частині, у запоясковій частині забарвлення слабке або відсутнє. У частини нижньоярусних дощовиків забарвлення відсутнє. Проте в *Allolobophora carparhica* воно коричневе, *Fitzingeria platyura montana* – буре, *Lumbricus terrestris, L. polyphemus* – темно-червоне з фіолетовим відтінком. Інколи через покриви тіла може просвічуватися целомічна рідина ясножовтого забарвлення, яка в темряві має здатність світитись.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

4.1.3. Головна лопать

Тіло дощових черв'яків поділяють на три відділи: головний, тулубовий і заднього сегмента (пігідіума). Головний відділ представлений одним сегментом, на якому розташовуються передротова лопать і перистоміум. Він не несе щетинок. Передротова лопать у дощових черв'яків має різний ступінь розвитку. Я. Д. Пліско (Plisco, 1973) вказує на наявність у представників родини дощовикових восьми типів передротових лопатей: зиголобічний, пролобічний, проепілобічний, проепілобічний відкритий, епілобічний відкритий, епілобічний закритий, танілобічний, пролобічно-танілобічний. Залежно від способу її з'єднання з першим сегментом «перистоміумом» вирізняють чотири основних типи передротових лопатей:

1) зиголобічний тип – у місці з'єднання передротової лопаті з перистоміумом відсутня міжсегментна борозна;

2) пролобічний тип – передротова лопать відділена від перистоміума добре вираженою міжсегментною борозною;

3) епілобічний тип – передротова лопать заглиблюється в перистоміум (перший головний сегмент) на ¾ його довжини;

4) танілобічний тип – передротова лопать заглиблюється на всю його довжину вузькою стрічкою і сягає I/II міжсегментної борозни.

Крім розглянутих з'єднань передротової лопаті з простоміумом, є ще перехідні типи: проепілобічні, протанілобічні. Наявні видозміни епілобічної передротової лопаті, а саме:

1) епілобічний відкритий тип – коли передротова лопать входить у перистоміум і не відокремлюються борозною;

Буденко Л. В. Іванців В. В.

2) епілобічний закритий тип – передротова лопать входить в перистоміум і відокремлена від нього добре вираженою борозною. Будова та ступінь розвитку простоміума прямо залежить від органічних решток, якими живляться ґрунтові олігохети. У люмбрицидів західного регіону України відзначено проепілобічну, епілобічну й танілобічну ротові лопаті. Ми вважаємо проепілобічну й епілобічну лопаті найбільш примітивними за своєю організацією.

4.1.4. Сегментація тіла

Тіло дощових черв'яків значно видовжене. Сегментація тіла представлена гомономною метамерією. Сегменти однакові й повторюються на всій протяжності тіла. Кожен сегмент обмежений глибокими міжсегментними борознами. Сегментація целому відповідає сегментації сегментів. У деяких видів кожен сегмент може мати одну, дві, три несправжніх зовнішніх поперечних борозни. Несправжніми їх називають тому, що зовнішня сегментація сегментів не відповідає сегментації целому.

Несправжня сегментація тіла олігохет властива сегментам, які розміщені перед пояском. Ця частина тіла виконує важливу роль у життєдіяльності дощових черв'яків, тут розвинутий потужний гідростатичний скелет. Він підтримує тиск і робить можливим оборотну зміну форми та передає зусилля м'язів навколишньому середовищу.

4.1.5. Спинні (дорзальні) пори

Виникнення спинних пор виявилося однією з умов морфо-екологічної адаптації предків олігохет до життя в ґрунті. На дорзальній стороні тіла розташовані дуже малі непарні медіальні спинні пори, через які целомічна

Буценко Л. В. Іванців В. В.

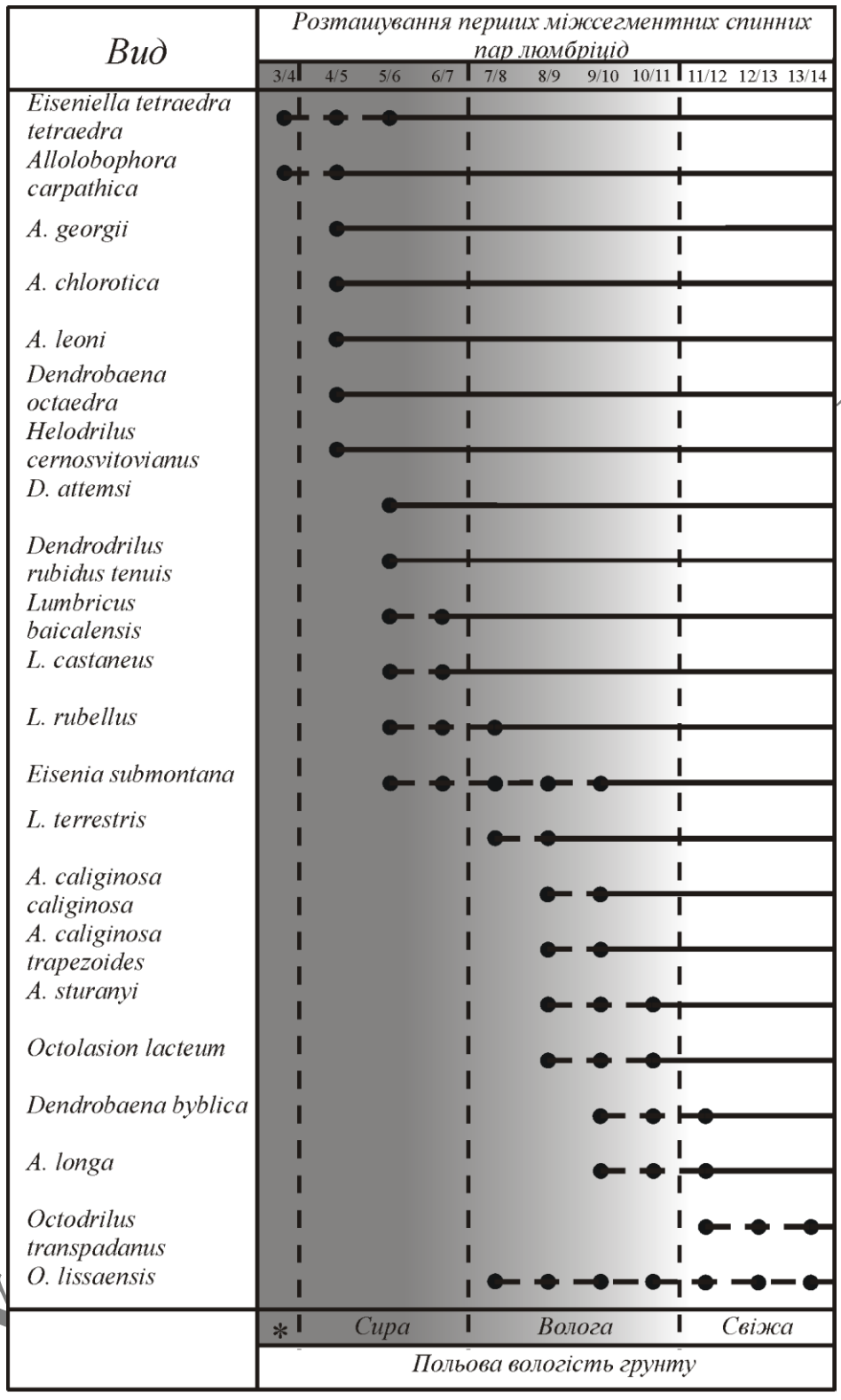
порожнина тіла сполучається із зовнішнім середовищем. Вони мають сфінктери. Через них целомічна рідина потрапляє на поверхню тіла. Можна припустити, що целомічна рідина відлякує хижаків.

Спинні пори відсутні тільки в передніх сегментах. Шукати їх потрібно в міжсегментних борознах. Якщо легенько натиснути на тіло свіжофіксованих дощовиків в етиловому спирті, спинні пори добре видно. Із них виступає целомічна рідина. Як правило, спинні пори лежать на передньому краю сегмента, інколи в задній частині тіла, однак можуть бути і в його середній частині. Вважається, що целомічна рідина, яка виходить через спинні пори, зменшує тертя під час локомоції в нірках і на поверхні ґрунту. Немаловажне значення рідини в процесі скидання кокона через передній кінець тіла. В задній його частині спинні пори беруть участь в екскреції твердих тілець із целомічної порожнини. Крім того, спинні пори беруть участь у зволоженні поверхні тіла, яка забезпечує нормальне шкірне дихання.

Колонізація едафотопів люмбрицидами призвела до диференціації розташування спинних пор по всій довжині тіла. Спинні пори починаються з 3/4 до 13/14 міжсегментних борозен. Найближче до переднього кінця тіла розміщені спинні пори у тих організмів, які заселяють сирі та мокрі ґрунти едафотопів і втрачають у весняно-літній період значну частину вологи. У представників родів *Lumbricus, Dendrodrilus* і ін. спинні пори знаходяться в межах 5/6–8/9 міжсегментних борозен, що зумовлено здатністю заселяти сирі та вологі ґрунти едафотопів зі значною варіацією вологи (рис. 1.).

Особливу групу люмбрицидів складають організми, у яких спинні пори починаються з 8/9–12/13 міжсегментних борозен. Вони колонізували свіжі, вологі, рідше сирі ґрунти едафотопів з малою амплітудою коливання вологи,

Бусленко Л. В. Іванців В. В.



* – мокра

Рис. 1. Спряженість у розміщенні перших міжсегментних пор люмбрицидів з польовою вологістю едафотопів:
● – перші міжсегментні спинні пори люмбрицидів

придатні до вертикальної міграції. Окремі з них можуть будувати діапаузні камери. В межах західного регіону України спинні пори не виявлено лише в *Lumbricus polyphemus* (Перель, 1979; Christian und Zicsi, 1999). Відсутність спинних пор указує на те, що олігохети можуть заселяти лише біогеоценози з високим вмістом вологи в ґрунті.

4.1.6. Статеві отвори

Статеві отвори в *Megadrili* завжди парні й розташовані на бічних сторонах сегментів, рідше зміщені до сагітальної площини.

4.1.6.1. Чоловічі статеві отвори. У процесі еволюції статева система у видів родини люмбрицидів не зазнала значної перебудови у порівнянні з іншими малощетинковими черв'яками (*Haplotaxidae, Syngenodrilus, Megascolicidae*).

У зв'язку з переходом олігохет до життя в ґрунті чоловічі статеві отвори змістилися на 15 сегмент. Пара чоловічих статевих отворів розміщена між рядами щетинок «b» і «c» XV сегмента. В межах родини люмбрицидів є відхилення. Зокрема, в роді *Eiseniella* чоловічі статеві отвори займають XII сегмент *Eiseniella popi* Zicsi, XIII – *Eiseniella tetraedra tetraedra* Savigny, XIV – *Eiseniella tetraedra intermedia* Černosvitov, XV – *Eiseniella tetraedra hercynia* Michaelsen.

У роді *Fitzingeria* чоловічі статеві отвори розміщені перед пояском. У *Fitzingeria platyura montana* Černosvitov чоловічі статеві отвори розміщені між сегментами (XXII, XXIII) XXIV і XXVI, а поясок займає ½ XXIV, XXV – ½ XXX; у *Fitzingeria platyura platyura* Fitinger чоловічі статеві отвори розміщені на сегментах XXVI (рідко XXVII), поясок – XXV–XXX; у *Fitzingeria platyura depressa* чоловічі статеві отвори – (XXV) XXVI або

Буценко Л. В. Іванців В. В.

XXVII, поясок – XXV–XXX. У партеногенетичних особин відсутні чоловічі статеві отвори.

Покриви навколо чоловічих статевих отворів можуть бути залозистими й дуже потовщеними. Ці утвори називають залозистими полями. Інколи вони займають лише один сегмент (XV). У частини люмбрицидів залозисті поля можуть частково займати і сусідні сегменти (XIV, XVI), а інколи повністю XIV і XXVI.

4.1.6.2. Жіночі статеві отвори

Жіночі статеві отвори в дощовиків дуже малі, а тому їх важко виявити. Розташовуються зліва і справа на XIV сегменті, над щетинками «b». Лише у представників роду *Eiseniella* їх виявлено на рівні щетинок «a» або нижче. Ці отвори ніколи не оточені залозистими полями.

4.1.7. Отвори сім'яприймачів

Отвори сім'яприймачів є важливими діагностичними ознаками. Їх кількість може варіювати від 2-х до 8 пар у межах V–XX сегментів.

У більшості видів дощових черв'яків представлені двома парами отворів в IX і X. Рідше трапляються три, чотири, п'ять пар отворів сім'яприймачів. Інколи кількість отворів сім'яприймачів може сягати до семи – восьми. Зазначимо, що у видів з великою кількістю отворів сім'яприймачів пояски видовжені. Вони розташовуються на бічних сторонах сегментів, рідше – на дорзальній стороні, вище від лінії щетинок «d». Проте можуть розміщуватися біля середньої лінії.

Систематики надавали розташуванню отворів сім'яприймачів великого значення. У XIX і XX ст. відомі олігохетологи (Rosa, 1893; Michaelsen, 1900)

Буценко Л. В. Іванців В. В.

вважали за доцільне використовувати розташування отворів сім'яприймачів для перегляду родів родини *Lumbricidae*. Пізніше Поп (Pop, 1941) вказав, що недоцільно надавати цій ознаці родового значення.

4.1.8. Щетинковий апарат

В дощовиків у кожному сегменті, за винятком першого та останнього, є вісім щетинок, які розташовані поодиноко (не зближені або зближені слабо) чи попарно (сильно зближені). Вони утворюють вісім поздовжніх рядів, з кожного боку по чотири. У разі, коли щетинки сильно зближені, то вони попарно розміщуються в ряді, утворюючи по два ряди з кожного боку.

Щетинки сегмента, починаючи від черевної сторони до спинної, позначають латинськими буквами a, b, c, d, однаково зліва і справа. Проміжки між щетинками позначаються як ab, bc, cd, проміжок між черевними щетинками – aa, між спинними – dd. Щетинки вважаються дуже зближеними в тому випадку, якщо ab і cd в чотири рази менше за bc.

Найкраще оцінювати розташування щетинок у сегменті за методикою Іванціва (1989). Це дає можливість оперувати кількісними величинами і можна представити їх як формулу щетинкового апарату зі співвідношенням відстані між щетинками – aa : ab : bc : cd : dd. Формулу щетинкового апарату потрібно використовувати в діагностиці таксонів.

Більшість щетинок виконують локомоторну функцію. Їхні розміри в більшості сегментів становлять близько 1,5 мм, але можуть бути й меншими – до 0,7 мм. Щетинки мають ніжну поздовжню волокнисту структуру. Вважається, що це кутикулярний утвір гіподермальної клітини. Речовина, з якої складаються щетинки, за хімічним складом близька до хітину. За формою щетинки S-подібно зігнуті. Дистальний кінець загострений. У

Буценко Л. В. Іванців В. В.

середній частині, дещо ближче до дистального кінця, щетинки мають потовщення (nodulus), яке називають вузликом. Близько 2/3 довжини щетинки міститься у щетинковому мішку шкірно-м'язового мішка. Щетинкові мішки є похідними зануреного епітелію. Зовнішня частина щетинкового мішка утворена високим епітелієм, який на своїй поверхні несе кутикулу. В нижній частині епітелій переходить у низький, а кутикула зникає. До внутрішнього кінця щетинкового мішка прикріпляються пучки м'язових волокон. Вони виконують функції м'язів-протракторів і м'язів-ретракторів, які втягують і витягують щетинки.

4.1.9. Статеві (копулятивні) щетинки.

Загалом у люмбрицидів розрізняють два типи модифікованих статевих щетинок, які відіграють різну роль у процесі копуляції.

Зазначимо, що статеві щетинки розміщені на черевній стороні тіла. Їхня довжина удвічі більша від локомоторних щетинок. У них відсутній нодулюс. Вони беруть участь в обміні чоловічими статевими клітинами. У процесі копуляції вони вводяться їх у тіло партнера. Потрібно звернути увагу на щетинки з чотирма (тетраедричними) жолобками вздовж дистального кінця тіла. Цій частині щетинки властиве тонке й гостре вістря.

Вважається, що по жолобках щетинок поступає секрет залозистих клітин щетинкового мішечка. Розташовані статеві щетинки у X, XV, XVI сегментах та пояску.

Статеві щетинки другого типу розташовуються на черевній стороні VI – X сегментів. Вони на 1/3 коротші від попередніх, але втричі товстіші. Можна припустити, що в процесі копуляції щетинки цього типу сприяють фіксації тіла партнера.

Буєнко Л. В. Іванців В. В.

4.1.10. Папіли

У більшості статевозрілих особин дощовиків у передній частині тіла розташовуються папіли. Вони представлені залозистими потовщеннями покривів навколо статевих щетинок. Ці щетинки мало відрізняються від локомоторних. У межах родини вони можуть знаходитися від другого до 39 сегментів. Папіли як таксономічна ознака досить мінливі. На поверхні тіла вони розміщуються поодиноко або можуть бути об'єднані в групи. Як правило, такі об'єднання можливі лише тоді, коли щетинки зближені. Залозисті потовщення покривів охоплюють щетинки «ab», рідше «cd». Серед дощовикових поширені види, у яких папіли не об'єднані в групи через їхню віддаленість.

Як таксономічні ознаки використовують також ряд зовнішніх статевих ознак: розміщення пояска (клітелума), розташування статевих отворів, отворів сім'яприймачів (сперматек).

4.1.11. Поясок

Він характерний для статевозрілих особин підтипу пояскових. Функціонально пов'язаний з процесом репродукції. Ступінь його розвитку зазнає значної варіації у різних таксономічних груп. Проте найкраще він розвинутий у ґрунтових олігохет. Його будова представлена декількома типами клітин – слизистими залозами, залозами секретуючими кокони (альбумін).

Ступінь розвитку пояска залежить від сезону. Поясок, як правило, формується у процесі переходу дощових черв'яків від субадульної до адульної стадій.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

Розміщення пояска (клітелума) – одна з найважливіших таксономічних ознак видів. Він представлений залозистим потовщенням покривів декількох сегментів. Початок пояска в різних видів розміщується з XIX по XXXVII сегменти. Залежно від виду клітеліума охоплює неоднакову кількість сегментів. Число охоплюваних сегментів може коливатись від чотирьох до 14.

У більшості *Lumbricidae* поясок охоплює дорзальну і плевральні частини тіла й утворює сідлоподібну форму. Проте рідко він охоплює, крім дорзальної, плевральних сторін, ще й вентральну частини, утворюючи кільцеподібну форму.

У диплоїдних видів кількість охоплюваних сегментів та його форма є величина стала (*Lumbricus castaneus, L. baicalensis, L. terrestris, L. rubellus, Aporrectodea georgii, Octolasion lacteum*). Проте в багатьох видів родини дощовикових кількість охоплюваних сегментів та його форма змінні. Цю варіабельність можна пояснити генетичною неоднорідністю популяцій. Понад половини видового складу дощових черв'яків України є поліплоїдними організмами. Межі варіювання кількості сегментів клітелума в поліплоїдних організмів може сягати до п'яти.

4.1.12. Пубертатні валики

Нижні краї сідлоподібних поясків мають поздовжні потовщення, які отримали назву пубертатних валиків. Вони можуть бути витягнуті на всю довжину пояска по обидва боки, а інколи виходять за його межі (*Octodrilus lissaese, O. complanatum, Allolobophora sturanyi, Aporrectodea dubiosa*). Часто вони бувають розвинуті лише на декількох пояскових сегментах. Зауважимо, що в родині дощовикових пубертатні валики розміщуються на 2–12

Буденко Л. В. Іванців В. В.

сегментах. Мінливість розміщення пубертальних валиків у межах одного виду загалом менша, ніж мінливість положення клітелума. В деяких видів пубертатні валики добре розвинуті й далеко виступають за межі пояска (*Kritodrilus auriculatus, Aporrectodea rosea*). Вони можуть бути поділені між сегментними борознами.

На пояску замість пубертатних валиків розвиваються горбики, інколи присоски. Вони різною мірою зближені між собою. Інколи зближені настільки, що утворюють пубертатні валики (*Aporrectodea caliginosa caliginosa*) або торкаються лише основами (*Helodrilus antipae tuberculata*). Пубертатні валики у вигляді присосок добре представлені в *Aporrectodea georgii, Allolobophora chlorotica*.

Проте види зі слаборозвинутими або нерозвинутими сім'яприймачами (сперматеками) розмножуються партеногенетично й не мають розвинутих пубертатних валиків.

4. 1.13. Сім'яприймачі (сперматеки)

Отвори сім'яприймачів відкриваються в дощових черв'яків у міжсегментні борозни, найчастіше між V–XV. Вони завжди парні й розташовуються по плевральних сторонах сегментів. Зокрема у *Lumbricus terrestris, L. rubellus, L. castaneus, Aporrectodea longa, A. caliginosus caliginosus, Allolobophora carpathica* є дві пари сім'яприймачів, отвори яких відкриваються в міжсегментні борозни IX/X, X/XI, на лінії щетинок «cd». У представників роду *Octodrilus* кількість сім'яприймачів варіює від 5 до 7, зокрема: *O. transpadanum* VI/VII – X/XI, *O. lissaense* V/VI – X/XI, *O. complanatum* VI/VII – XII/XIII. Всі сім'яприймачі відкриваються на лінії щетинок c.

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

Отвори сім’яприймачів можуть відкриватися вище від лінії щетинок «d» (*Kritodrilus auriculatus*), а зрідка біля медіальної лінії (*Aporrectodea rosea rosea, Eisenia fetida*). У деяких видів сім’яприймачі (сперматеки) відсутні (*Dendrodrilus rubidus tenuis*).

4.1.14. Метанефридіальні отвори

Метанефридіальні отвори є зовнішніми отворами метанефридій. Вони парно розміщені на передньому краю сегментів, безпосередньо за міжсегментальною борозною, починаючи з третього сегмента. Ці отвори дуже малі, тож їх важко виявити. Розташовані вони вище від щетинки «b».

4.2. Морфо-анатомічна будова шкірно-м’язового мішка

Організація шкірно-м’язового мішка вказує на унікальність системи адаптації олігохет родини *Lumbricidae* до життя в ґрунтовому середовищі. Власне система адаптацій люмбрицидів сприяє активній локомоції, живленню, виділенню, газообміну, розмноженню та допомагає сформувати синергетичні зв’язки з усіма компонентами біогеоценозів. Унікальність системи адаптацій зумовила виокремлення малощетинкових черв’яків в окремий клас і родину *Lumbricidae*.

4.2.1. Кутикула

Поверхня тіла дощових черв’яків покрита тонкою кутикулярною плівкою, що є продуктом покривного одношарового епітелію. Кутикулярна плівка заходить до ротової порожнини, проникає в щетинкові фолікули, отвори метанефридіїв та в деякі статеві отвори. Кутикула має дві системи волоконець, які розташовуються взаємно перпендикулярно, а щодо осі тіла

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

діагонально. Кутикула пронизана дуже тонкими порами, а також виступними чутливими волосками клітин. Наявна варіація товщини кутикули в різних видів дощових черв'яків. Найбільш повно це питання вивчила Л. М. Семенова (1968), зокрема провівши аналіз товщини кутикули і її відсоткового співвідношення з товщиною епітелію. Співвідношення товщини кутикули до товщини епітелію стабільне в межах певних морфо-екологічних груп дощових черв'яків. Це співвідношення може коливатись від 6,3 до 12 %. Для нірників варіює в межах 11–12 %, для ґрунтово-підстилкових – 8–10 %, для підстилкових – 6-8%. Наявність товстої кутикули в нірників дає їм змогу прокладати звивисті ходи в суглинкових, глинистих ґрунтах і захищати епідерміс від механічного руйнування. Підстилкові види, екологічною нішею яких є підстилка і поверхня верхнього горизонту ґрунту з великим вмістом органіки та з різним гранулометричним складом, здатні до активного пошуку їжі (Е. Г. Пуртова, 1960; Т. С. Перель, 1964). А за несприятливих умов здійснюють тривалу локомоцію в пошуках біотопів з відповідними едафічними умовами, що відповідають нормі їхньої реакції.

Різна товщина кутикули в дощовиків захищає шкірно-м'язовий мішок від механічного пошкодження, знижує ступінь втрати води поверхнею тіла та забезпечує газообмін організму.

4.2.2. Епідерміс шкірно-м'язового мішка

Він представлений циліндричним епітелієм, який підстелений тонкою базальною мембраною. Поміж клітин епітелію є багато одноклітинних залоз. Домінують серед них слизисті залози, які виділяють грубозернистий ацидофільний секрет. Значно рідше в епітелії поширені білкові залози. Вони містять гомогенні базофільні сполуки. Секрети епітеліальних клітин

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

зволожують шкіру й утворюють слизистий футляр у період осіменіння. Біля основи епітеліальних клітин трапляються дрібні клітини з темними ядрами. Вважають, що це амебоцити, які проникають крізь базальну мембрану.

У дощових черв'яків форма й розміри залозистих клітин неоднакові. Зокрема, в *Aporrectodea rosea rosea, A. caliginosus caliginosus, Lumbricus terrestris* ці клітини мають вигляд круглих витягнутих резервуарів. На гістологічних зрізах вони бувають наповнені слизистим секретом, рідше пусті. У клітин, наповнених секретом, ядра мають вигляд вузької стрічки. Дещо витягується апікальна частина, базальна ж розширюється, а при наближенні до базальної пластинки різко звужується й набуває вигляду ніжки.

Іншу групу залозистих клітин виявлено в дощових черв'яків, що належать до підстилкової та ґрунтово-підстилкової морфо-екологічних груп. Залозисті клітини епідермісу порівняно невеликі, мають овальну форму і дещо вужчі, ніж у попередньої групи. Ядра їх деформовані й розташовані ближче до базальної мембрани. Кількість функціонуючих залозистих клітин велика. Це стосується підстилкових і ґрунтово-підстилкових морфо-екологічних груп дощових черв'яків. Під час розгляду епідермісу вказаних морфо-екологічних груп дощовиків більшість залозистих клітин була заповнена секретом. Зазначимо, що епітеліальні клітини у два і більше разів вужчі за слизисті.

Кількість функціонуючих залозистих клітин в *Aporrectodea rosea rosea, A. caliginosus caliginosus, Lumbricus terrestris* у весняний і осінній періоди залишається сталою.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

Найменша кількість функціонуючих залозистих клітин відзначена в амфібіотичних організмів (*Eiseniella tetraedra tetraedra*), що пов'язано з їхнім способом життя (Семенова, 1968).

У поясковій ділянці покриви потовщені, що зумовлено потужним розвитком клітелярних залоз. Субепітеліальний шар складається з великої кількості довгих, трубчастих клітин, глибоко занурений під базальну мембрану епідерміса і сягає кільцевих м'язів.

4.2.3. Кільцеві м'язи

Ці м'язи представлені витягнутими веретеноподібними м'язовими волокнами. Між ними міститься розвинута сполучна тканина. Клітинне тіло м'язового волокна має овальне ядро. Воно розміщене збоку, в середній його частині. Сполучна тканина має відростки. Ядра круглі, невеликі. У плазмі містяться білкові кристали, що мають здатність заломлювати проміння.

Наступний шар представлений поздовжніми м'язами. У порівнянні з попереднім він більш потужний і поділений на декілька поздовжніх полів, які обмежені чотирма рядами щетинкових мішечків та спинною лінією (Иванов и др., 1983).

Морфологія поздовжніх м'язів привернула до себе увагу після публікації праці В. Попа (Pop, 1941), у якій він виклав свій погляд на систему родини дощовикових. Серед багатьох ознак В. Поп запропонував ураховувати розташування поздовжніх м'язових волокон як важливу систематичну ознаку.

4.2.4. Поздовжні м'язи

Ці м'язи характеризуються особливими стрічкоподібними міонемами, до складу, яких входить велика кількість м'язових волокон. Зовні вони

Буценко Л. В. Іванців В. В.

покриті тонкою сполучнотканинною оболонкою (Бабурина, 1945). М'язові волокна розміщені на сполучнотканинних перетинках міонів правильними рядами, паралельно.

Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка представлені пучкуватим, перехідним та перистими типами. Серед поздовжніх м'язів домінує пучкуватий тип (табл. 53). Цей тип представлений невеликими групами м'язових волокон, які мають вигляд багатокутних призматичних комірок утворених сполучнотканинними пластинками.

У перистого типу м'язи веретеноподібні. Вони розміщені на радіальних пластинках, як на «борідках контурного пера». М'язові волокна довгі. Перехідний тип м'язів характеризується тим, що всередині комірок волокна не зібрані в пучки, а частина з них орієнтована за перистим типом. Тривалий час не було єдиної думки, який з цих типів має примітивну будову. В. Поп (Pop, 1948) вважав, що поздовжній пучкуватий тип м'язів нема підстав відносити до примітивно організованого. Коміркова будова пучкуватого типу поздовжніх м'язів, на думку В. Попа (1941), не може розглядатися як перехідна ланка від пучкуватого до перистого.

Проте Омодео (Omodeo, 1956) розглядав пучкуватий тип поздовжніх м'язів як примітивний. Він зробив спробу показати ряд перехідних форм до перистого типу поздовжніх м'язів. На жаль, автор не обґрунтовує, чому пучкуватий тип є примітивним. Можна висловити декілька думок про це. Зокрема, пучкуватий тип поздовжніх м'язів корелюється з багатьма ознаками: відсутністю пігментації тіла, попарним розташуванням щетинок (дуже зближені). Попри сказане, пучкуватий тип поздовжніх м'язів притаманний ендемічним видам: *Helodrilus cernosvitovianus* (Zicsi), *Allolobophora carpathica* (Cogn.), *Aporrectodea. georgii* (Mich.), *Eisenia spelaea*

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

(Rosa). Ареали їх невеликі й розміщені за межами дії льодовиків. Водночас окремі з них мають диз'юнктивні ареали.

Отже, географічний розподіл видів із пучкуватим типом поздовжніх м'язів також підтверджує передбачення про примітивність цього типу розміщення м'язових волокон.

Перистий тип розміщення м'язових волокон ми спостерігаємо не тільки у підстилкових і ґрунтово-підстилкових форм, а й у типових ґрунтових видів дощовиків.

За припущеннями Д. Вільке (Wilcke, 1955) мінеральний шар ґрунту потрібно розглядати як найдавніше середовище, яке заселяли дощовики. А значить, ті види дощових черв'яків, які мають пучкуватий тип будови поздовжньої м'язової тканини, належать до більш примітивної екологічної групи.

У видів з поздовжніми м'язами перистого типу кінетоплазматичні волокна довгі і скоротливо-опорні фібрили добре виражені в порівнянні з видами з пучкуватою будовою поздовжніх м'язів (Бабурина, 1959; Перель, Семенова, 1968). Згідно з Е. А. Бабуріною, такій морфологічній будові м'язів притаманно інтенсивно виконувати роботу. Локомоція по поверхні ґрунту дощовиків із поздовжніми м'язами перистого типу є активною. Їм властива швидка реакція на механічні подразники. Крім цього, вони здатні добре маневрувати по поверхні субстрату. А тому не дивно, що серед дощових черв'яків із перистою будовою поздовжніх м'язів сформувалися підстилкові й ґрунтово-підстилкові групи. У деяких типових ґрунтових форм (*A. caliginosus caliginosus*) виражене поєднання пучкуватого типу розміщення м'язових волокон у передній частині тіла з перистою будовою поздовжніх м'язів за пояском. На думку Т. С. Перель (1979), дощові черв'яки з

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

пучкуватим типом розташування м’язових волокон більш адаптовані при прокладанні нірок в мінеральних шарах ґрунту. Власне збереження цього типу будови поздовжніх м’язів у передній частині тіла сприяло прокладанню ходів і активній локомоції по них.

Отже, два типи розміщення в люмбрицидів м’язових волокон пучкового і перистого типів потрібно розглядати не як результат двох різних напрямів еволюції, а лише як різні етапи послідовних змін поздовжніх м’язів. Серед указаних типів пучкуватий є більш примітивним.

4.3. Порожнина тіла (целом). Целом у дощових черв’яків добре розвинутий, як і в усіх олігохет. У більшості з них кожен целомічний мішок розділений дисепіментами на сегменти.

4.3.1. Дисепіменти

Вони добре виражені у всіх сегментах, крім декількох передніх (лавральних). Іноді дисепіменти передньої частини тіла потовщені. Ступінь їхнього розвитку в деяких родів (*Helodrilus, Aporrectodea, Allobophora, Dendrodrilus, Dendrobaena, Octolasium, Lumbricus, Eisenia*) використовують як таксономічну ознаку. В дисепіментах містяться радіальні, дорзовентральні та кільцеві м’язові волокна. В передній частині тіла дисепіненти пронизані довгими м’язовими пучками, які йдуть від глотки до стінки тіла.

Через отвори дисепіментів проходять головні кровоносні судини, кишковий тракт, черевний нервовий ланцюжок. Окрім вказаних отворів, є додаткові, через які целомічна рідина сполучається в єдину систему. Це дозволяє збільшувати або зменшувати тиск целомічної рідини у сегментах тіла. Зростання її тиску не спричиняє витікання рідини у навколишнє середовище через спинні пори, метанефридії і гонодукти.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

Наявність дисепіментів у шкірно-м’язовому мішку й рідини в целомі мають важливе значення в локомоції дощових черв’яків. Ці елементи організації олігохет утворюють опорний апарат, що дає змогу активно рухатися по поверхні ґрунту і вертикальних нірках. Здатність до руху дощових черв’яків залежить від перемінної зміни тиску целомічної рідини тіла.

4.3.2. Гідростатичний скелет

У дощових черв’яків добре функціонує гідростатичний скелет (апарат), що дає змогу прокладати горизонтальні та вертикальні ходи. Попри те вони ущільнюють поверхню нірок.

Гідростатичний скелет у дощовикових виконує ту саму механічну функцію, що і скелет хордових тварин чи артропод. Завдяки йому відбувається підтримання тиску в шкірно-м’язовому мішку. Крім того, гідростатичний скелет сприяє передачі тиску на систему м’язів шкірно-м’язового мішка. Тобто шкірно-м’язовий мішок виступає посередником між організмом і зовнішнім середовищем. Стінки тіла завжди знаходиться під певним тиском стиснутої рідини чи тканин. Рідина в організмі дощових черв’яків виступає як антагоніст м’язів (Wainwright, 1988; Жуков, Пахомов, Кунах, 2007).

Густина целомічної рідини залежить від вологості ґрунту. Особини видів, які заселяють сухі й вогкі ґрунти, мають різну густину целомічної рідини.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

4.3.3. Целотелій, хлорагогенні клітини

Плоский целотелій вистеляє стінку тіла, дисепіменти, черевний нервовий ланцюжок, метанефридії та інші органи, занурені в целом. Целотелій покриває травну систему по всій її довжині. Середня частина кишечника покрита хлорагогенними клітинами й утворює хлорагогенну оболонку. Далі переходить на дорзальну кровоносну судину й інколи на близькі ділянки комісуріальних судин. Хлорагогенні клітини великі, видовжені. Базальні частини хлорагогенний клітин примикають до стінок кровоносних судин або стінки тіла. Між базальними ділянками хлорагоцитів можуть розташовуватися м'язи кишечника, які є целотеліально м'язовими елементами. В цитоплазмі наявна чимала велика кількість великих бурувато-зелених гранул-хлорагосом. Вважається, що ці клітини мають екскреторний характер. Функціональне значення хлорагогенної тканини двояке. З одного боку, це тканина з екскреторною функцією, проте має здатність до нагромадження в цитоплазмі продуктів обміну. Згодом ділянки цитоплазми хлорагогенних клітин відділяються й піддаються руйнуванню під впливом амебоцитів. З другого боку, хлорагогенна тканина має здатність нагромаджувати глікоген, який надалі використовується під час естивації або гібернації. Фагоцитарну функцію можуть виконувати і деякі ділянки целотелія.

4.3.4. Целомічна рідина та її клітинні елементи

Целомічна рідина прозора або мутнувата, безбарвна або з різними відтінками молочно-білої, жовтої барви (*Dendrobaena subrubicunda*). У деяких видів (*Eisenia lucens* (Waga)) вона має здатність до біолюмінесценції і її прояв залежить від органічного субстрату, який дощові черв'яки споживають. До її складу входять амебоцити, лейкоцити, мукоцити.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

Найбільш поширеними є великі амебоцити з пальцюватими псевдоподіями. Інколи вони утворюють великі угруповання. Поширені також амебоцити з листкуватими загостреними псевдоподіями, амебоцити овальні з короткими псевдоподіями, а також невеликі кулясті клітинні елементи з невеликим ядром.

У целомічній рідині трапляються екскреторні тільця. Це великі (до 1–2 мм) скупчення неправильної форми. Вони складаються з великої кількості амебоцитів та бурої зернистої маси. Компонентом зернистої маси можуть бути щетинки, які потрапили з щетинкових мішків, продукти розпаду хлорагогенних клітин і навіть паразити (цисти грегарин родини *Monocystidae* та дрібні нематоди).

4.3.4. Травна система

Більшість дощових черв'яків живляться мертвими органічними рештками, переважно рослинного походження. Оскільки вони є детритофагами, то поглинають органічний матеріал разом із ґрунтом.

В олігохет будова травної система нескладна: ротова порожнина, глотка, стравохід, воло, м'язовий шлунок, середня і коротка задня кишка, що закінчується анальним отвором.

4.3.4.1. Передня кишка дощових черв'яків

Ця кишка починається з ротового отвору й розміщується на черевній частині тіла, під простоміумом. Отвір веде до ротової порожнини, яка займає два перших сегменти. В дорзальній її частині є невелика кишеня, а також м'язовий валик. Внутрішня поверхня ротової порожнини вистелена кутикулярним одношаровим епітелієм. Стінки її складчасті і в разі потрапляння великих органічних решток можуть значно розширюватися. А

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

інколи під час захоплення рослинних решток дуже великих розмірів стінки ротової порожнини вивертають її назовні.

Далі розташовується глотка з об'ємною порожниною у сегментах III–VI. Вона має трубчасту будову і добре відособлена від ротової порожнини. Особливістю глотки є те, що вона має добре розвинуті м'язові стінки, проте дорзальна її частина удвічі, а то й більше товстіша від вентральної. З боку порожнини тіла зовнішня поверхня глотки кошлата. Такий вид їй надають численні чималі колбоподібні залозисті клітини. Внутрішня поверхня її вистелена війчастим епітелієм, рідко – кутикулярним. М'язові волокна глотки і війчастий епітелій утворюють численні складки. Глоткова порожнина має передню і дві бічні задні кишені. Тонкі протоки слинних залоз відкриваються в передню сліпу глоткову кишеню. Під час живлення дощовиків цей орган виконує роль помпи.

Від глотки відходять довгі м'язові пучки, які розходяться в різні сторони, пересікають дисепіменти й прикріплюються до стінок шкірно-м'язового мішка. М'язові пучки, спрямовані до передньої частини тіла, виконують роль протракторів глотки, а спрямовані назад – ректракторів. Ця система м'язових пучків забезпечує функціонування глотки й гідростатичного апарату.

Стравохід вузький, перейнятий у місцях прикріплення дисепіментів. Він простягається від VII до XV сегмента. Його задня частина розширюється й переходить у тонкостінне воло, а далі в добре розвинутий м'язовий шлунок. У волі, де тривало перебуває хімус, відбувається ферментативне розщеплення органічних сполук, розмноження мікроорганізмів.

Задня розширена частина стравоходу міститься в XV і XVI сегментах. Його забарвлення сіре, добре виражений кровоносний плексус. Порожнина

Буценко Л. В. Іванців В. В.

вистелена кутикулярним епітелієм. Завершується ектодермальний передній відділ травної системи м'язовим шлунком. Функція м'язового шлунка полягає в гомогенізації органічних речовин. Орган бере участь у механічному подрібненні детриту і ґрунту. Поверхня його темно-червона. Стінки м'язового шлунка товсті, внутрішня поверхня вистелена кутикулою. Орган міститься в XVII, XVIII та XIX сегментах.

Шлунок м'язовий веде в середню кишку, яка тягнеться вздовж заднього кінця тіла. В місцях прикріплення дисепіментів до кишечника він дещо перейнятий, а в межах сегмента утворює метамерне розширення. Внутрішня поверхня кишечника утворює поперечні складки.

4.3.4.2. Вапнякові залози (залози Morrena)

У сегментах X–XIV розміщені вапнякові залози (залози Morrena) або бічні кишені стравоходу. Морфологія вапнякових залоз і їхнє положення в сегментах є важливими діагностичними ознаками. Загалом розрізняють морфологічно три типи вапнякових залоз:

1) парні залози з добре розвинутими бічними кишенями;

2) непарні залози зі слабо розвинутими кишенями;

3) залози без бічних кишень.

Вапнякові залози як зовнішні випини бокових стінок стравоходу містяться в X, XI, XII сегментах. У поперечному перерізі випини стінки стравоходу, де містяться вапнякові залози, представлені: війчастим епітелієм, сполучною тканиною, кровоносним плексусом, які оточують комірки, кільцевими м'язами і хлорагогенною тканиною. Комірки подовгуваті, розміщені радіально й утворені бляшками. Передня пара залоз у *L. terrestris* має форму напівсферичних мішків, дві наступні пари сидять на бічних поверхнях стравоходу у вигляді коротких поперечних валиків. Крізь стінки

Буценко Л. В. Іванців В. В.

просвічуються тонкі кровоносні судини. Передня пара вапнякових залоз сполучається з порожниною стравоходу на межі X і XI сегментів. Дві наступні пари не мають безпосереднього сполучення зі стравоходом. Вони відкриваються в порожнини передньої залози. Можна припустити, що передня залоза слугує загальним резервуаром секрету вапнякових залоз. У комірках залоз містяться кристали вуглекислого кальцію.

Функція вапнякових (моренових) залоз полягає в регулюванні карбон діоксину у крові та регулюванні актуальної кислотності (ph) хімусу. Залози виділяють в стравохід карбонат кальцію у вигляді кристалів кальциту. Далі по травній системі вони виводяться з організму. Зауважимо, що карбонат кальцію не піддається в організмі реабсорбції. Дощові черв'яки значною мірою піддані в біогеоценозах екстремальній дії едафічних чинників, які спонукають до зростання карбон діоксину. Проникнення в кровоносну систему катіонів Ca^{2+} приводить до зв'язування аніонів карбон діоксину й утворення бікарбонатів. Кристалики $CaCO_3$ моренових залоз у травній системі реагують із гумусовими кислотами з утворенням нерозчинних солей.

4.3.4.3. Середня і задня кишки

Кишка займає найбільшу частину довжини тіла дощових черв'яків. Вона утворена високим циліндричним війчастим епітелієм. Клітини містять велику кількість одноклітинних залоз. Залозисті клітини можуть бути овальними, веретенистими. Усі вони містять зернистий секрет. Серед базальних частин залозистих клітин містяться дрібні амебоцити. У товщі субепітеліальної перетинки міститься кровоносне сплетіння кишечника. М'язи, що лежать поверх плексуса, складаються із системи перехресних зовнішніх поздовжніх і внутрішніх кільцевих м'язових волокон.

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

На дорзальній лінії середньої кишки розвивається особлива складка, яка по всій її довжині глибоко занурюється в просвіт кишечника, збільшуючи його травну і всмоктувальну поверхню. Цей утвір називають тифлозоль. Основу його складає війчастий епітелій. У різних дощовиків тифлозоль має різний ступінь розвитку. Він має складну будову й містить, крім хлорагогенних клітин, сплетіння кровоносних судин і м'язові волокна.

Тифлозоль не доходить до заднього кінця тіла. Його форму потрібно розглядати як екологічну адаптацію. В середній кишці хімус піддається дії травних ферментів – протеолітичних, амілази, ліпази та ін. Тут відбувається всмоктування розщеплених органічних сполук. Задня кишка коротка, слабо відмежована від середньої і закінчується анальним отвором.

4.3.5. Органи дихання

Спеціальні органи дихання відсутні. Газообмін відбувається через шкіру за розвиненої мережі кровоносних судин, які залягають у поверхневих шарах шкірно-м'язового мішка.

В *Aporrectodea caliginosa* утворені спеціальні місця газообміну, де наявний тонкий шар кутикули, під яким утворені петлі капілярів, що з'єднані з кровоносними вентрально-паріетальними судинами. Подібне явище відзначено у представників роду *Lumbricus*. У них утворені в епітеліальному шарі петлеподібні скручені капіляри. Вони мають велике значення у газообміні між кров'ю і поверхнею тіла. В люмбрицидів гемоглобін розчинений у плазмі крові. Він транспортує до 15–20 % кисню.

4.3.6. Кровоносна система

Анатомію кровоносної системи люмбрицидів уперше описав Е. Р. Ланкестер (Lankester, 1865). Через чверть століття було описано клапани кровоносних судин, їхню будову та розміщення (Perrier, 1881), мережу

Буценко Л. В. Іванців В. В.

кровоносних судин у покривах шкірно-м'язового мішка (Lenhossek, 1895; Harrington, 1899), кровоносні судини метанефридіальної системи (Benham, 1891). Тривалий час проводилося дослідження колообігу крові в різних представників родини *Lumbricidae* (Fuchs, 1907; Bahl, 1921; Michaelsen, 1928; Stephenson, 1930; Martin, 1974).

У дощових черв'яків кровоносна, що система має всі типові особливості кільчастих черв'яків, замкнена. У стінці середньої і задньої кишок розташовується кровоносне сплетіння, яке зв'язане зі спинною і черевною поздовжніми судинами. Їх доповнюють метамерно розташовані комісуріальні судини дисепиментів. Нижче розглянемо особливості організації кровоносної системи в дощових черв'яків.

Спинна судина щільно прилягає до поверхні дорзальної сторони кишечника і лише в ділянці кільцевих сердець поєднана зі стравоходом вузьким мезентерієм. Найбільша товщина спинної судини позаду м'язового шлунка. Поступово вона звужується як до переднього кінця, так і до заднього. Спинна судина пульсує по всій довжині, а кров рухається від заднього кінця до переднього. Спинна судина зв'язана з кишечним плексусом.

Черевна судина містяться під черевною поверхнею кишечника і, на відміну від дорзальної судини, підвішена до кишечника мезентерієм. Черевна судина значно тонша від спинної й не здатна скорочуватись. Кров у ній тече від переднього кінця тіла до заднього. В кожному сегменті черевна судина з'єднана з кишковим плексусом трьома непарними вентро-інтестинальними судинами, які проходять черевним мезентерієм.

Бічні судини стравоходу розвинуті лише в передніх 12 сегментах. Парні судини розташовані вздовж стравоходу під целомічним епітелієм. У

Буценко Л. В. Іванців В. В.

них впадають метамерні судини зі стінок тіла, стравоходу та нефридіїв.

Субневральні судини спрямовані вздовж черевного нервового ланцюжка.

Бокові невральні судини парні й супроводжують по боках черевний нервовий ланцюжок.

Судина тифлозолю (надкишкова судина) розміщена всередині тифлозолю середньої кишки. Вона оточена хлорагогенною тканиною. Кров тече від кишечного плексусу до спинної судини.

Кільцеві судини розміщуються в VII–XI сегментах і з'єднані зі спинною та черевною судинами. Відзначимо значне розширення їхньої середньої частини. Кільцеві судини, як і спинна, мають здатність до пульсації. Завдяки постійному пульсуванню кільцевих судин кров помпується зі спинної судини в черевну. Серце люмбрицидів нейрогенного типу, тобто воно інервується (Просер, 1978). Спинна судина й кільцеві судини синхронно пульсують. Відзначимо, що спинна судина хвилеподібно скорочується з частотою 11 разів на одну хвилину. Їхня синхронна пульсація узгоджується із загальною перистальтикою тіла, тим самим зумовлюючи тік крові в черевній судині та відгалужених від неї судинах.

Дорзосубневральні (дорзопарієтальні) судини з'єднують субневральну судину зі спинною. По дорзосубневральних судинах кров спрямовується до спинної судини. Дорзосубневральні судини відсутні в передніх 12 сегментах, їх замінюють стравохідно-піднервові судини.

Поперечні судини представлені в люмбрицидів дорзоінтестинальними й вентро-парієтальними судинами.

Дорзоінтестинальні судини. В кожному сегменті, крім 12-ти передніх, у спинну судину впадають дві пари коротких дорзоінтестинальних

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

судин, які відходять від стінок кишечника. По них тече кров з кишечного плексусу. Розташовані вони вільно над кишечником і покриті хлорагогенною тканиною.

Вентро-парієтальні судини є у всіх сегментах. Вони починаються від черевної судини і спрямовані до передньої стінки дисепиментів.

Як бачимо, у дощових черв'яків кровоносна система досягла найбільшої складності. Кров олігохет не має еритроцитів і містить розчинений безпосередньо в плазмі гемоглобін, який забарвлює кров у червоний або блідо-жовтий колір.

4.3.7. Видільна (екскреторна) система

Органи виділення олігохет представлені метанефридіальною системою. В сегментах тіла дощових черв'яків видільна система представлена парними метанефридіями. Вони відсутні лише в перших трьох лавральних та в останньому сегментах. Нефридії містяться в целомічній порожнині, по боках кишечника і є підвішеними мезентеріальними складками.

Метанефридії складаються з двох відділів – пресептального, що міститься у вентральній частині передньої стінки дисепіменту і постсептального – у задній стінці дисепіменту. Вони відкриваються у зовнішнє середовище нефридіальною порою, що розміщена на плевральній стороні сегментів.

Пресептальний відділ представлений лійкою (нефростомом) і шийкою. Невелика лійка метанефридія – нефростом – звернута в порожнину тіла. Вона має дві губи – нижню і верхню. Нижня – коротка і не має війок, верхня – значно більша, підковоподібна і складається з ряду крайніх миготливих клітин. Клітини верхньої губи утворюють облямівку навколо великої серединної клітини. Шийка трубчаста, внутрішній її канал війчастий, вузький

Буценко Л. В. Іванців В. В.

і оточений гомогенною тканиною целотелію. Війчастий епітелій представлений двома відособленими рядами, які розташовані діаметрально.

Шийка проходить скрізь дисепімент, за яким починається постсептальний відділ метанефридія і представлений довгим трубчастим утвором і покритий целомічним епітелієм, під яким кровоносні судини утворюють мережу капілярів.

Постсептальний відділ метанефридія утворює декілька петель, які тісно прилягають одна до одної. Проте морфологічно можна вичленити чотири відділи, які добре вирізняються за будовою і функцією. Спочатку йде тонкий звивистий канал, епітелій якого несе три ряди спіральних війок і спрямовує продукти обміну целомічної рідини й кровоносної системи в центральний відділ. Далі нефридіальний канал представлений більш широким війчастим відділом. У плазмі епітеліальних клітин містяться коричневі екскреторні зернятка. До нього примикає коротка розширена частина каналу з утворенням ампули.

Третій відділ утворює довгі й широкі петлі, тут відсутній війчастий епітелій. Відділ представлений залозистим і паличкуватими каналами. Тут відбувається вилучення солей, катіонів і аніонів, білків та води, які потрапляють у наступний відділ.

Четвертий відділ представлений найширшим нефридіальним каналом, що отримав назву нефридіального міхура. Він закінчується нефридіальною порою у шкірно-м’язовому мішку.

Стінки нефридіального міхура мають краще розвинутий м’язовий покрив. Відзначимо, що їхня форма буває різною. Найпростіша форма нефридіальних міхурів – мішкувата – у дощових черв’яків, які поширені у вологих ґрунтах. У частини дощовиків нефридіальні міхури витягнуті –

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

сосископодібні. Трубчасті нефридіальні міхури бувають зігнутими – гачкуватої (J-подібної) або U-подібної форми.

Орієнтація нефридіальних міхурів щодо тіла різна. Можуть бути орієнтовані вперед (загнута частина розміщена попереду основної) або назад (загнута частина розміщена позаду основної).

У деяких видів дощовиків нефридіальні міхури відсутні (*Helodrilus cernosvitovianus* (Zicsi), *H. oculatus* Hoffmeister).

4.3.8. Нервова система

У більшості олігохет два злитих по середній лінії нервових стволи розміщені в м'язових шарах. Характерно, що вся її центральна частина добре відособлена від покривів. У зв'язку з простою, у порівнянні з поліхетами, будовою головної лопаті (відсутність пальп, щупалець, складно побудованих очей і ін.) головний мозок теж має спрощену будову. Він складається з двох гангліозних потовщень (правого і лівого), які отримали назву церебральних гангліїв і сполучений між собою волокнистою комісурою. Розміщуються вони в III сегменті над дорзальній стороні глотки біля переднього її кінця.

Від церебральних гангліїв відходить пара потужної конективи, яка зв'язує його з підглотковим гангліем черевного нервового ланцюжка. Ця структура охоплює глотку з двох боків.

Простоміум постачається парою нервів, які відходять від бічних ділянок церебральних гангліїв. Близько до їхньої основи вони ділять дихотомічно двічі з утворенням чотирьох гілок. Три з них іннервують простоміум. Попри те I сегмент забезпечується парою нервів, які беруть початок від середини навкологлоткових конективів.

Іннервація II сегмента відбувається двома парами нервів, які відходять від конективів у місці з'єднання з підглотковими ганліями. Іннервацію

Буценко Л. В. Іванців В. В.

кишечника здійснюють стоматогастерові нерви, які відходять від навкологлоткових конективів.

Як було зазначено раніше, першим гангліем черевного ланцюжка є підглотковий. Його розвиток пов'язують зі зміщенням і концентрацією гангліїв у передніх сегментах. І і ІІ сегменти також іннервуються нервами, які беруть початок у ІІІ сегменті підглоткового ганглія.

У дощових черв'яків черевний ланцюжок покритий зі всіх боків целотелієм, під яким лежить добре розвинутий шар поздовжніх м'язових пучків. Черевний нервовий ланцюжок гомономний, але передня його частина характеризується значними вторинними змінами, про що свідчать місця, від яких відходять нерви раніше вказаних двох перших сегментів.

У І сегменті ганглії зсунуті на бічні сторони конективів. А ганглії ІІ сегмента зміщені на вентральну частину конективів. У ІІІ сегменті ганглії злились і дещо зсунуті в передню частину IV сегмента. Отже, в IV сегменті є два ганглії, що належать двом сусіднім сегментам.

У наступних сегментах нервовий ланцюжок зазнає значного зближення, що привело до злиття черевних стволів і гангліїв. Слід відзначити невиразне анатомічне відособлення гангліїв. У сегментах вони представлені незначним потовщенням з нечітко вираженими межами. Розташовані вони у задній частині сегменту.

В периферійній частині невросомітів є три пари нервів. Нерви, за винятком небагатьох передніх сегментів, відходять від черевного ланцюжка самостійно. Перша і третя пари нервів сегмента містяться в шкірно-м'язовому мішку, сягають медіанної дорзальної лінії і утворюють замкнуті кільця. Всі нерви мають чутливі, моторні волокна. Проте в І і ІІІ сегментах домінують моторні, а в ІІ сегменті – чутливі волокна. У сегментах також

Буценко Л. В. Іванців В. В.

інколи наявні біполярні нервові клітини та особливі ганглії, розташовані на щетинкових лініях.

У дощових черв'яків наявні світлочутливі органи, які представлені поодинокими ретикулярними клітинами, що не містять пігментних елементів. Характерною їх особливістю є те, що вони містяться в цитоплазмі особливого тіла – фаозоми. Світлочутливі клітини зосереджені в передньому кінці тіла; найбільша їхня кількість – у головній лопаті (до 57), а в XI лише одна.

У покривах шкірно-м'язового мішка чутливі клітини утворюють нервове сплетіння. В покривному епітелію у деяких видів наявні вільні нервові закінчення.

Важливе значення має у дощовиків унісегментний рефлекс, який забезпечує локомоцію дощовиків. Локомоція можлива за перистальтичного скорочення шкірно-м'язового мішка. Поздовжні й кільцеві м'язи є антагоністами. Скорочення кільцевих м'язів починається з головного кінця. Воно спричиняє видовження сегментів, а поздовжні м'язи розслабляються. Хвиля скорочення спрямована до хвостового кінця тіла. Через певний проміжок часу відбувається протилежний процес, а саме скорочення поздовжніх м'язів і розслаблення кільцевих. Власне, завдяки такому почерговому скороченню, дощовики, спираючись на щетинки, рухаються вперед.

При подразненні покривів тіла відбувається скорочення поздовжніх м'язів. Це можна розглядати як захисний рефлекс. У разі подразнення покривів черв'яки швидко ховають передню частину тіла в нірку.

Потрібно відзначити реагування дощових черв'яків на подразнення хвостового кінця тіла. При цьому перистальтичні скорочення раптово

Буценко Л. В. Іванців В. В.

зупиняються і їх змінюють антиперистальтичні. Це зумовлено тотальним рефлексом. Вважають, що він відбувається за дії гігантських нервових волокон. Через короткий час відновлюються перистальтичні скорочення тіла.

4.3.8. Статева система

Ґрунтові олігохети родин Lumbricidae є протеандричними гермафродитами (Перель, 1980). Характерна для їх статевого апарату локалізація статевих залоз у небагатьох (2–5) сегментах. Всі відділи статевої системи – парні. До складу статевого апарату дощовиків входять сім'яники, сім'яні мішки, чоловічі вивідні протоки, яєчники, яйцеві мішки, жіночі вивідні протоки, сперматеки. Крім того, зі статевим апаратом зв'язані і такі придатки: поясок (клітелум), пеніальні і статеві щетинки. Гонади завжди зв'язані з дисепіметами, компактні і розвиваються під целотелієм.

Сім'яники представлені двома парами, які розташовані на передніх сегментах (X і XI), як виняток може бути одна пара (XI). Сім'яники гроноподібні, сягають до 1,0 мм, прикріплені попарно до целому передньої стінки сегмента. Після періоду статевої активності їх важко виявити.

Сперматозоїди дозрівають у сім'яних мішках. Формування сім'яних мішків відбувається в процесі випинання дисепіментів. Сім'яні мішки є спеціальними утворами, у яких відбувається дозрівання й нагромадження сперматозоїдів. Із них сперматозоїди потрапляють у сім'яні лійки.

Кількість пар сім'яних мішків, їх розміщення та будова – важливі ознаки для ідентифікації видів і родів. Сім'яних мішків може бути 4 в IX–XII, три – в IX, XI–XII або два – в XI, XII сегментах. Передні сім'яні мішки дещо менші від інших. Найбільшими є задні сім'яні мішки. Утворення їх

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

відбувається з розростання дисепімента XI/XII. Ці сім'яні мішки не тільки заповнюють порожнину XII сегмента, й подають назад дисепімент XII/XIII.

Біля задньої стінки дисепіментів (X, XI) розташовані великі парні, сильно складчасті статеві лійки. Іноді як виняток може бути лише одна пара. Їм властива іризація, з характерним перламутровим блиском. У деяких видів сім'яники і сім'япроводи оточені сім'яними капсулами, які розташовані під стравоходом (субезофагіально) у Lumbricus або захоплюють певні ділянки стравоходу (периезофагінальні капсули) в *Octolasium, Octodrilus*.

Сім'яні мішки, що містяться в сегментах XI і X, лежать спереду дисепіментів IX/X і X/XI, а сім'яні мішки сегментів XI і XII лежать за дисепіментами X/XI і XI/II. При такій структурі розташування сім'яних мішків сперматозоїди першої пари чоловічих гонад заповнюють перший і другий сім'яні мішки. Сперматозоїди другої пари сім'яників заповнюють третій і четвертий сім'яні мішки. Така структура сім'яних міхурів представлена у видів родів *Eisenia, Octolasion, Octodrilus*, проте вони трапляються у деяких видів *Allolobophora, Helodrilus, Kritodrilus, Dendrobaena.*

Редукція сім'яних мішків до трьох пар, що містяться в сегментах IX, XI і XII, трапляється у видів роду *Lumbricus*, а також *Allolobophora, Helodrilus, Dendrobaena, Dendrodrilus, Eiseniella, Fitzingeria*. Подальша редукція сім'яних мішків XI і XII сегментів відзначена у представників роду *Bimastus*, а також частково в *Allolobophora, Helodrilus, Dendrobaena, Dendrodrilus, Eiseniella, Fitzingeria, Kritodrilus*. У партеногенетичних осіб має місце редукція сім'яних мішків до двох і навіть трьох пар.

Яєчники. У всіх видів вони представлені однією парою і містяться на XIII сегменті на черевному боці у передніх дисепіментах. Це невеликий

Буценко Л. В. Іванців В. В.

грушкуватий орган, прикріплений по боках черевного нервового ланцюжка до переднього дисепімента.

Яйцепровід. На задньому дисепіменті XIII сегмента напроти яєчників розташовані дві статеві лійки. Короткий парний яйцепровід, який важко виявити, проходить скрізь XIV дисепімент і відкривається парним жіночим статевим отвором. Простатичні залози слабо виражені і представлені розкиданими клітинами. Вони локалізуються біля вивідного отвору.

Сім'япроводи прямі або скручені спірально. Від кожної лійки вони направляються до задньої частини тіла. Дві пари сім'япроводів у середній частині XII сегмента з'єднуються в непарні сім'япроводи. Обидва пролягають під целомічним епітелієм. Вони тягнуться до XV сегмента і відкриваються на бічних сторонах чоловічими статевими отворами. Рідше сім'япроводи відкриваються у сегментах XII, XIII або XIV (*Eiseniella tetraelra* Sav.), або сегментах XXII–XXVII, або в між сегментних борознах XXII/XXIII – XXVI/XXVII (Fitzingeria Zicsi).

Сім'яприймачі (сперматеки). Форма, будова, розміщення і кількість пар сім'яприймачів жіночої статевої системи є дуже важливими діагностичними ознаками (Попов, 2007; Пышкин, Апостолов, 1988). Сім'яприймачі розміщені в передньому кінці тіла в кількості від 2-х до 8 пар між сегментами V–XX. У більшості видів України вони представлені двома парами у сегментах IX і X. Проте зрідка зустрічаємо у видів три, чотири і навіть п'ять пар. І лише у представників роду *Octodrilus* Omodeo п'ять-сім пар сперматек. Цей орган може мати різну форму закритого простору: кулясту, яйцювату або грушкувату; сполучається із зовнішнім середовищем коротким проводом. Зовнішні отвори сім'яприймачів наявні в міжсегментних борознах.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

У видів або форм, що розмножуються партеногенетично, сім'яприймачі як такі відсутні. Крім того, між кількістю і розташуванням сім'яприймачів, між довжиною і розташування пояска (клітеліума), а також між формою і розміщенням пубертатних валиків існує тісна залежність. У видів з великою кількістю сім'яприймачів поясок видовжений, а пубертатні валики мають листкувату форму.

Кокони. Після декількох днів після копуляції поясок секретує кокон, де міститимуться яйця. Утворення кокона починається з виділення слизистої трубки навколо передніх сегментів тіла включно із сегментами пояска. Поясок виділяє щільний хітиноподібний матеріал, з якого формується стінка кокона. Зазначимо, що саме найбільш занурений шар клітин пояску виділяє альбумін. У просторі кокона він розташовується між стінкою кокона і поверхнею пояска.

Сформований кокон завдяки частим скороченням тіла сповзає до його переднього кінця. Під час проходження повз жіночі статеві отвори з них до кокона потрапляють яйцеклітини. Дещо ближче до передньої частини тіла, під час проходження над сім'яприймачами (сперматеками), з їхніх отворів під тиском випорскуються сперматозоїди, які перебували там після осіменіння партнерів. У коконі відбувається запліднення й утворення зигот. Без сумніву, що запліднення зовнішнє й здійснюється в коконі.

Кокон продовжує рухатися далі до переднього кінця тіла, згодом він покидає тіло і перебуває в ґрунті. Руйнування слизистої речовини кокона спричиняє його стискування. Одночасно відбувається герметизація кокона, який набуває яйцюватої форми.

У коконі відбувається ембріогенез, енергетичним матеріалом для нього слугує альбумін. Як правило, в коконі розвивається одне яйце, рідше два.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

Зазначимо, що в коконі може бути багато яйцеклітин, але вони не запліднюються. Зиготи ґрунтових олігохет зберігають ознаки спірального дроблення. Ембріогенез триває близько двох тижнів і більше.

Аномалії. В будові органів і систем у дощовиків трапляються відхилення від норми. Вони зумовлені поліплоїдією, а також ембріональними й регенераційними відхиленнями. Найчастіше аномалії трапляються в *Dendrodrilus rubidus i Eiseniella tetraedra*. Відхилення в дощовиків можна поділити на такі типи:

1) багатократне повторення окремих органів статевої системи. Це проявляється у збільшенні кількості сім'яників, сперматек, сім'яних мішків. У *Dendrobaena octaedra* відомі випадки наявності сім'яників у IX–XI сегментах і 2–6 пар яєчників в X–XIII сегментах. А в *Dendrodrilus rubidus, i Eiseniella tetraedra* мають місце знаходження трьох пар сперма тек;

2) відсутні органи статевої системи. У поліплоїдних *Dendrodrilus rubidus, Eiseniella tetraedra і Dendrobaena octaedra* часто відсутні сперматеки, сім'яники. За наявності тільки одної сперматеки він розміщується з лівої або правої частини тіла;

3) аномалії в розвитку й розміщенні другорядних статевих ознак. Другорядні статеві ознаки можуть займати не властиві їм розташування, форму, розвиток пубертатних валиків та клітелума. Такі аномалії відзначені у видів таких родів: *Dendrodrilus, Eiseniella, Eisenia, Lumbricus Dendrobaena, Allolobophora, Aporrectodea*. Проте найчастіше ми зустрічаємо їх у поліплоїдних видів – *Dendrodrilus rubidus, i Eiseniella tetraedra,* у яких ці аномалії становлять 3–5 % особин популяції. Зокрема, в *Eiseniella tetraedra* аномалії виражені у зміщенні клітеліума, пубертатних валиків, чоловічих статевих отворів. За наявності лише одного статевого отвору він може

Буценко Л. В. Іванців В. В.

розміщуватися з лівої чи правої сторони. Іноді зовсім відсутні чоловічі статеві отвори. Часто у видів роду *Dendrodrilus* є подвійний клітелум або він розпочинається на різних сегментах з лівої чи правої сторони.

4) аномалії, спричинені регенерацією органів і систем. Цей тип аномалії, мабуть, найбільш поширений у дощовиків. У випадку втрати задньої частини тіла регенерація супроводжується утворення двох хвостових частин, тобто відбувається біфуркація задньої частини тіла (*Aporrectodea caliginosa, A. longa, Dendrodrilus subrubicundus, Lumbricus rubellus, E. fetida*).

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

РОЗДІЛ 5.

Систематичний огляд дощових черв'яків фауни Правобережної України

5.1. Біорізноманіття дощових черв'яків фауни Правобережної України

Світова фауна дощових черв'яків сягає понад 300 видів. У межах Правобережної України ми відзначили 44 види. Представлені вони родинами *Lumbricidae і Criodrilidae*, які входять до групи *Megadrili*. На території України ця група складається майже повністю з представників родини *Lumbricidae*. Трапляється лише один вид родини *Criodrilidae,* через це наша робота присвячена люмбрицидам.

На цей час немає єдиної загальновизнаної системи поділу родини *Lumbricidae* на родові таксони. Систематики цієї групи ведуть інтенсивні пошукові роботи. Напрацювання останніх 15–20 років дають надію на те, що найближчим часом буде запропонована природна система поділу родини *Lumbricidae* на родові таксони.

5.1.1. Генезис родової діагностики в родині *Lumbricidae* Claus, 1876

Зазначимо, що в другій половині XIX століття систематика люмбрицидів була слабо розроблена. Поділ родини *Lumbricidae* на роди проводився за такими морфологічними ознаками, як топографія щетинок, форма сегментів, забарвлення тіла, розміщення пояска та пубертальних валиків (Eisen, 1874a). Пізніше запропонована система Г. Айзена (Eisen, 1874b) зазнала змін (Malm, 1877; Örley, 1885; Vaillant, 1889). Докорінну перебудову діагностики родових таксонів запропоновав Д. Роза (Rosa, 1884,

Буценко Л. В. Іванців В. В.

1893, 1893a). Він вніс до попередньої системи значні зміни в розмежуванні родових таксонів. Відповідно до запропонованої ним системи родини *Lumbricidae* до її складу входили роди *Allolobophora, Allurus, Lumbricus і Criodrilus*. Останній був помилково віднесений до *Lumbricidae* і пізніше виведений з цієї родини (Перель, 1979).

Згідно із системою Д. Рози рід *Allolobophora* включав декілька підродів, які раніше розглядалися як окремі роди: *Notogama* Malm, *Dendrobaena* Eisen, *Octolasium* Oerley. А з роду *Allolobophora* був виділений новий підрід *Eophila* (Rosa, 1893). Тут автор вперше використав такі діагностичні ознаки, як кількість сім'яних міхурів та розташування сім'яприймачів (сперматек).

Пізніше цю систему переглянутв В. Міхаельсен (Michaelsen, 1900 a). Переглядаючи систему Д. Рози, він за основу взяв ознаки, які були використані при діагностиці родів та підродів. Зауважимо, що внесені В. Міхаельсеном зміни в систему Рози підтримали олігохетологи і тривалий час ці зміни мали світове визнання.

У першій чверті XX століття до системи Д. Рози і В. Міхаельсена зміни й доповнення вніс П. Г. Свєтлов (1924). І в такому вигляді систему Д. Рози, В. Міхаельсена, П. Г. Свєтлова використовували до початку 50-х років XX століття.

Опісля В. Поп (Pop, 1941) зробив спробу використати діагностичні ознаки для ревізії системи родини люмбрицидів. Як діагностичні ознаки були використані розташування щетинок, забарвлення тіла, будова й розташування поздовжніх м'язів. Перегляд системи Д. Рози, В. Міхаельсена, П. Г. Свєтлова спричинив ліквідацію родів *Eophila* Mich., *Bimastus* Moore. Попри те, В. Поп переглянув межі родів *Dendrobaena* Eisen, *Allolobophora*

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

Eisen, *Eisenia* Malm em. Mich. Із трьох зазначених діагностичних ознак лише використання щетинкового апарату можна вважати одним з основних для діагностики родів.

Згодом Омодео (Omodeo, 1956) зробив спробу переглянути попередню родову систему люмбрицидів. Він запропонував такі таксономічні ознаки, як число хромосом, тип розташування м'язових волокон у поздовжніх м'язів шкірно-м'язового мішка, розвиток у 10-му сегменті травної системи вапнякових залоз і формування дивертикулів. Омодео відновив роди *Eophila* Mich., *Bimastus* Moore та дещо змінив і доповнив їхні діагнози.

Подальше розроблення родової системи люмбрицидів Омодео отримало розвиток у працях М. Б. Буше (Bouche, 1967, 1970, 1972) та Я. Д. Пліско (Plisko, 1973). М. Б. Буше (Bouche, 1972) вважає, що на сучасному рівні знань система дощових черв'яків має бути неминуче двоякою: повинні бути збірні роди з простими діагнозами, до яких легко можна віднести описаний вид, а з другого боку – «природні роди» зі складними діагнозами (цит. за Гиляров, Перель, 1973). Запропонована М. Б. Буше родова система люмбрицидів виявилася дещо довільною й нечіткою. Зокрема, виділений з роду *Allolobophora* рід *Nicodrilus* відрізняється тільки нелінійним розташуванням нефридіопорів. Звичайно, така ознака недостатня для родового діагнозу. Нечітке й довільне виділення родів зумовило неможливість складання визначальних таблиць для родів родини люмбрицидів (Гиляров, Перель, 1973). Проте вкажемо, що автор як родові ознак подає розміщення м'язових волокон у поздовжніх м'язах стінки тіла й опис будови тифлозолю – ознаки, які стали порівняно недавно використовуватись у систематиці люмбрицидів. Крім того, М. Б. Буше вводить нову таксономічну ознаку – характер розташування нефридіопорів.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

Новий підхід до діагностики родових таксонів запропонував Г. І. Гейтс (1969, 1975, 1975а). У 1969 р. автор зробив спробу побудувати родову систему таксонів на двох нових діагностичних ознаках – розташування й будова вапнякових залоз та морфологія нефридіальних міхурів, вилучивши інші діагностичні ознаки, якими раніше користувалися систематики. Залежно від будови вапнякових залоз він поділив люмбрицидів на три групи: а) *Dendrobaena, Eisenia, Eisenoides, Helodrilus* – у вапнякових залоз відсутні дивертикули; б) *Allolobophora, Satchellius, Dendrodrilus, Lumbricus, Eiseniella* – вапнякові залози мають «горизонтальні» дивертикули; в) *Octolasium, Bimastus, Aporrectodea, Murchieona* – «вертикальні» дивертикули. Г. І. Гейтс відносить люмбрицидів до різних родів залежно від того, мають вони дивертикули чи ні. Тобто цю ознаку він відніс у ранг родової ознаки.

Дещо пізніше Г. І. Гейтс уводить до діагнозу родів такі ознаки, як морфологію простоміума (головна лопать) та забарвлення тіла (Gates,1975 1985). Останню ознаку олігохетологи вважають мінливою. Автор не звернув уваги на те, що будова нефридіальних міхурів змінюється у багатьох видів при переході від передніх до останніх сегментів. Г. І. Гейтс подає нові діагнози для родів *Allolobophora* Eisen, *Bimastus* Moore, *Dendrobaena* Eisen, *Eisenia* Malm, *Eiseniella* Mich., *Lumbricus* L., відновлює рід *Aporrectodea* Oerley.

Оригінальний підхід до родової діагностики люмбрицидів належить Т. С. Перель. За основу вона взяла форму нефридіальних міхурів з урахуванням їхньої морфології від передніх до післяпояскових сегментів, а також орієнтацію нефридіальних міхурів відповідно до простоміума (Перель, 1974, 1976, 1977 (а, б), 1979). Своїми дослідженнями Т. С. Перель виділила дев’ять форм нефридіальних міхурів. Вона взяла до уваги розміщення

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

загнутої частини. Т. С. Перель у результаті дослідження фауни родини люмбрицидів СРСР виділила десять родів: *Octolasion* Örley, 1885; *Dendrodaena* Eisen, 1873; *Dendrodrilus* Omodeo, 1956; *Lumbricus* Linnaeus, 1758; *Helodrilus* Hoffmeister, 1845; *Aporrectodea* Örley, 1885; *Perelia* Easton, 1983; *Allolbophora* Eisen, 1874; *Eiseniella* Michaelsen, 1900; *Eisenia* Malm, 1877 (1991). Більшість олігохетологів Російської Федерації, а також країн колишнього СРСР користуються родовою діагностикою люмбрицидів, що її запропонувала Т. С. Перель (1979, 1991).

У Західній Європі олігохетологи меншу увагу звертають на морфологію та розташування нефридіальних міхурів. Зокрема, К. Каспчак (1986) у родовій діагностиці люмбрицидів подає лише п’ять форм нефридіальних міхурів: гакуваті, видовжені, дволопатеві, U-подібні, S-подібні. Проте він указує на важливість цієї таксономічної ознаки. Із 12 родів люмбрицидів Польщі автор застосовує лише для двох нефридіальні міхури як діагностичну ознаку: *Allolobophora, Helodrilus.*

У кінці 80-х років XX століття А. Зічі (Zicsi, 1978) вважав за доцільне виділити з роду *Dendrobaena* вид *D. platyura* в новий рід *Fitzingeria*. Основою послужило розташування чоловічих статевих отворів на 23–27 сегментах, а не на 15-му. Т. С. Перель (1979) з утворенням роду *Fitzingeria* незгідна і в монографічній праці дає цьому обґрунтування. Проте виділення роду *Fitzingeria* визнали К. Каспчак (1986), А. Зічі і Крістіан (1999).

А. Зічі (Zicsi, 1985) виділив із роду *Helodrilus* рід *Proctodrilus* (Zicsi, 1985). Дослідивши загальну будову видільної системи роду *Helodrilus,* він виявив, що в частини з них істотно відрізняється загальна будова. Власне рід *Proctodrilus* був виділений на основі загальної морфології нефридіальної системи.

Буденко Л. В. Іванців В. В.

А. Зічі і Крістіан (1999) подали своє бачення родової діагностики люмбрицидів. Роди *Allolobophora* й *Aporrectodea* об'єднані в *Allolobophora*; рід *Octolasion* розділений на *Octolasion* і *Octodrilus*. Автори надають велику увагу класичним ознакам, але, як і К. Каспчак, у родовій діагностиці люмбрицидів подають п'ять форм нефридіальних міхурів.

5.1.2. Систематичний огляд дощових черв'яків Правобережної України

Підтип: *Clitellata* Michaelsen, 1919

Клас: *Oligochaeta* Grube, 1850

Ряд: *Haplotaxida*

Тип *Annelidae* de Lamark, 1803

Підряд *Lumbricina*

Надродина *Lumbricoidea*

Родина: *Lumbricidae* Claus, 1876

Таблиця для визначення родин Megadrili, поширених в Україні й прилеглих країнах (Всеволодова-Перель, 1999).

1 (2). Статеві отвори ніколи не бувають розташовані в міжсегментних борознах. Чоловічі статеві отвори, за рідким винятком (*Eisenia tetraedra*, із родини *Lumbricidae*), розміщені позаду жіночих статевих отворів (14-й сегмент).

2 (3). Шлунок інтестинальний, добре розвинутий. Він розташований за сегментами гермафродитної статевої системи і займає 2–3 сегменти (17–19-й), рідко – тільки один 17-й сегмент…….....***Lumbricidae.***

3 (4). Інтестинальний шлунок відсутній або слабо розвинутий і

Буценко Л. В. Іванців В. В.

представлений деяким потовщенням стінок середньої кишки. Розміщується попереду сім'яників.

4. Чоловічі статеві отвори розташовані перед пояском, на 15-му сегменті. Спинні пори й сім'яприймачі відсутні. Поясок слабо виражений……***Criodrilidae.***

5.1.2.1. РОДИНА *CRIODRILIDAE* (Vejdovsky, 1884)

Criodrilus lacuum **(Hoffmeister, 1845)**

Довжина тіла 110–320 мм, ширина 3–5 мм. Форма тіла на поперечному перерізі трапецієподібна. Число сегментів 150–450. Головна лопать епілобічна (1/3), або зигоподібна, закрита. Забарвлення тіла коричневе, рідше зеленувате. Щетинки сильно зближені попарно. Папілярні утвори навколо щетинок **ab** містяться на 10-му, 11-му, 22-му, 23-му сегментах на папілах (Перель, 1979).

Спинні пори відсутні. Чоловічі статеві отвори розміщені на 15-му сегменті й оточені добре вираженими залозистими полями, які не заходять на сусідні сегменти. Сімяприймачі відсутні. Поясок слабо розвинутий. Він обіймає сегменти від 15–16-го до 27–32-го. Пубертатні валики і сперматеки відсутні. Сім'яники й лійки сім'япроводів вільні і містяться в 10-му й 11-му сегментах. Сім'яних міхурів 4 пари, розташовані в 9–12-му сегментах. На 13–15-му сегментах трапляються трубчасті сперматофори (Перель, 1979).

Яєчники містяться в 13-му сегменті, а яйцеві мішки добре розвинуті, частково розміщені в порожнині в 14-му сегменті.

Шлунок недорозвинутий і представлений потовщеними стінками кишечника 12–14-го сегментів. Він інтестинальний.

Крупні олігохети. Гідрофільні організми. Спорадично трапляються в

Буценко Л. В. Іванців В. В.

регіоні дослідження. Вид поширений у мулистому ґрунті річок, озер зі значним вмістом органічних решток. Ми знаходили олігохет у потічках і струмках, а також у місцях виходу ґрунтових вод на поверхню ґрунтів. Т. С. Перель (1979) відзначає поширення їх у солонуватих водоймах.

5.1.2.2. РОДИНА *LUMBRICIDAE* (Claus, 1876)

Таблиця для визначення родів родини дощових черв'яків

1. (5) Нефридіальні міхури добре розвинуті……
2. (3) Нефридіальні міхури відсутні……
3. (4) Щетинки сильно попарно зближені. Головна лопать проепілобічна або епілобічна. Пігментація відсутня. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті, оточені залозистими полями. Поясок охоплює сім–десять сегментів. Пубертатні валики у вигляді двох пар присосок, займають два сегменти. Спинні пори починаються із 4/5 міжсегментних борозен. Вапнякові залози займають 10-й і 11-й сегменти. В післяпоясковій частині нефридії об'єднані поздовжніми видільними каналами, які відкриваються в задній відділ кишечника. Сім'яних міхурів 2–4 пари. Сім'яприймачів – дві, рідко три пари, відкриваються на лінії щетинок **c** або дорзальніше. Сім'яники і їхні лійки сім'япроводів вільні. Сім'яних міхурів – чотири пари. Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка пучкуватого типу …….. ***Helodrilus*** **Hoffm**.
4. (3) Щетинки зближені попарно. Пігментація відсутня. Головна лопать епілобічна. Поясок охоплює 25–33 сегменти. Спинні пори починаються з 5/6 борозни. Чоловічі статеві отвори оточені добре розвинутими залозистими полями, які заходять на 14-й і 16-й сегменти. Сім'яприймачі відкриваються на лінії щетинок **cd**. Дві пари сім'яників вільно розміщені в 10-му, 11-му сегментах, а дві пари сім'яних міхурців

Буденко Л. В. Іванців В. В.

зосереджені в 11-му, 12-му сегментах. Видільна система голонефридіальна або ентеронефридіальна. Нефропори ззаду пояска відкриваються в латеральні збірні канали. Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка пучкуватого типу……..……***Proctodrilus* Zicsi**.

5. (11) Нефридіальні міхури гачкоподібні або U-подібні із загнутою частиною, розміщеною ззаду основної. Щетинки сильно зближені попарно. Головна лопать епілобічна. Пігментація відсутня або пурпурова, червонувато-бура. Поясок займає менше ніж десять сегментів. Пубертатні валики простягаються вздовж 4-х і більше сегментів. Сім'яприймачів – дві пари або більше. Отвори розташовані на лінії пучка щетинок **cd**, рідко дорзальніше. Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка перистого типу, рідше перехідного або пучкуватого типу ……..…***Aporrectodea* Öeley**.

6. (5) Нефридіальні міхури гачкоподібні або U-подібні із загнутою частиною, розміщеною спереду основної. Головна лопать епілобічна, рідко танілобічна. Пігментація зеленувато-бура, пурпурова або відсутня. Сім'яприймачі відкриваються не вище від лінії щетинок **cd**. Пубертатні валики представлені валиками, горбиками, присосками. Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка пучкуватого, рідше перехідного типу ……..*Allobophora* **Eisen**.

7. (6) Нефридіальні міхури гачкоподібні із загнутою частиною, яка розміщена позаду основної, а в післяпояскової частини іноді S-подібні або слабо загнутим уперед дистальним відділом основної частини. Головна лопать танілобічна. Пігментація покривів пурпурова. Щетинки сильно зближені попарно. Сім'яприймачів дві пари. Їхні отвори розташовані на лінії щетинок **cd** і відкриваються в 9/10, 10/11 міжсегментні борозни. Сім'яники і лійки сім'япроводів містяться у двох непарних субезофагінальних капсулах.

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

Поздовжні м’язи шкірно-м’язового мішка перистого типу ……*Lumbricus* **Linnaeus.**

8. Нефридіальні міхури в передній частині тіла сосископодібні або мішкоподібні. Сім’яприймачі відкриваються вище від лінії щетинок **d**.

9. (8) Нефридіальні міхури сосископодібні. Забарвлення жовто-буре, буре. Головна лопать про- або епілобічна. Тіло чотиригранне. Поясок закінчується на 27-му сегменті. Вапнякові залози з добре диференційованими дивертикулами в 10-му сегменті. Товстостінний м’язовий шлунок займає один сегмент (17, рідко 18). Чоловічі статеві отвори на 13-му, 14-му або 15-му сегментах. Сім’яприймачі 10-го і 11-го сегментів відкриваються в міжсегментних борознах 9/10 і10/11 вище лінії **d**. Сім’яники і лійки сім’япроводів вільні. Поздовжні м’язи шкірно-м’язового мішка перистого типу….....*Eiseniella* **Michaelsen**.

10. (9) Нефридіальні міхури (до 15–16-го сегментів) сосископодібні або мішкоподібні. Рідко трапляються види, які за пояском мають іншу форму. Щетинки сильно зближені попарно. Головна лопать епілобічна. Пігментація тіла пурпурова, рідше бура або відсутня. Отвори сім’яприймачів розташовуються вище від лінії щетинок **cd**. Вапнякові залози слабо розвинуті. Товстостінний м’язовий шлунок займає два сегменти (17-й і 18-й). Сім’яники і лійки сім’япроводів вільні. Сім’яних міхурів 4 пари, які розташовуються в 9–12-му сегментах. Поздовжні м’язи шкірно-м’язового мішка перистого або перехідного, рідко пучкуватого типу...…..*Eisenia* **Malm.**

11. (5) Щетинки не зближені попарно.

12. (11) Нефридіальні міхури окариноподібні, проте в декількох передніх сегментах гачкоподібні. Забарвлення тіла буре. Головна лопать епілобічна, рідко танілобічна. М’язовий шлунок розташований у 27-му і 28-

Буценко Л. В. Іванців В. В.

му або 28-му і 29-му сегментах. Сім'яприймачів 2 пара, розташовані в 10-му і 11-му сегментах, їхні зовнішні отвори відкриваються у 9/10, 10/11 міжсегментних борознах на лінії **c** чи **d** або **c** і **d**. Вапнякові залози мають добре розвинуті дивертикули в 10-му сегменті. Сім'яних міхурів – чотири пари. Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка перистого типу ……..……..……..…***Octolasion*** **Oerley**.

13. (12) Нефридіальні міхури гачкоподібі. Головна лопать епілобічна. Чоловічі статеві отвори в 15-му сегменті, залозисті поля відсутні. Пубертатні валики розташовуються уздовж всього пояска й часто розміщені за його межами. Сім'яприймачів п'ять – сім пар у 5–12-му сегментах. Зовнішні отвори сімяприймачів розміщені в міжсегментних борознах 5/6–12/13 на лінії щетинок **c**……..……..…….***Octodrilus*** **Omodeo**.

14. (13) Щетинки слабо зближені попарно. Нефридіальні міхури U–подібні. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті, залозисті поля навколо них розвинуті. Забарвлення фіолетово-червоне. Головна лопать епілобічна. Зовнішні отвори сім'яприймачів розташовані на лінії щетинок **c** або відсутні. Пубертатні валики займають 28–30-й сегменти. Вапнякові залози утворюють дивертикули в 10-му сегменті. Сім'яприймачів дві пари 9/10, 10/11 або вони відсутні. Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка перистого, пучкуватого типу……..…***Dendrodrilus*** **Omodeo.**

15. (14) Щетинки не зближені. Нефридіальні міхури сосископодібні, за пояском бісквітні. Забарвлення тіла фіолетове, червоно-фіолетове, пурпурове, коричневе. Головна лопать епілобічна. Поясок охоплює 6–8 сегментів. Пубертатні валики, які представлені горбиками, у більшості випадків закінчуються на 31-му сегменті або далі. Зовнішні отвори сім'яприймачів розташовані на лінії щетинок **d** або близько до лінії

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

дорзальних спинних пор. Вапнякові залози розташовуються в 11-му і 12-му сегментах. Сім'яники й лійки сім'япроводів вільні, рідко вони містяться в сім'яних капсулах. Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка перистого або перехідного, рідко пучкуватого типу……..***Denrobaena*** **Eisen.**

16. (15) Чоловічі статеві отвори розташовані в міжсегментальних борознах перших сегментів пояска (між борознами 12/13, 26/27), які слабо виражені. Залозисті поля навколо чоловічих статевих отворів відсутні. Головна лопать проепілобічна, епілобічна. Щетинки розташовані поодиноко. Поясок охоплює 6–7 сегментів. Пубертатні валики у вигляді бородавок знаходяться на 4–7 сегментах. Вапнякові залози розвинуті в 10–12-му сегментах. Нефридіальні міхури сосиско подібні. Сім'яприймачів 2–4 пари. Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка перистого типу...***Fitzingeria*** **Zicsi**.

5.1.2.3. Рід *HELODRILUS* (Hoffmeister, 1845 emed.Omodeo, 1953, emed. Perel, 1976)

Тіло циліндричне. Інколи в позапоясковій частині воно дещо сплющене. Забарвлення шкірно-м'язового мішка відсутнє. Головна лопать епілобічні або проепілобічна. Перша спинна пора міститься з 4/5 – 8/9 міжсегментної борозни. Щетинки сильно зближені попарно й розташовані парами в 4 ряди.

Чоловічі статеві отвори розташовані на 15-му сегменті. Залозисті поля навколо чоловічих статевих отворів добре розвинуті. Поясок охоплює 7–10 сегментів. Пубертатні валики представлені у вигляді присосок або горбиків.

Дисепіменти сегментів передньої частини тіла дещо потовщені. Вапнякові залози мають іноді сформовані кишені в 10-му і 11-му сегментах. Нефридіальні міхури відсутні. За поясковій частині нефридії об'єднані

Буценко Л. В. Іванців В. В.

поздовжніми видільними каналами, які відкриваються в задній відділ кишечника.

М’язовий шлунок розташований в 17-му й 18-му сегментах. Поздовжні м’язи шкірно-м’язового мішка пучкового типу.

Сім’яники й лійки сім’япроводів вільні. Сім’яприймачів – дві, рідко три пари, розташовуються вони в 9/11 або 9/10–11/12. Сім’яприймачі відкриваються в 9/10, 10/11 або 9/10– 11/12 міжсегментних борознах на лінії щетинок **c** або на дорзальній стороні. Сім’яних мішків 2–4 пари в сегментах 9–12.

Поздовжні м’язи шкірно-м’язового мішка пучкувого типу.

***Helodrilus cernosvitovianus* (Zicsi, 1967)**

Довжина тіла 32–75 мм, ширина – 3–4 мм. Число сегментів 78–130. Забарвлення відсутнє. Тіло циліндричне, хвостовий відділ розширений. Головна лопать проепілобічна. Спинні пори починаються з 4/5 міжсегментної борозни. Щетинки сильно зближені попарно.

Пучки щетинок **ab** на 11-му, 12-му або 13-му і на 29-му сегментах на папілах. Невеликі папіли наявні також на 23–28му сегментах. Чоловічі статеві отвори розташовані на 15-му сегменті з добре розвинутими залозистими полями, які не заходять на сусідні сегменти. Поясок охоплює 22-й, 23–29-й сегменти. Пубертатні валики розміщені на 26–28-му сегментах (Перель, 1979).

Дисепіменти переднього кінця тіла (5/6–9/10) дуже потовщені. Вапнякові залози містяться у 10–12-му сегментах. Вапнякові залози розташовані в 10–12-му сегментах.

Сім’яприймачі представлені двома парами й містяться в 10-му і 11-му

Буценко Л. В. Іванців В. В.

сегментах. Вони відкриваються в 9/10 і 10/11 міжсегментних борознах вище від щетинок **cd**. Сім'яні міхури представлені двома парами й розташовуються в 22-му і 12-му сегментах.

Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка пучкуватого типу.

5.1.2.4. Рід *PROCTODRILUS* (Zicsi, 1985)

Тіло циліндричне. Забарвлення шкірно-м'язового мішка відсутнє. Щетинки сильно зближені попарно й розташовані парами в чотири ряди. Головна лопать епілобічна. Спинні пори починаються з 4/5–5/6 міжсегментної борозни.

Чоловічі статеві отвори розташовані на 15-му сегменті. Залозисті поля навколо чоловічих статевих отворів добре розвинуті й заходять на сусідні сегменти.

Поясок охоплює 7–10 сегментів. Пубертатні валики представлені у вигляді присосок або горбиків. Сім'яприймачі відкриваються в 9/10, 10/11 або 9/10, 11/12 міжсегментних борознах на лінії щетинок **cd** або біля спинних пор.

Дві пари сім'яприймачів вільно розміщені в 10-му і 11-му сегментах. Дві пари сім'яних міхурів розміщені в 11-му, 12-му сегментах. Нефридіальні міхури й нефропори відсутні. Видільна система голонефридіальна та ентеронефрична. Нефридії позаду пояска відкриваються в загальні збірні канали, відкриваються латерально з кожного.

Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка пучкувого типу.

Proctodrilus tuberculatus (Černosvitov, 1935)

Довжина тіла 45–60 мм, ширина 2–3 мм. Число сегментів 110–149.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

Забарвлення тіла відсутнє. Тіло циліндричне. Головна лопать епілобічна. Спинні пори починаються з 4/5 міжсегментної борозни. За даними Л. Черносвітова (Černosvitov, 1935) вони починаються з 8/9 міжсегментної борозни.

Щетинки сильно зближені попарно. Пучки щетинок **ab** та іноді **cd** розміщені 10–12-му або 13-му і на 29-му сегментах на папілах (Перель, 1979). Вентральні щетинки 12–32-го сегментів мають добре розвинуті папіли (Černosvitov, 1935). Невеликі папіли наявні також на 23–28-му сегментах. Чоловічі статеві отвори розташовані на 15-му сегменті з добре розвинутими залозистими полями, які не заходять на сусідні сегменти.

Поясок охоплює 25-й, 26–33-й сегменти. Пубертатні валики містяться на 30–31-му або 31–32-му сегменті.

Дві пари сім'яних міхурів містяться в 11-му і 12-му сегментах. Дві пари сім'яприймачів розташовані в 10-му і 11-му сегментах. Їхні отвори відкриваються на лінії щетинок **cd**. Дисепіменти 5/6–8/9 потовщені. Вапнякові залози в 10-му й 11-му сегментах без дивертикулів (Жуков, Пахомов, Кунах, 2007).

Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка пучкового типу.

5.1.2.5. Рід *APORRECTODEA* (Örley, 1885)

Довжина фертильних особин варіює в межах 65–210 мм. Максимальна ширина в передпоясковій частині тіла сягає 4,5 мм. Ширина в ділянці пояска (не враховуючи пубертатних валиків) 4–5 мм. Число сегментів 104–248. Форма тіла циліндрична. Хвостовий кінець тіла сплюснутий. У передпояскових сегментах нефридіальні міхури гачкоподібні, а в післяпояскових – **S**-подібні. Щетинки зближені попарно. Забарвлення тіла

Буденко Л. В. Іванців В. В.

буре, коричневе, темно-коричневе, рожеве, зеленувато-чорне або відсутнє. Головна лопать епілобічна (1/3), відкрита. Спинні пори починаються з 4/5…12/13 міжсегментної борозни. Щетинки сильно зближені попарно.

Чоловічі статеві отвори відкриваються на 15-му сегменті. Вони оточені залозистими полями. Отвори сім'яприймачів відкриваються на рівні щетинок **c**, **cd** або біля спинних пор. Сім'яники й сім'яні лійки вільні. Сім'яних міхурів чотири пари, рідко – дві або три. Сім'яприймачів може бути більше ніж дві пари. Відкриваються вони на лінії пучка **cd**. Остання з них зв'язана дисепиментом 10/11.

Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка перистого, рідко перехідного або пучкуватого типу.

Таблиця для визначення видів роду ***Aporrectodea***

1(7). Пубертатні валики у вигляді присосок.

2(1). Пубертатні валики у вигляді облямівок і горбиків.

3(13). Поясок закінчується 35-м сегментом.

4(8).Пубертатні валики розміщуються на 31–33 сегментах.

5(6). Поясок охоплює з 26, 27-го по 34-й, 35-й сегменти. Пубертатні валики у вигляді горбиків знаходяться на 31-му і 33-му сегментах, які дотикаються. Забарвлення тіла буре, темно-буре. Рідко трапляються особини, у яких воно ясно-рожеве……..***Aporrectodea caliginosa.***

6(7). Поясок охоплює 26-й, 27-й, 28–33-й, 34-й, 35-й сегменти. Пубертатні валики містяться на 31–33-му сегментах, рідко 30-му, 31–33-му, ½ 34-го. Вони прямі, у вигляді облямівки. Тіло здебільшого має коричневе, буре забарвлення……....***Aporrectodea trapezoides.***

7(1). Поясок займає ½ 28-го, 28-й, 29–35-й, 36-й сегменти. Пубертатні

Буценко Л. В. Іванців В. В.

валики займають 31–33-й сегменти.…….……***Aporrectodea georgii.***

8(4). Пубертатні валики містяться на 32–34-му сегментах.

9(10). Пубертатні валики містяться на 32–34-му сегментах. Поясок охоплює 27-й, 29–34-й, 35-й сегменти. Перша спинна пора в 12/13 міжсегментній борозні……..……..…… ***Aporrectodea longa.***

10(9). Пубертатні валики починаються з 32-го сегмента і тягнуться до 34-го, 35-го сегмента пояска. Поясок охоплює 28-й, 29–35-й сегменти. Пігментація відсутня……..……***Aporrectodea jassyensis.***

11(8). Пубертатні валики починаються з 29-го сегмента.

12(11). Поясок охоплює 24-й, 25–31-й, 33-й сегменти. Пубертатні валики займають 29–31-й сегменти. Отвори сім'яприймачів відкриваються біля спинних пор……***Aporrectodea rosea.***

13(3). Поясок закінчується не ближче 42-го сегмента.

14(13). Поясок охоплює 37-й, 38–46-й, 47-й, 48-й, 49-й сегменти. Пубертатні валики розташовані на 43-му, 44-му, 48-му, 49-му сегментах ……..… ***Aporrectodea dubiosa.***

Aporrectodea caliginosa **(Savigny, 1826)**

Довжина тіла статевозрілих особин 50–174 мм. Максимальна ширина тіла в передпояскові частині – 3–4,2 мм, ширина пояска може сягати 5 мм. Форма тіла циліндрична, іноді злегка сплющена. Кількість сегментів становить 107–183. Дещо іншу кількість сегментів указують К. Каспчак (1986) – 55–208, Т. С. Перель (1979) – 104–248. Забарвлення тіла буре, темно-буре, рідше ясно-рожеве. Трапляються особини, у яких передня частина тіла коричнева, а іноді забарвлення відсутнє. Забарвлення пояска буро-оранжеве, оранжеве, жовте, рідко темно-коричневе, ясно-оранжеве.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

Головна лопать епілобічна, закрита й заглиблена на 1/3–1/2 довжини перистома. Перша спинна пора міститься на 9/10, рідко 8/9 міжсегментної борозни. Сегменти 1–9 або 1–10 дуже довгі й гладкі. Передпояскові сегменти (від 9) часто мають по три кільцевих перетяжки.

Щетинки сильно попарно зближені. Формула щетинкового апарату за пояском: **aa : ab : bc : cd : dd** = 30 : 4 : 20 : 3 : 85. Папілярні утвори навколо щетинок **a** і **b** добре виражені на 9, 10, 11, 16 сегментах. Папіли на пояску найчастіше трапляються 30-му, 32-му, 34-му сегментах. Рідко бувають папіли на 30-му, 32-му, 33-му, 34-му, 28-му, 29-му, 33-му сегментах пояска. Іноді папіли на пояску відсутні.

Жіночі статеві отвори є на 14-му сегменті й відкриваються вище від **b** щетинок. Чоловічі статеві отвори розташовані на 15-му сегменті. Залозисті поля навколо них добре розвинуті й переходять на сусідні сегменти.

Поясок охоплює з 26-го, 27-го по 34-й, 35-й сегменти. Проте найчастіше поясок охоплює 27–34-й або 28–35-й сегменти (8–9 сегментів). Пубертатні горбики розташовані на 31-му і 33-му сегментах, які заходять на 32-й сегмент. Зазначимо, що вони між собою розділені поперечною борозною.

Сім'яприймачі в кількості двох пар розташовані в 9-му і 10-му сегментах. Зовнішні отвори їх відкриваються в 9/10, 10/11 на лінії щетинок **c** і **d**. Булавоподібні сперматофори ми відзначили на пояскових сегментах. Чотири пари сім'яних мішків розташовані в 9–12-му сегментах. Дві перших пари дещо менші від третьої і четвертої, які містяться в 11-му і 12-му сегментах. Величина і форма сім'яних мішків мінлива.

Дисепіменти 5/6–9/10 потовщені. Вапнякові залози утворюють дивертикули в 10-му сегменті. Воло займає 15–16-й, а шлунок – 17–18-й

Буценко Л. В. Іванців В. В.

сегменти. Тифлозоль овальний, властиві глибокі складки. Він займає велику частину просвіту кишечника. Співвідношення площі тифлозолю до просвіту кишечника 1: 0,2. Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка перистого типу.

Aporrectodea trapezoides **(Duges, 1828)**

Довжина тіла статевозрілих особин 59–173 мм. Максимальна ширина тіла в передпоясковій частині – 3–4,2 мм, ширина пояска може сягати 5,5 мм. Форма тіла циліндрична, іноді злегка сплющена. Кількість сегментів становить 113–166. Дещо іншу кількість сегментів указують К. Каспчак (1986), Т. С. Перель (1979).

Забарвлення тіла коричневе, темно-буре, буре, темно-коричневе, коричнево-буре, тобто воно має здатність мінятися в широких межах. Можна стверджувати, що наявна тенденція до її потемніння. У порівнянні з *Aporrectodea caliginosa* воно трапляється дуже рідко. Цей процес властивий лише передній частині тіла. Більшість особин *Aporrectodea trapezoides* мають з коричневу барву тіла в передній частині. Поясок – буро-оранжевий, темно-коричневий, коричневий, трапляються також інші барви (оранжева, жовта, яскраво-оранжевата, рожево-біла).

Головна лопать епілобічна, закрита й заглиблена на 1/3–1/2 довжини перистома. Перша спинна пора міститься в 8/9 – 9/10 міжсегментній борозні.

Щетинки сильно попарно зближені. Формула щетинкового апарату за пояском: **aa : ab : bc : cd : dd** = 42 : 4 : 25 : 3 : 92.

Папілярні утвори навколо щетинок **a** і **b** добре виражені на 9-му до 13-го сегмента, рідко трапляються в 14-му сегменті. На пояску вони розташовані на 30-му, 32-му, 33-му, 34-му сегментах або на 29-му, 30-му, 31-му, 32-му, 33-му, 34-му.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

Жіночі статеві отвори розміщені на 14-му сегменті й відкриваються вище від **b** щетинок. Чоловічі статеві отвори розташовані на 15-му сегменті. Залозисті поля навколо них добре розвинуті й переходять на сусідні сегменти.

Поясок охоплює 26-й, 27-й, 28–34-й або 27–35-й сегменти. Розташування пояска – на 27–34-му або на 27–35-му сегментах. Пубертатні валики розташовані на 31–33-му сегментах. Вони прямі у вигляді облямівки. Забарвлення буре, коричневе.

Сім'яприймачі в кількості двох пар розташовані в 9-му і 10-му сегментах. Їхні зовнішні отвори відкриваються в 9/10, 10/11 на лінії щетинок **c** і **d**. Булавоподібні сперматофори відзначені нами на пояскових сегментах. Чотири пари сім'яних мішків розташовані в 9–12 сегментах.

Дисепіменти 5/6-9/10 потовщені. Вапнякові залози утворюють дивертикули в 10–11-му сегментах. Воло займає 15–16-й, а шлунок – 17–18-й сегменти. Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка перистого типу.

Цей вид потрібно розглядати як два члени поліплоїдного ряду, а саме як триплоїди, і тетраплоїди з хромосомним числом відповідно 54 і 72 (Аристанов Перель, 1985, 1993). Морфологічно члени поліплоїдного ряду між собою не відрізняються. *Aporrectodea trapezoides* щодо до *A. caliginosa* мають темніше забарвлення шкірно-м'язового мішка, морфологічно відмінні пубертатні валики. Поверхня тіла інтенсивно іридує в порівнянні з диплоїдним видом.

Дослідження видового комплексу *Aporrectodea (superspecies) caliginosa* з використанням трьох підходів (каріологічного, біохімічного генного маркування й морфологічного аналізу), що їх провели О. В. Гарбар, Р. С. Власенко, С. В. Межжерин (2007), дало підставу поділу його на два види –

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

Aporrectodea caliginosa і Aporrectodea trapezoides. Раніше вважалося, що вид представлений двома формами: *Allolobophora caliginosa* (Sav.) *f. typica, Allolobophora caliginosa* (Sav.) *f. trapezoides* (A. Dug.). За даними О. В. Гарбара, Р. С. Власенко, С. В. Межжерина (2007) *Aporrectodea trapezoides* в Україні має триплоїдну структуру геному і є поліклональним утворенням з 29 генетичними формами. Проте насправді їх набагато більше (153, 154, Власенко). Тут потрібно зазначити той факт, що за кількісними морфологічними ознаками види майже не відрізняються, проте різняться за ознаками якісними. Зокрема, *Aporrectodea trapezoides* має темніше забарвлення, а пубертатні валики, розташовані на 31–33-му сегментах, представлені у вигляді облямівок.

***Aporrectodea georgii* (Michaelsen, 1890)**

Тіло циліндричне. Довжина тіла 24–66 мм, ширина – 2,5–4 мм. Число сегментів 25–105.Форма тіла кругла, забарвлення – буре, світло-буре, буро-оранжеве або відсутнє. Пігментація пояска білувата, безбарвна. Передротова лопать епілобічна, відкрита, заглиблена на 1/3-1/2 перистома. Перша спинна пора міститься в 4/5 міжсегментної борозни. Щетинки сильно зближені попарно. Щетинки пучка **ab** 8-го сегмента та **ab** і **cd** 9-го сегмента на папілах, проте вони можуть міститися на 9-му, 10-му, 11-му сегментах.

Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті. Вони оточені залозистими полями, які не заходять на сусідні сегменти.

Поясок починається з 1/2 28-го, 28-го, 29-го і закінчується на 35-му, 36-му сегментах. Пубертатні горбики у вигляді присосок на 31–33-му сегментах. Поясок охоплює з 28-го, 29-го до 35-го, рідко 36-го сегментів. Пубертатні горбики розташовані на 31-му й 33-му сегментах. Вони мають форму

Буценко Л. В. Іванців В. В.

присосок. Сім'яних міхурів – чотири пари, розташовуються вони в 9-12-му сегментах. Дві пари сім'яприймачів відкриваються в 9/10 міжсегментних борознах на лінії щетинок **cd**.

Вапнякові залози з добре вираженими дивертикулами в 10-му сегменті.

Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка перистого типу.

***Aporrectodea longa* (Ude, 1826)**

Довжина тіла 90–160 мм, ширина – 6–8 мм. Число сегментів 160–210. Тіло циліндричне, його задній кінець сплющений. Забарвлення дорзальної сторони тіла буре, темно-коричневе, коричнево-сіре, вентральна сторона ясно-бежева. Покриви тіла мають здатність до іризації. Поясок забарвлений в ясно-бурий, темно-коричневий, рідко в рожевий або ясно-червоний колір.

Головна лопать епілобічна й заглиблена в 1/2–1/3 довжини перистома. Перша спинна пора міститься в 12/13 міжсегментній борозні. Сегменти мають по три кільцевих перетяжки.

Щетинки сильно зближені попарно. Покриви біля щетинок пучків **ab** 9-го, 10-го і 11-го сегментів потовщені й залозисті. Щетинки пучків **ab** 31-го, 33-го й 34-го сегментів на папілах. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті. Вони оточені залозистими полями. Інколи захоплюють сусідні сегменти.

Поясок з 27-го, 28-го по 35-й сегмент (8-9 сегментів). Пубертатні валики у вигляді облямівки, розташовані на 32-34-му сегментах. Сім'яних міхурів чотири пари, розташовані вони в 9–12-му сегментах. Сім'яприймачі представлені двома парами, які розташовані в 9/10 сегментах. Їхні зовнішні отвори відкриваються в 9/10, 10/11 міжсегментних борознах на лінії щетинок **cd**.

Дисепіменти 6/7–9/10 потовщені. Вапнякові залози з дивертикулами в

Буценко Л. В. Іванців В. В.

10-му сегменті. Поздовжні м’язи шкірно-м’язового мішка перистого типу.

***Aporrectodea jassyensis* (Michaelsen, 1891)**

Форма тіла циліндрична, задній кінець має обрубаний вигляд. Довжина тіла 60–107 мм, ширина – 2–6 мм. Число сегментів 76–125. Пігментація тіла молочно-біла, ясно-сіра або відсутня. Головна лопать епілобічна; вона заглиблена на 1/3–1/2 перистома, відкрита або закрита. За даними Квавадзе (1985) – відкрита. Перша спинна пора міститься в 4/5 міжсегментної борозни. Щетинки сильно зближені попарно. Формула щетинкового апарату за пояском: **aa : ab : bc : cd : dd** = 48 : 4 : 24 : 4 : 105. Щетинки a, b 11–13, 29 сегментів на папілах. Іноді папіли містяться також на 27-му, 28-му, 31-му і 35-му сегментах.

Жіночі статеві отвори на 14-му сегменті, вище від щетинок b. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті, залозисті поля частково заходять на сусідні сегменти. Поясок охоплює 28-й, 29–35-й або 29–35-й сегменти. За даними К. Каспчака (1986) іноді поясок починається з 26-го чи 27-го сегментів. Пубертатні валики розташовані на сегментах 31, 32-34, рідко ½ 35-го, 35-му.

Сім’яних міхурів чотири пари. Вони розташовані в 9–12-му сегментах. Дві пари сім’яприймачів містяться в 19-му і 11-му сегментах. Їхні капсули наполовину занурені в шкірно-м’язовий мішок. Протоки їхні відкриваються в 9/10, 10/11 міжсегментні борозни на лінії щетинок **cd**. Дископодібні сперматофори трапляються на сегментах 29–33.

Дисепіменти 6/7–11/12 значно потовщені. Вапнякові залози займають 10-й, 11-й сегменти. В 10-му сегменті вони утворюють дивертикули. Воло займає 15–16-й сегменти, м’язовий шлунок – 17–18-й сегменти. Тифлозоль грушоподібний.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

Поздовжні м’язи шкірно-м’язового мішка перистого типу.

***Aporrectodea rosea* (Savigny, 1826)**

Тіло циліндричне, хвостовий кінець тіла слабо сплющений. Його довжина 30–145 мм, ширина – 2–7 мм. Число сегментів 70–173. Забарвлення тіла відсутнє або ясно-бежеве зі слабким відтінком рожевого. Поясок безбарвний або яскраво-оранжевий, ясно-оранжевий, червоний. Головна лопать епілобічна, заглиблена на 1/3–1/2 перистома, закрита.

Перша спинна пора міститься в 4/5 міжсегментній борозні. Щетинки малі, тонкі, іноді важко їх виявити. Вони сильно зближені попарно. Формула щетинкового апарату за пояском: **aa : ab : bc : cd : dd** = 32 : 3 : 18 : 3 : 50.

Папілярні утвори навколо щетинок **a** і **b** або **b** і **c** добре виражені на 9–14-му сегментах. Інколи вони розташовані на пояскових сегментах парами або на декількох сегментах одночасно.

Жіночі статеві отвори розміщені на 14-му сегменті вище від щетинки **b**. Чоловічі статеві отвори розташовані на 15-му сегменті. Залозисті поля навколо чоловічих статевих отворів мають різний ступінь розвитку та форму, іноді переходять на сусідні сегменти.

Поясок *A. rosea* в середній частині розширюється на боки. Він охоплює сегменти 24, 25, 26–31, 32, 33. Найчастіше поясок займає 24–32-й або 25–32-й сегменти. Пубертатні валики у формі облямівок розташовані на 29–31-му сегментах, які можуть різною мірою виступати на краях пояска.

Воло займає 15–16-й, а м’язовий шлунок – 17–18-й сегменти. Тифлозоль дволопатевий. Сім’яних міхурів 4, рідше 3 або 2 пари; розташовані вони в 9-му, 10-му, 11-му, 12-му сегментах. Сім’яприймачі містяться в 9-му, 10-му сегментах. Їхні протоки відкриваються в міжсегментні борозни 9/10, 10/11 на дорзальній стороні тіла, біля лінії

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

спинних пор. Часто вони відсутні.

Вапнякові залози утворюють дивертикули в 10-му сегменті. Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка перехідного типу.

Aporrectodea rosea представлений чотирма хромосомними расами – 2n, 3n, 6n, 8n (Гарбар, Власенко, Межжерин (2007) б). Поліплоїдні апоміктичні форми характеризуються ступенем плоїдності до восьми хромосомних наборів (Викторов, 1993). Надзвичайно високий ступінь генетичної різноманітності цього виду, ймовірно, зумовлений високою мутабельністю геному, що призвело не тільки до утворення численних генетичних форм, а й різноплоїдних форм та різноплоїдних рас. Причому найчисленнішими є особини з потрійним набором хромосом (близько 73 % досліджених особин) (Власенко, 2008).

Як з'ясувалось у результаті аналізу, значна морфологічна гетерогенність цього виду досить чітко корелюється з клональною різноманітністю. Для клонів досліджених у межах однієї популяції, були виявлені набори ознак, що дають можливість їх ідентифікувати. Характерно, що за якісними ознаками вони розмежовуються виразніше, ніж за сукупністю лінійних параметрів.

Я. Д. Пліско (Plisco, 1973) вказує, що цей вид представлений трьома формами: *A. rosea f. typical, f. bimastoides, f. interposita*. Їхній опис подаємо за автором

Aporrectodea rosea f. typica. Довжина тіла особинт варіює в межах від 41 до 120 мм (звичайно від 50 до 80 мм). Ширина тіла біля пояска 3–7 мм. Кількість сегментів 91–173. Проте більшість особин цієї форми мали від 140 до 160 сегментів.

Чоловічі статеві отвори розташовані на 15-му сегменті. Залозисті поля

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

навколо чоловічих статевих отворів розвинуті слабо й ніколи не переходять на сусідні сегменти. Поясок охоплює 7–9 сегментів (від 25 до 33). Пубертатні валики розташовані на 29–31-му сегментах і виступають на боки.

Сім'яні мішки представлені двома або трьома і навіть чотирма парами, які розташовані в 11-му, 12-му або 9-му, 11-му і 12-му і навіть 9-му, 10-му, 11-му, 12-му сегментах. Сіміприймачі представлені двома парами в 9-му і 10-му сегментах.

Aporrectodea rosea f. bimastoides **(Cognetti, 1901).** Довжина тіла варіює від 20 до 48 мм, ширина 2–3,5 мм. Кількість сегментів 71–137. Більшість особин цієї форми мало довжину 20–30 мм і 110–129 сегментів (Plisco, 1965 а).

Чоловічі статеві отвори розташовані на 15-му сегменті. Залозисті поля навколо чоловічих статевих отворів добре розвинуті й містяться на 14-му, 15-му, 16-му сегментах переходять на сусідні сегменти. Поясок охоплює 7–8 сегментів (від 25-го до 33-го). Пубертатні валики розташовані на 29–30-му сегментах і виступають на боки.

Сім'яні мішки представлені двома, трьома або чотирма парами, які розташовані в 11-му, 12-му, або 9-му, 11-му і 12-му і навіть 9-му, 10-му, 11-му, 12-му сегментах. Сім'яприймачі відсутні.

Aporrectodea rosea f. interposita **(Plisco, 1965).** Довжина тіла 20–60 мм, ширина 2–4 мм. Кількість сегментів 71–160. Ця форма з погляду на кількісні величини морфологічних ознак тіла і кількість сегментів займає середні значення між *f. bimastoides i f. typica*. Розвиток залозистих полів навколо чоловічих статевих органів представлені різною величиною і формою. Папілярні утвори навколо щетинок **a** і **b** або **b** і **c** добре виражені на 9-му, 10-му 11-му, 12-му, 23-му або 24-му. Поясок охоплює 7–9 сегменти.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

Пубертатні валики розташовані на 29 – 1/2 31 сегменту. Сім'яні мішки в кількості двох або чотирьох пар містяться в 11-му і 12-му сегментах або 9-му, 10-му, 11-му, 12-му сегментах. Сім'яприймачі розташовані в 9-му і 10-му сегментах.

***Aporrectodea dubiosa* (Öerley, 1880)**

Форма тіла циліндрична. Поперечний переріз заднього кінця тіла трапецієподібний. Довжина статевозрілих особин 85–192 мм, максимальна ширина в передпоясковій частині 6–7 мм, ширина в ділянці пояска 6–8 мм. Число сегментів 197–284. Забарвлення тіла статевозрілих особин зеленувато-чорне, зелено-чорне, сіро-зелене. Забарвлення пояска зеленувато-сіре.

Головна лопать епілобічна, закрита. Перша спинна пора розміщена в 3/4 або 4/5 міжсегментній борозні. Щетинки сильно зближені попарно. Чоловічі статеві отвори містяться на 15-му сегменті. Вони оточені залозистими полями, які заходять на сусідні сегменти. Поясок розташований на 37–47-му, 38–48-му або 38–49-му сегментах. Пубертатні валики розміщені з 43-го по 48-й сегменти.

Сім'яні міхури представлені чотирма парами. Вони розташовані в 9–12-му сегментах. Сім'яники представлені трьома парами в 9-му, 10-му, 11-му сегментах. Сім'яприймачі представлені трьома парами, які розташовані в 9-11-му сегментах. Їхні капсули наполовину занурені в шкірно-м'язовий мішок і відкриваються в 8/9, 9/10, 10/11 міжсегментних борознах, на відміну від літературних даних, на лінії щетинок **cd** (Всеволодова-Перель, 1997; Перель, 1979; Christian, Zisi, 1999).

Дисепіменти 6/7–12/13 слабо потовщені, а 13/14 і 14/15 – дуже потовщені. Вапнякові залози розвинуті в 10-му сегменті, добре виражений

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

дивертикул. Воло займає 15–16-й сегменти. О. В. Попов (2008) вказує на розміщення його у кримської популяції в 16-му сегменті. М'язовий шлунок міститься у 17–18-му сегментах. Тифлозоль овальний і займає майже весь просвіт кишечника.

Дослідженнями генетичної структури різних популяцій *Aporrectodea dubiosa* (С. В. Межжерин, А. В. Гарбар, Р. П. Власенко і інших, 2018) встановлено високу відповідність емпіричного й теоретичного розподілу генотипів цього виду. Це вказує на його амфіміктичність. Автори зауважують, що інші досліджувані особини виявились диплоїдними (2n=32, n=16). Проте інші представники роду *Aporrectodea* характеризуються базовим числом хромосом n=18. А тому цей показник у більшості випадків є видоспецифічною ознакою. Дослідники вважають, що *Aporrectodea dubiosa* має належати до іншого роду чи навіть іншої родини.

Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка пучкуватого типу.

5.1.2.6. Рід *ALLOLOBOPHORA* (Eisen, 1987)

Тіло циліндричне, інколи за пояском слабо сплющене. Забарвлення тіла зеленувато-буре, пурпурове, зрідка відсутнє. Представникам роду властива значна мінливість забарвлення тіла. Проте воно може бути відсутнє.

Передротова лопать епілобічна, відкрита, рідко трапляється танілобічна. Перша спинна пора відкривається в міжсегментній борозні 2–22 сегментів.

Щетинки попарно зближені й розташовуються чотирма рядами. Чоловічі статеві отвори містяться на 15-му сегменті. Залозисті поля навколо чоловічих статевих отворі мають різний ступінь розвитку. Вони розміщені в межах 15-го сегмента або заходять на сусідні сегменти – 14-й, 16-й, проте

Буценко Л. В. Іванців В. В.

можуть бути й відсутні.

Поясок розташовується між 20 і 25 сегментами й охоплює 5–23-й сегменти (Каспчак, 1986). Пубертатні валики представлені у вигляді потовщення або присосок на 2–11-му сегментах.

Дисепіменти сегментів передньої частини тіла (до 14) є потовщеними. Вапнякові залози мають різний ступінь розвитку дивертикул, які містяться у 10-му або 11-му сегментах.

Нефридіальні міхури гачкоподібні або майже U-подібні.

Сім'яники й сім'яні лійки вільні, рідко сім'яні лійки містяться у двох сім'яних капсулах. Сім'яприймачі представлені 2–3-ма, рідко 3–5-ма парами. Вони знаходяться в 9 і 10, 10 і 11, 9, 10 і 11 або 9–13. Зовнішні отвори сім'яприймачів містяться в 8/9, 9/10 і 10/11, 9/10 і 10/11 або 8/9–12/13 на лінії щетинок **a** і **b** або **c i d**. Іноді вони розміщені на дорзальній стороні. У партеногенетичних видів сім'яприймачі частково редуковані або вони відсутні.

Кількість сім'яних мішків у представників роду *Allolobophora* варіює від 2-х до 4-х пар. Вони містяться у 9–12-му сегментах.

Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка представлені пучкуватим, перистим і перехідним типами.

Таблиця для визначення видів роду *Allolobophora*

1(2). Головна лопать проепілобічна

2(4). Головна лопать епілобічна

3(1). Сім'яних міхурів дві пари. Вони містяться в 11-му і 12-му сегментах. Поясок займає від 25-го, 26-го по 34-й сегменти. Пубертатні валики представлені двома горбиками, які займають 30–32-й сегменти…….***Allolobophora leoni* Mich.**

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

4(2). Сім’яприймачів 2–3 пари.

5(4). Сім’яприймачів 3–5 пари.

6(4). Сім’яприймачів 2 пари, сім’яних міхурів 4 пари. Вони містяться в 9–12-му сегментах. Вапнякові залози в 10-му, 11-му сегментах. Пубертатні валики починаються з 28, 29–32, 33, 34 сегмента. Поясок міститься на 23-му, 24-му, 25–33-му, 34-му, 35-му, 36-му сегментах ……..…..…***Allolobophora carpathica*** **Rosa.**

7(4). Сім’яприймачів 3 пари в 9–12-му сегментах. Пубертатні валики представлені трьома присосками у 31-му, 33-му, 35-му сегментах. Поясок займає 29–37-й сегменти. Вапнякові залози з дивертикулами в 10-му сегменті ……..…… ***Allolobophora chlorotica*.**

8(4). Сім’яприймачів 3–5 пар, які відкриваються в міжсегментні борозни 9/10–11/12, 12/13, 13/14 на лінії щетинок **cd**. Пубертатні валики починаються на 28-му або 29-му сегменті. Поясок закінчується на 36-му, 37-му, 38-му або 39-му сегменті…….. ***Allolobophora sturanyi***.

Allolobophora leoni **Michaelsen, 1981**

Форма тіла циліндрична, за пояском сплющена. Довжина тіла 70–137 мм. Ширина 5–8 мм. Число сегментів 148–180. Забарвлення перших 15–17 сегментів слабо-рожеве, інші сегменти безбарвні або тіло повністю безбарвне. Головна лопать проепілобічна. Спинні пори починаються з 4/5 міжсегментної борозни.

Щетинки сильно зближені попарно (Шапкарев, с. 88). Щетинки пучка **ab** 11–13-го і 27–29-го сегментів міститься на папілах. Чоловічі статеві отвори розміщені на 15-му сегменті. Вони оточені залозистими полями, які не виходять на сусідні сегменти. Жіночі статеві отвори містяться на 14-му

Буценко Л. В. Іванців В. В.

сегменті. Поясок займає 25–34-й або 26–34-й сегменти. Пубертатні валики представлені у вигляді великих горбиків, які містяться на 30-му і 32-му сегментах. Їхні основи дотикаються на 31-му сегменті.

Сім'яприймачі представлені двома парами, які відкриваються на лінії щетинок **cd** в 9/10, 10/11 міжсегментні борозни. Т. С. Перель (1979) вказує на те, що інколи вони можуть мати подвоєні ампули. Сім'яні міхурці представлені двома парами. Вони містяться в 11-му й 12-му сегментах.

Дисепіменти передньої частини тіла (до 9/10) дуже потовщені. Воло займає 15–16- сегменти. М'язовий шлунок розташований у 17–18-му сегментах. Вапнякові залози з добре вираженими дивертикулами в 10-му сегменті.

Основна частина нефридіальних міхурів представлена двома частинами, які між собою з'єднані тонкою трубкою з гофрованими стінками (Перель, 1979).

***Allolobophora carpathica* Cognetti, 1927**

Тіло циліндричне. Довжина тіла 65–185 мм, ширина 8–13 мм. Число сегментів 80–216. Забарвлення тіла темно-сіре, коричневе. Передротова лопать епілобічна. Перша спинна пора міститься в 4/5, рідко 3/4 міжсегментній борозні, дуже потовщеній. Папілярні утвори навколо щетинок **a** і **b** добре виражені на сегментах 9–13-му, 26-му, 27-му, 35-му або 36-му, інколи також навколо щетинок **c** і **d** на 11-му сегменті. Поодинокі або парні папілярні утвори можуть розміщуватися на окремих або парних сегментах. Чоловічі статеві отвори розташовані на 15-му сегменті. Вони оточені розвинутими залозистими полями.

Поясок міститься на 23-му, 24-му, 25–33-му, 34-му, 35-му, 36-му

Буценко Л. В. Іванців В. В.

сегментах і охоплює 9–14 сегментів. Пубертатні валики у вигляді горбиків знаходяться на ½ 28-го, 29–32-му, 33-му, 34-му сегментах.

Дисепіменти передньої частини тіла аж до 13/14 дуже потовщені. Стравохід займає ½ 10-го, 11-го сегментів, що розширені і мають пластинчасту будову. Сім'яприймачі розташовані на двох сегментах (9-й і 10-й). Їх отвори відкриваються в 9/10, 10/11 міжсегментні борозни на лінії щетинок **cd**. Сім'яні міхурці представлені чотирма парами. Вони містяться в 9–12-му сегментах.

Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка пучкуватого типу.

***Allolobophora chlorotica* (Savigny, 1826)**

Довжина тіла 37–80 мм, ширина 4–5 мм. Число сегментів 72–129. Форма тіла циліндрична. Забарвлення тіла дуже мінливе, найчастіше дорзальна сторона тіла зелена, бура, коричнево-зелена, сіра, жовта, сіро-жовта, жовто-зелена, ясно-рожева або забарвлення відсутнє (Kasprzak, 1986). Форма тіла циліндрична. Головна лопать епілобічна, відкрита й заглиблена на ½ довжини перистома. Спинні пори починаються з 4/5 міжсегментної борозни. Дисепіменти 6/7–13/14 дещо потовщені. Передні сегменти гладкі і дещо довші від інших. З 8-го сегмента вони мають по три кільцевих перетяжки. Щетинки сильно зближені попарно, за пояском **aa : ab : bc : cd : dd** = 40 : 5 : 27 : 4 : 72 (Квавадзе, 1985). Папілярні утвори навколо пучків щетинок добре виражені, найчастіше в пояскових сегментах, рідше передпояскових.

Чоловічі статеві отвори розташовані на 15-му сегменті. Вони оточені залозистими полями, які заходять на сусідні сегменти. Жіночі статеві отвори на 14-му сегменті, вище від щетинок **b**. Поясок розташований на 28-му, 29-

Буценко Л. В. Іванців В. В.

му, 30–37-му сегментах (7–9 сегментів). Найчастіше поясок охоплює 29–37-й сегменти. Пубертатні валики у вигляді присосок розташовані на 31-му, 33-му і 35-му сегментах на лінії щетинок **b** і **c**.

У 9–12-му сегментах містяться сім'яні міхурці (4 пари). Три пари сім'яприймачів розташовані в 9-му, 10-му і 11-му сегментах. Їхні отвори відкриваються в 8/9, 9/10 і 10/11 міжсегментні борозни на лінії щетинок **cd**. Виявлені булавоподібні сперматофори, які трапляються біля чоловічих статевих отворів та недалеко від пояска.

Вапнякові залози мають розвинуті дивертикули в 10-му сегменті. Воло міститься в 15–16-му, а м'язовий шлунок – у 17–18-му сегментах. Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка перехідного типу (Перель, 1979), проте є відомості про те, що в популяцій A. chlorotica Кавказу (Квавадзе, 1985) вони перистого типу.

Для виду властивий двороздільний тифлозоль з однією або двома додатковими складками.

***Allolobophora sturanyi* (Rosa, 1895)**

Форма тіла циліндрична. Довжина тіла 65–166 мм, ширина – 3–8 мм. Число сегментів 96–193. Забарвлення біле або рожеве. Форма тіла циліндрична. Передротова лопать епілобічна. Вона заглиблена на ¼ довжини перистома. Спинні пори починаються з 8/9, 9/10 або 10/11 міжсегментної борозни. Щетинки сильно зближені попарно. Формула щетинкового апарату: **aa : bc : dd** = 2,5 : 1 : 4. Папілярні утвори сформовані навколо щетинок **c** і **d** на 11–17-му і 23–37-му сегментах. Добре розвинуті папілярні утвори і на 34–37-му сегментах.

Поясок охоплює з 27-го, 28-го, 29-го по 36-й, 37-й, 38-й, рідко 39-й

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

сегмент (10–12 сегментів). Пубертатні валики починаються з 28-го або 29-го сегменту і займають всі наступні сегменти пояска (8–10 сегментів). Вони розміщені на вентральній стороні.

Дисепіменти 5/6–8/9 значно потовщені. Вапнякові залози слабо розвинуті, стравохід дещо розширений у 10-му сегменті.

Чоловічі статеві отвори розташовані на 15-му сегменті. Вони оточені залозистими полями, які не заходять на сусідні сегменти.

Сім'яні міхури представлені двома парами в 11-му і 12-му сегментах. 3–5 пар сім'яприймачів відкриваються в 9/10–11/12, 12/13, 13/14 міжсегментні борозни на лінії щетинок **cd**.

Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка пучкуватого типу.

5.1.2.7. Рід *LUMBRICUS* Linnaeus, 1758

Тіло циліндричне, кінцева частина у більшості видів сильно сплющена в дорзовентральному напрямі. Забарвлення фіолетове або червоно-фіолетове. Головна лопать танілобічна. Спинні пори починаються з 5/6, 6/7 або 7/8 міжсегментної борозни. Іноді вони слабо виражені. Щетинки сильно зближені попарно і розміщуються чотирма рядами. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті. Вони добре виражені, лише іноді слабо. Залозисті поля навколо чоловічих статевих отворів добре розвинуті. Поясок охоплює 5–11 сегментів. Пубертатні валики розвинуті на 2–9-му сегментах.

Передні дисепіменти дещо потовщені. Вапнякові залози представлені 1–3-ма парами кишень у 10–12-му сегментах. М'язів шлунок представлений у 17-му і 18-му сегментах. Нефридіальні міхури гачкоподібні, із загнутою частиною, яка розміщена позаду основної.

Сім'яприймачів дві пари, розташовані вони в 9-му і 10-му або 10-му і

Буценко Л. В. Іванців В. В.

12-му сегментах. Їх зовнішні отвори розташовані на лінії щетинок **cd**, у міжсегментних борознах 9/10, 10/11.

Сім'яних міхурів три пари в 9-му, 11-му і 12-му сегментах. Сім'яники і їхні лійки містяться у двох непарних капсулах, які розташовані під стравоходом (субезофагінально).

Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка перистого типу. В Україні відзначено п'ять видів.

Таблиця для визначення видів роду ***Lumbricus*** Linnaeus, 1758

1 (3). Пубертатні валики містяться на 26-му, 27–30-му, 31-му, 32-му або 29–32-му сегментах. Поясок починається з 26-го, 27-го або 28-го сегмента.

2 (7). Пубертатні валики знаходяться на 32–36-му або 37-му, 38-му, 39-му, 40–43-му, 44-му, 45-му сегментах. Поясок починається з 31-го, 32-го, 37-го, 38-го або 39-го сегмента.

3 (1). Пубертатні валики розвинуті на 29–30-му, 31-му, 32-му сегментах. Поясок починається на 28-му сегменті.

4 (2). Пубертатні валики починаються на 27-му, 28–31-му, 32-му сегментах, проте найчастіше – на 28–31-му. Поясок починається на 26-му або 27-му сегменті. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті, залозисті поля слабо розвинуті……***Lumbricus rubellus*** **Hoffm.**

5 (3). Пубертатні валики розташовані на 29–31-му сегментах, поясок на 28–32-му сегментах. Чоловічі статеві отвори – на 15-му сегменті. Вони оточені добре розвинутими залозистими полями, які заходять на сусідні сегменти…… ***Lumbricus baicalensis*** **Mich.**

6 (5). Пубертатні валики розташовані на 29–32 -му сегментах, поясок на 28–33-му сегментах. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті. Залозисті

Буценко Л. В. Іванців В. В.

поля не розвинуті..…… ***Lumbricus castaneus*** **(Sav.).**

7 (2). Пубертатні валики розташовані на 33–36-му сегментах, поясок – 31-му, 32–37-му. Чоловічі статеві отвори – на 15-му сегменті. Вони оточені добре розвинутими залозистими полями, які заходять на сусідні сегменти ……***Lumbricus terrestris*** **L.**

8 (7). Пубертатні валики розташовані на 37-му, 38-му, 39-му, 40–43-му, 44-му, 45-му, поясок – 37-му, 38-му, 39–43-му, 44-му, 45-му, 46-му, 47-му. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті. Залозисті поля не розвинуті…….…… ***Lumbricus polyphemus*** **(Fitz.)**

Lumbricus rubellus **Hoffmeister, 1843**

Тіло циліндричне, задній кінець тіла сплющений. Довжина статевозрілих особин 38–112 мм, максимальна ширина в передпоясковій частині 2,5–6 мм. Число сегментів 69–143. Забарвлення дорзальної сторони темно-фіолетове, пурпурове і має здатність до опалесценції. Задня частина вентральної сторони рожево-тілесна. Форма тіла циліндрична. Задня частина тіла дещо сплющена.

Головна лопать танілобічна. Спинні пори починаються в 7/8, інколи в 5/6 або 6/7 міжсегментних борознах. Щетинки сильно зближені попарно, але за поясковою частиною тіла розходяться. Формула щетинкового апарату за поясом становить: **aa : ab : bc : cd : dd** = 40 : 6 : 33 : 5 : 120. Парні папіли навколо щетинок **a** і **b** представлені у сегментах 9-му і 10-му.

Чоловічі статеві отвори розташовані на 15-му сегменті. Залозисті поля навколо чоловічих статевих отворів слабо розвинуті. Поясок охоплює 26-й, 27–31-й, 32-й, 33-й сегменти. Проте найчастіше поясок охоплює 6–7 сегментів (27–32-й). Й. Й. Малевич (1950) вказує, що поясок охоплює з 27-го

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

по 32-й сегмент включно, Т. С. Перель (1979) – з 27-го по 32-й.

Пубертатні валики розташовані на 26-му, 27–31-му, 32-му сегментах. За даними Т. С. Перель (1979), вони займають із 27-го, 28-го по 30-й, 31-й, 32-й, проте найчастіше 28–31-й сегменти.

Дисепіменти 6/7–14/15 дещо потовщені. Вапнякові залози представлені трьома парами розвинутих кишень, які містяться в 10–12-му сегментах. Воло займає 15–16-й, а м'язовий шлунок – 17–18-й сегменти. Тифлозоль округлений з переходом у грушеподібний, без чітко вираженої ніжки. Відношення площі тифлозолю до площі просвіту кишечника 1: 4. Вапнякові залози займають 10-й, 11-й і 12-й сегменти. У 10-му сегменті вапнякові залози утворюють великі дивертикули.

Сім'яприймачі розташовані в 9-му і 10-му сегментах. Зовнішні отвори сім'яприймачів зосереджені у 9/10 і 10/11 міжсегментних борознах на лінії щетинок **c** і **d.** Три пари сім'яних міхурів розташовані в 9-му, 11-му, 12-му сегментах. Поздовжні м'язові волокна перистого типу.

***Lumbricus castaneus* (Savigny, 1826)**

Тіло циліндричне. Довжина статевозрілих особин 30–85 мм, максимальна ширина в передпоясковій частині сягає 2–5 мм. Число сегментів 50–127. Забарвлення дорзальної сторони тіла пурпурове, темно-фіолетове, рожеве або кремове. Покриви мають здатність до інтенсивної опалесценції. Форма тіла циліндрична, задній кінець тіла сплюснутий. Поясок червоний або ясно-помаранчевий.

Головна лопать танілобічна. Перші спинні пори починаються з 5/6 міжсегментної борозни. Щетинки сильно зближені попарно. Щетинки 8-го, 9-го та 10-го і навіть 11-го сегментів на папілах.

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

Вапнякові залози з дивертикулами в 10-му сегменті (Перель, 1979; Всеволодова-Перель, 1997).

Щетинки дуже зближені попарно. Формула щетинкового апарату за пояском становить: **ab : bc : cd** = 3 : 12 :1,8 . Щетинки **a, b** 9-го і 10-го або 10-го, 11-го сегментів на папілах. Зазвичай вони виражені на сегментах 9–14-му. Поясок охоплює 28–33-й сегменти. Пубертатні валики містяться з 29-го по 32-й сегменти. У 26/27, 27/28 міжсегментних борознах відзначені сперматофори.

Вапнякові залози з розвинутими дивертикулами в 10-му сегменті.

Чоловічі статеві отвори слабо виражені на 15-му сегменті з добре вираженим залозистими полями, які заходять на сусідні сегменти. Сперматофори містяться в 26/27 і 27/28 міжсегментних борознах.

Сім'яприймачі розташовані в 9-му і 10-му сегментах. Їхні зовнішні отвори містяться в 9/10 і 10/11 міжсегментних борознах на лінії щетинок **c і d**; ампули сім'яприймачів овальні, грушоподібні або мішкоподібні з коротким вивідним каналом (Каспчак, 1986).

Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка перисті.

Форма тифлозолю у вигляді овалу. Співвідношення площі тифлозолю до до площі кишечника сягає 1: 10.

***Lumbricus baicalensis* Michaelsen, 1900**

Тіло циліндричне, задній кінець тіла сплющений. Довжина статевозрілих особин 37–63 мм, максимальна ширина в передпоясковій частині 5 мм. Число сегментів 68–91. Забарвлення дорзальної сторони пурпурове, коричнево-фіолетове, темно-фіолетове, фіолетово-пурпурове. Має здатність до слабкої опалесценції. Вентральна сторона тіла ясно-

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

коричнева з кремовим відтінком. Головна лопать танілобічна. Перші спинні пори починаються в 5/6 або 7/8. Щетинки сильно зближені попарно. Парні папіли навколо щетинок **a** і **b** представлені в сегментах 8, 9, 10 і 21. Чоловічі статеві отвори відкриваються на 15-му сегменті. Залозисті поля навколо чоловічих статевих отворів добре розвинуті, заходять на сусідні сегменти (14, 16). Забарвлення залозистих полів біле.

Поясок міститься на 28-му – ½ 32-го або 28–32-му сегментах. Пубертатні валики розташовані з 29-го по 31-й сегменти. У предпоясковій частині в 24/25 і 26/27 міжсегментних борознах, відзначені сперматофори. Сім'яних міхурів три пари. Вони розташовані в 9-му, 11-му, 12-му сегментах.

Сім'яприймачів дві пари, розташовані в 9-му і 10-му сегментах. Їхні протоки відкриваються в 9/10 і 10/11 міжсегментних борознах на лінії щетинок **d**. У передпоясковій частині, у міжсегментних борознах 24/25 і 26/27 відзначені сперматофори.

Дисепіменти 9/10–11/12 потовщені. Вапнякові залози представлені кишенями в 11-му і 12-му сегментах. Воло займає 15–16-й, а шлунок – 17–18-й сегменти. Тифлозоль представлений невеликим овальним утвором. Відношення площі тифлозолю до площі просвіту кишечника 1 : 10.

Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка перистого типу.

***Lumbricus terrestris* Linnaeus, 1758**

Форма тіла циліндрична. Задній кінець тіла лопатоподібно сплющений. Довжина статевозрілих особин 80–241 мм, максимальна ширина в передпоясковій частині 7–9 мм. Число сегментів 97–162. Забарвлення дорзальної передпояскової частини тіла темно-фіолетове, коричнево-червоне, після пояска пурпурове в дорзальній частині тіла. В позапоясковій частині

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

виразно виступає темна медіальна смуга, що вирізняється на загальному тлі своїм забарвленням. Вентральна сторона тіла ясно-тілесна, оранжево-червона або сіра. Форма тіла циліндична. Задній кінець тіла сплющений, пікоподібний. Головна лопать танілобічна. Перші спинні пори починаються в 7/8 або 8/9.

Щетинки сильно зближені попарно. В позапоясковій частині щетинки дещо розходяться. Формула щетинкового апарату за пояском становить: aa : ab : bc : cd : dd = 60 : 10 : 50 : 8 : 160 (Квавадзе, 1985). Поясок розташований на 32–37-му сегментах. Пубертатні валики займають 33–36-й сегменти. На сегментах 27, 28 трапляються булавоподібні сперматофори. Дисепіменти 6/7–9/10, а також 20/21–22/23 потовщені. Вапнякові залози розташовані в 10-му, 11-му і 12-му сегментах. Воло займає 15–16-й, а м'язовий шлунок – 17–18-й сегменти. Тифлозоль булавоподібний.

Чоловічі статеві отвори розташовані на 15-му сегменті. Вони оточені залозистими полями, які заходять на сусідні сегменти (14-й і 16-й). Жіночі статеві отвори розміщені на 14-му сегменті вище від щетинок **b**. Сім'яні міхури розташовані в 9-му, 11-му, 12-му сегментах, сім'яприймачі – в 9-му, 10-му сегментах. Їхні отвори відкриваються в сегментах вище від лінії щетинок **c**.

Воло розташоване в 15–16-му сегментах. Шлунок займає наступних два сегменти – 17–18-й. Тифлозоль булавоподібний. Вапнякові залози містяться в 10-му, 11-му, 12-му сегментах.

Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка перистого типу.

Lumbricus polyphemus (Fitzinger, 1833)

Тіло циліндричне, проте його задній кінець дуже сплющений в

Буценко Л. В. Іванців В. В.

дорзовентральному напрямі. Довжина тіла 129–450 мм, а ширина 6–10 мм. Число сегментів 90–210 (Перель, 1979). Я. Д. Пліско (1973) вказує на меншу варіацію кількості сегментів у статевозрілих особин 129–158. Дорзальний передній кінець тіла темно-фіолетовий. За пояском забарвлення буре або ясно-коричневе, іноді воно має вигляд поперечних смуг. Крім того, відзначимо, що вздовж дорзальної частини тіла простягається темна смуга. Головна лопать танілобічна. Спинні пори не виражені.

Щетинки сильно зближені попарно. Папілярні потовщення навколо щетинок **a**, **b** відзначені у 11-му, 17-му, 28–30-му сегментах. Поясок розміщений з 37-го, 38-го, 39-го по 45-й, 46-й, 47-й сегмент. Зазвичай поясок охоплює 37–44-й сегменти, тобто 8 сегментів. Пубертатні валики розташовуються з 37-го, 38-го, 39-го, 40-го по 43-й, 44-й, 45-й сегменти (Перель, 1979).

Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті, залозисті поля відсутні. Сім'яприймачі розташовані в 10-му й 11-му сегментах.

Дисепіменти 6/7–8/9 дещо потовщені. Вапнякові залози представлені в 10-му, 11-му, 12-му сегментах.

5.1.2.8. Рід *EISENIELLA* Michaelsen, 1900

Довжина статевозрілих особин 20–55 мм. Ширина тіла в передпоясковій частині варіює від 1,5 до 4 мм. У перерізі передня частина тіла овальна. Післяпояскова частина тіла – чотирикутна. Кількість сегментів сягає 170. Забарвлення тіла коричневе, жовто-коричневе. Передротова лопать пролобічна або епілобічна, відкрита. Перші спинні пори містяться в 4/5 міжсегментних борознах. Щетинки розташовані парами в чотири ряди.

Дисепіменти передніх сегментів тіла, найчастіше 7–15-го потовщені.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

Вапнякові залози містяться в 10–14-му сегментах, проте добре розвинуті кишені в 10-му сегменті. Воло займає 15–16-й сегменти. М'язовий шлунок займає один сегмент (17-й або 18-й), рідко – 16-й, 17-й. Нефридіальні міхури сосископодібні.

Чоловічі статеві отвори можуть розміщуватися в 13-му, 14-му, 15-му сегментах. У партеногенетичних особин відсутні чоловічі статеві отвори. Залозисті поля навколо чоловічих статевих отворів займають один сегмент або вони відсутні.

У представників роду *Eiseniella* поясок охоплює з 22-го, 23-го по 27-й сегмент, рідко і 28-й. Пубертатні валики міститься на 4-х сегментах, рідше на 2–5-ти (½ 22-го, 23-й, 24–26-й). Найчастіше поясок охоплює 5–6 сегментів.

Сім'яприймачі представлені двома парами в 9-му і 10-му сегментах. Отвори сім'яприймачів містяться в 9/10 і 10/11 міжсегментних борознах вище від щетинок **d**. Зазначимо, що має місце редукція сім'яприймачів або вони слабо виражені. Сім'яники і лійки сім'япроводів вільні. Чотири пари сім'яних мішків розташовані в 9–12-му сегментах. Іноді сім'яних мішків три пари в 9-му, 11-му, 13-му сегментах.

Таблиця для визначення форм виду роду ***Eiseniella***

1 (2). Поясок охоплює 22-й, 23–26-й, 27-й сегменти (5–6 сегментів). Пубертатні валики розвинуті на 23–24-й, 26-й (3–4 сегменти). Чоловічі статеві отвори містяться на 13-му сегменті…….. ***Eiseniella tetraedra tetraedra***

2 (3). Чоловічі статеві отвори містяться на 14-му сегменті. Поясок охоплює 23–27-й сегменти. Пубертатні валики розташовані на 24–26-му сегментах……. ***Eiseniella tetraedra intermedia***

3 Чоловічі статеві отвори містяться на 15-му сегменті. Поясок охоплює 22-й, 23–26-й, 27-й, 22-27-й сегменти (5–6 сегментів). Пубертатні

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

валики містяться на 23–25-му, 23–26-му сегментах (3–4 сегменти)……
……...***Eiseniella tetraedra hercynia***

Eiseniella tetraedra tetraedra **(Savigy, 1926)**

Довжина статевозрілих особин 32–60 мм, максимальна ширина в передпоясковій частині 1,5–2,5 мм. Число сегментів 60–78. Форма тіла в передпоясковій частині циліндрична. За пояском тіло чотирикутне. Всі грані ввігнуті в тіло. Вентральна частина сегментів 1–4 й останнього інтенсивно забарвлені. Забарвлення дорзальної сторони тіла темно-коричневе, жовто-коричневе або помаранчево-коричневе. Вентральна сторона ясно-бежева з легким рожевим або кремовим відтінком.

Головна лопать епілобічна, відкрита й заглиблена на ½ довжини перистома. Перші спинні пори починаються з 4/5 міжсегментної борозни. Попов (2008) вказує, що у степовій зоні перші спинні пори починаються з 5/6 міжсегментної борозни. Щетинки дуже зближені попарно. Формула щетинкового апарату за пояском становить: **aa : ab : bc : cd: dd** = 22 : 5 : 21 : 4 : 38 (Квавадзе, 1985). Чоловічі статеві отвори містяться на 13-му сегменті. Вони оточені залозистими полями, які не заходять на сусідні сегменти.

Поясок охоплює 21-й, 22-й, 23–26-й або 27-й сегменти. За даними Е. Ш. Квавадзе (1985), поясок охоплює 22–27-й або 23–27-й сегменти. Пубертатні валики розташовані на 22-му, 23-му, 24–25-му, 26-му сегментах. Е. Ш. Квавадзе (1985) зазначає розташування пубертатних валиків на 23–26-му, або 24–26-му. Чотири пари сім'яних міхурів розташовані в 9–12-му сегментах. Дві пари сім'яприймачів містяться в 10-му і 11-му сегментах. Зовнішні отвори сім'яприймачів зосереджені в 9/10 і 10/11 міжсегментних борознах вище від щетинок **d**. Сперматофори розташовуються в пояскових

Буценко Л. В. Іванців В. В.

сегментах.

Дисепіменти 7/8–10/12 потовщені. Вапнякові залози містяться в 11–13-му сегментах. Воло займає 15–16-й сегменти. М'язовий шлунок займає 17-й сегмент. Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка перистого типу. Нефридільні міхури сосископодібні.

Eiseniella tetraedra intermedia Černosvitov, 1936

Довжина тіла 25–45 мм, максимальна ширина в передпоясковій частині тіла 2,0–2,5 мм. Число сегментів 60–75. Забарвлення особин зеленувато-коричневе, коричневе. Головна лопать епілобічна (1/2–1/3), закрита. Перша спинна пора починається з 4/5 міжсегментної борозни. Щетинки сильно зближені попарно. Формула щетинкового апарату за пояском становить: aa : **ab : bc : cd: dd** = 17 : 5 : 20 : 4 : 29 (Квавадзе, 1985). Чоловічі статеві отвори розташовані на 14-му сегменті. Залозисті поля добре розвинуті, але не заходять на сусідні сегменти. Поясок розташований на 23–27-му або на 23–28-му сегментах. Пубертатні валики займають 24–26-й або ½ 24-го – ½ 26-го сегментів. Щетинки **ab** 15-го, 23-го, 27-го сегментів на папілах.

Дві пари сім'яприймачів розташовані 10-му, 11-му сегментах, їхні протоки відкриваються в 9/10, 10/11 міжсегментні борозни вище від лінії щетинок **d**. Сім'яні міхури представлені чотирма парами. Вони розташовані в 9–12-му сегментах. Їхні протоки відкриваються в 9/10, 10/11 міжсегментні борозни дещо вище від лінії щетинок **d**.

Вапнякові залози займають 10–12-й сегменти (Квавадзе, 1985). Воло міститься в 15–16-му сегментах. М'язовий шлунок займає 17-й сегмент. Тифлозоль овальний. Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка перистого типу.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

***Eiseniella tetraedra hercynia* (Michaelsen, 1890)**

Довжина тіла 25–57 мм, максимальна ширина в передпоясковій частині тіла 1,5–2,5 мм, ширина в ділянці пояска 2–3 мм. Число сегментів 68–79. Забарвлення дорзальної сторони тіла жовто-коричневе, після пояска – сіро-жовте. Форма тіла циліндрична, за пояском чотиригранна. Всі грані вгнуті в тіло. Головна лопать епілобічна (1/2), закрита, іноді відкрита. Перша спинна пора починається з 4/5 міжсегментної борозни. Щетинки сильно зближені попарно. Формула щетинкового апарату за пояском становить: **aa : ab : bc : cd: dd** = 18 : 4 : 19 : 4 : 30 (Квавадзе, 1985). Чоловічі статеві отвори розташовані на 15-му сегменті. Залозисті поля добре розвинуті, але не заходять на сусідні сегменти. Поясок розташований на 22-му, 23–26-му, 27-му сегментах. Пубертатні валики займають 23–25-й або 23–25-й, 26-й сегменти.

Дві пари сім'яприймачів розташовані 9-му, 10-му сегментах, їхні протоки відкриваються в 9/10, 10/11 міжсегментні борозни вище від лінії щетинок **d**. Сім'яні міхури представлені чотирма парами. Вони розташовані у 9–12-му сегментах. Їхні протоки відкриваються в 9/10, 10/11 міжсегментні борозни дещо вище лінії від щетинок **d**.

Вапнякові залози займають 11–13-й сегменти (Квавадзе, 1985). Воло займає 15–16-й сегменти, а м'язовий шлунок – 17-й сегмент. Тифлозоль овальний. Поздовжні м'язи шкірно-мязового мішка перистого типу.

5.1.2.9. Рід *EISENIA* Malm, 1877 emend. Mich., emend. Perel, 1974

Тіло циліндричне. Задня частина дещо або дуже сплющена в дорзовентральному напрямі. Забарвлення тіла пурпурово-червоне або

Буценко Л. В. Іванців В. В.

червоно-фіолетове, рідко пурпурове або пурпурово-фіолетове. Забарвлення у вигляді поперечних коричнево-червоних смуг. Ювенільні і субадульні особини мають рівномірне забарвлення. Головна лопать епілобічна, відкрита. Спинні пори починаються з 4/5, рідше 3/4 міжсегментних борозен. Щетинки сильно зближені, розташовані парами в чотири ряди.

Чоловічі статеві отвори розміщені на 15-му сегменті. Залозисті поля навколо чоловічих статевих отворів розвинуті, іноді заходять на сусідні сегменти. Поясок охоплює 6–10 сегментів. Пубертатні валики розташовані на 2–6-му сегментах.

Передні дисепіменти (5/6–14/15) потовщені. Вапнякові залози займають 10/13-й сегменти. М'язовий шлунок займає не менше двох сегментів, здебільшого 17-19-й.

Нефридіальні міхури до 15-го, 16-го сегментів сосископодібні або мішкоподібні, рідко гачкоподібні.

Сім'яприймачів дві пари. Розташовуються вони у 9-му і 10-му або 10-му й 12-му сегментах. Їхні отвори містяться вище від лінії щетинок **cd** в 9/10, 10/11 міжсегментних борознах, рідко на лінії щетинок **c, d,** а інколи на лінії спинних пор. Сім'яники й лійки сім'япроводів вільні. Сім'яних міхурів чотири пари, рідше перша або друга передні пари (в 9-му, 10-му сегментах) не розвинуті. Вони розміщуються в 9–12-му сегментах.

Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка перисті або перехідного, рідко – пучкуватого типу.

Таблиця для визначення видів роду ***Eisenia***

1(3). Отвори сім'яприймачів відкриваються біля спинних пор.

2(4). Отвори сім'яприймачів відкриваються в межах ліній щетинок **cd.**

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

3(1). Поясок охоплює 24-й, 25-й, 26-й, 27–31-й, 32-й, 33-й сегменти і, як виняток, 28–33-й. Пубертатні валики представлені на ½ 27-го, 27-му, 28–30-му, 31-му. Найчастіше поясок займає 25–32-й сегменти, а пубертатні валики – 27–31-й. Забарвлення тіла по всій довжині пурпурове або у вигляді поперечних кільчастих смуг. Дископодібні сперматофори містяться на 22-27-му сегментах……..…....…***Eisenia fetida***

Пігментація дорзо-латеральної сторони 9–12-го сегментів відсутня….

…….……***Eisenia andrei*** **Bouche**

4(2). Поясок охоплює 24-й, 25-й, 26-й, 27–32-й, 33-й, 34-й сегменти (7–10). Пубертатні валики розвинуті на 27-му, 28-му, 29–31-му, 32-му сегментах (4–6). М'язовий шлунок розташований у 17-му – ½ 19-го сегмента …….……..***Eisenia spelea***

5(4). Поясок охоплює 26-й, 27-й, 28–32-й, 33-й сегменти (6–8). Пубертатні валики розвинуті на 28-му, 29–31-му, 32-му, 33-му сегментах. М'язовий шлунок міститься в 17–19-му сегментах ……***Eisenia lucens***

6(2). Отвори сім'яприймачів відкриваються в межах ліній щетинок **cd** або біля середньої спинної лінії.

7(6). Пубертатні валики вузькі, довгі, займають більше ніж три сегменти (з 28-го, ½ 28-го, 29-го по 31-й, 32-й), можуть заходити і на 33-й сегмент. Займають не менше ніж 3,5 сегменти. Пігментація пурпурова, у вигляді широких поперечних смуг. Дископодібні сперматофори міститься на 25-му сегменті. Живі організми світяться в темноті……***Eisenia submontana***

Пігментація темно-пурпурова з ясними (білими) плямами на латеральних поверхнях 9–11-го сегментів. Поясок розташований з 27-го по 33-й сегмент. Пубертатні валики розміщені з ½ 28-го, 29-го по ½ 31-го, 31-го

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

сегмент. Сім'яних міхурів чотири пари (9–12 сегменти). Дві пари сім'яприймачів відкриваються в міжсегментні борозни 9/10, 10/11 біля дорзальної лінії……..***Eisenia nordenskioldi***

8 (7) Поясок охоплює 24–30-й сегменти. Пубертатні валики розміщуються на 27–28-му сегментах, частково вони заходячи на сусідні сегменти..... ***Eisenia balatonica***

***Eisenia fetida* (Savigny, 1826)**

Довжина фертильних особин 40–112 мм, максимальна ширина в передпоясковій частині 2,0–4,0 мм. Число сегментів 81–125. Забарвлення спинної сторони тіла червоно-фіолетове, коричнево-червоне, коричнево-фіолетове, вентральної – коричнева, ясно-бежеве без поперечних смуг; бічні сторони 9–11 сегментів з ясними без забарвлення. К. Каспчак (Kasprzak, 1986) вказує на значно більшу гаму забарвлення тіла *E. fetida*. Дорзальна частина тіла червоно-фіолетова, коричнево-червона або коричнево-фіолетова, вентральна – ясно-коричнева з блідо-жовтим відтінком у популяцій Кавказу. Е. Ш. Квавадзе (1985) вказує, що забарвлення тіла *E. fetida* фіолетово-коричневе у вигляді поперечних смуг. А. Зічі і Крістіан (1999) і Е. Ш. Квавадзе (1985) вказують, що 9–11-й сегменти тіла не мають забарвлення.

Папіли добре представлені навколо щетинок **ab** у передпояскових сегментах. Інколи вони розташовані поодиноко або парами на одному чи декількох пояскових сегментах. Поясок і міжсегментні борозни жовті. Забарвлення смугасте у вигляді темних і ясних червоно-коричневих смуг. В ювенільних і субадульних особин забарвлення рівномірне червоно-коричневе. Форма тіла циліндрична. Епілобічна головна лопать відкрита й

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

заглиблена на ½ перистоміума. Спинні пори починаються з 4/5 міжсегментної борозни, рідко 3/4. Щетинки сильно попарно зближені. Формула щетинкового апарату становить таке співвідношення розташування щетинок **– aa : ab : bc : cd : dd** = 32 : 8 : 32 : 6 : 110. У передпоясковій частині тіла добре виражені папілярні утвори навколо **a, b** щетинок. Інколи вони представлені поодинокими та парними папілярними утворами на декількох сегментах пояска.

Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті. Вони оточені невеликими залозистими полями, які не заходять на 14-й, 16-й сегменти. Поясок розташовується на 25-му, 26-му, 27–31-му, 32-му, 33-му сегментах, рідко він охоплює 33-й сегмент. Найчастіше поясок охоплює 25–32-й або 26–32-й сегменти, що узгоджується з даними Е. Ш. Квавадзе (1985). Пубертатні валики, за даними Т. С. Перель (1979), розташовані з ½ 27-го, 28-го (рідко з 29-го) по 30-й, 31-й сегменти. В особин польських популяцій пубертатні валики розташовуються на 28–30-му, рідше на 28–31-му сегментах (Каспчак, 1986). За нашими даними, пубертатні валики містяться у 28-му, 29–30-му, рідко представлені у 27-му й 31-му сегментах. Поясок охоплює 6–7-й, а пубертатні валики – 3–4-й сегменти.

Дисепіменти 6/7–8/9, рідко 6/7–14/15 потовщені. Вапнякові залози містяться в 10–13-му сегментах. Воло займає 15–16-й, а м’язовий шлунок – 17–18-й сегменти. Тифлозоль грушоподібний.

Сім’яні міхури представлені чотирма парами. Вони розташовуються в 9–12-му сегментах. Сім’яприймачі представлені двома парами, які містяться в 9-му, 10-му сегментах. Їхні протоки відкриваються в 9/10, 10/11 міжсегментних борознах на лінії спинних пор. Дископодібні сперматофори трапляються на 22–27-му сегментах.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

Поздовжні м’язи шкірно-м’язового мішка перехідного типу.

***Eisenia andrei* Bouche, 1972**

Довжина статевозрілих особин 70–85 мм, ширина в ділянці пояска 4–5 мм. Число сегментів 101–117. Забарвлення тіла інтенсивно червонувато-фіолетове. Забарвлення дорзо-латеральної сторони 9-12-го сегментів відсутнє. Головна лопать (1/2) епілобічна, відкрита. Спинні пори починаються з 4/5 міжсегментної борозни. Щетинки сильно зближені попарно. Формула щетинкового апарату за пояском **aa : ab : bc : cd : dd** = 36 : 8 : 32 : 7 : 120. Щетинки **a, b** 25–32-го сегментів на папілах. Жіночі статеві отвори на 14-му сегменті, вище від щетинок **b**. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті. Залозисті поля містяться в межах 15-го сегмента.

Поясок займає 26–32-й сегменти. Пубертатні валики містяться на 28-му – 1/3 31-го (рідко на 29–31-му) сегментах. Сперматофори містяться на 22/23 міжсегментної борозни.

Чотири пари сім’яних міхурів містяться в 9–12-му сегментах. Сім’яприймачі розміщені в 9-му, 10-му сегментах, їхні протоки відкриваються в міжсегментних борознах 9/10, 10/11 на дорзальній стороні коло лінії спинних пор. Дисепіменти 6/7–8/9, 14/15 потовщені. Вапнякові залози містяться в 11–13-му сегментах. Воло займає 15–16-й, а м’язовий шлунок – 17–18-й сегменти. Поздовжні м’язи шкірно-м’язового мішка перехідного типу.

***Eisenia submontana* (Vejdowskys, 1875)**

Форма тіла циліндрична, злегка сплющена. Довжина тіла 80–135 мм, ширина – 4–6 мм. Число сегментів 65–126. Забарвлення варіює: коричневе,

Буценко Л. В. Іванців В. В.

червоно-фіолетове, коричнево-червоне, з широкими поперечними смугами.

Головна лопать епілобічна (1/2–1/3), відкрита. Перші спинні пори починаються з 4/5 міжсегментної борозни, рідше з 3/4. Щетинки сильно попарно зближені. Щетинки **cd** в ділянці 9–13-го сегментів і **ab** 16-го, 17-го, 23–34-го сегментів на папілах.

Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті. Вони оточені залозистими полями, які заходять на сусідні сегменти (14-й, 16-й). Поясок охоплює 26-й, 27–33-й сегменти. Покриви 24-го і 25-го сегментів видозмінені наявністю залозистих клітин. Пубертатні валики добре окреслені. Вони вузькі й містяться на 28-му, 29–31-му, 32-му сегментах, займають не менше ніж 3,5 сегмента.

Дві пари сім'яприймачів відкриваються в міжсегментних борознах 9/10 і 10/11 на лінії щетинок **cd** або близько від спинних пор. Дископодібні сперматофори зареєстровані на 25-му сегменті (Перель, 1979). Чотири пари сім'яних міхурів розміщуються в 9–12-му сегментах.

Дисепіменти 5/6–9/10 дещо потовщені. Вапнякові залози не мають дивертикул, проте вони добре виражені в 11-му сегменті. Товстостінний м'язовий шлунок займає два сегменти (17-й і 18-й). Поздовжні посмуговані м'язи шкірно-м'язового мішка пучкуватого типу. Особини виду мають здатність до біолюмінесценції.

***Eisenia spelaea* (Rosa, 1901)**

Довжина тіла 50–120 мм, ширина 3–6 мм. Тіло циліндричне, в задній частині слабо або сильно сплющене. Число сегментів 80–120. Головна лопать епілобічна (1/2), відкрита. Забарвлення спинної частини тіла пурпурове, фіолетове у вигляді поперечних смуг, на бокових частинах 9–11-го сегментів

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

на лінії щетинок **c**, **d** забарвлення відсутнє. Перші спинні пори починаються з 4/5, рідко з 3/4 міжсегментної борозни. Щетинки сильно зближені попарно. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті, оточені залозистими полями, які можуть займати половину 16-го сегмента. Папілярні утвори слабо або добре розвинуті навколо щетинок **a** і **b** у сегментах 16–25-му і 32–34-му, а також навколо щетинок **c** і **d** 9–11-го сегментів. Поясок обіймає 24-й, 25-й, 26-й, 27–32-й, 33-й, 34-й сегменти. Їхня кількість може варіювати від семи до 10 сегментів. Пубертатні валики розміщені з на 27-го, 28-го, 29-го по 31-й, 32-й сегменти. Я. Д. Пліско (1973) вказує, що поясок охоплює 26–33-й сегменти, а пубертатні валики – 28–31-й сегменти. Сперматофори розміщуються в міжсегментній борозні 23/24. Сперматек дві пари, які відкриваються в 9/10, 10/11 міжсегментних борознах на лінії щетинок **cd** або вище від цієї лінії.

Дисепіменти 12/13 і 13/14 дещо потовщені. Вапнякові залози добре розвинуті в 10–12-му сегментах. М'язовий шлунок розташований у 17–1/2 19-го сегмента.

***Eisenia lucens* (Waga, 1857)**

Довжина статевозрілих особин 60–162 мм, ширина в передпоясковій частині 2–6 мм. Тіло в передпоясковій частині циліндричне, а в позапоясковій – дещо сплющене в дорзовентральній частині, а задній кінець тіла дуже сплющений. Число сегментів 60–124. Тіло посмуговане і, як наслідок, має характерний розподіл барв. Дорзальна сторона центральної частини сегмента має темніше забарвлення з переважанням червоно-коричневого пігменту. Міжсегментні борозни вентральної частини тіла без забарвлення. Вентральна частина тіла ясно-бежева, а 9–11-й сегменти безбарвні. Пояскові сегменти не мають посмугованості тіла, проте вони ясно-

Буценко Л. В Іванців В. В.

бежеві, а інколи мають рожевий відтінок. Епілобічна головна лопать заглиблена на ½ перистоміума.

Перші спинні пори починаються з 4/5, рідко 3/4 міжсегментної борозни. Щетинки сильно зближені попарно. Формула щетинкового апарату за пояском становить: **aa : ab : bc : cd: dd** = 4 : 1 : 4,5 : 1 : 10 (Каспчак, 1986). Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті. Вони оточені слабко розвинутими залозистими полями, які не заходять на сусідні сегменти. Папілярні утвори відсутні або сформовані навколо щетинок **c** і **d** на сегментах 9–13, а також навколо щетинок **a** і **b** на сегментах 13–14, інколи залозисті утвори є тільки на окремих сегментах. Папілярні утвори відсутні або представлені навколо щетинок **a** і **b** на сегментах 13–24. Рідко трапляються вони на інших сегментах.

Перші спинні пори розташовані в міжсегментальній 4/5, рідко 3/4 борозні. Дисепіменти 5/6–9/10 дещо потовщені. Вапнякові залози містяться в 11–13-му сегментах. Найбільш повно вони розвинуті у 12-му сегменті та не утворюють дивертикулів. Воло знаходиться в 15–16-му. М'язовий шлунок займає 17–19-й сегменти.

Розміщення пояска й пубертатних валиків характеризуються значною варіацією. Зокрема, поясок обіймає 26-й, 27-й, 28–32-й, 33-й, 34-й сегменти (6–9 сегментів), проте найчастіше – 27–33-й (сім сегментів) або 26–33-й (вісім сегментів). Пубертатні валики розташовані на сегментах 28-му, 29–31-му, 32-му, 33-му, проте найчастіше – на 29–32-му (чотири сегменти) або 29–31-му (три сегменти).

Зовнішні отвори сім'яприймачів розташовані біля лінії щетинок **c** і **d** або на лінії спинних пор. Два перших сім'яних мішки, які розташовані в 9-му і 10-му сегментах, дещо менші від інших.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

Сперматофори поширені на 25-му сегменті.

***Eisenia nordenskioldi* (Eisen, 1879)**

Тіло циліндричне, в задній частині дещо сплющене. Довжина статевозрілих особин 60–150 мм. Ширина тіла в передпоясковій частині варіює від 4-х до 8 мм. Число сегментів 80–170.

Забарвлення тіла коричнево-червоне, фіолетово-коричневе, коричневе, темно-пурпурове з ясними (білими) плямами на латеральних поверхнях 9–11-го сегментів. Вони зумовлені відсутністю забарвлення. Передротова лопать епілобічна (1/2), закрита. Перші спинні пори містяться в 4/5 міжсегментної борозни. Щетинки розташовані парами в чотири ряди. За пояском формула щетинкового апарату **aa : ab : bc :cd : dd** = 38 : 5 : 28 : 5 : 80 (Квавадзе, 1985).

Щетинки **ab** розміщені на папілах у передпоясковій частині та в ділянці пояска. Чоловічі статеві отвори оточені добре розвинутими залозистими полями, які не виходять за межі 15-го сегмента. Поясок розташований з 26–27-го по 33-й сегмент. Пубертатні валики розташовані з ½ 28-го, 29-го по ½ 31-го, 31-й сегмент. У передній частині вони добре відокремлені від передньої частини тіла 28/29 міжсегментною борозною. Така контрастність спадає у напрямку до заднього кінця пояска. Чотири пари сім'яних міхурів розташовані в 9–12-му сегментах. Дві пари сім'яприймачів відкриваються в міжсегментні борозни 9/10, 10/11 біля дорзальної лінії.

М'язовий шлунок міститься в 17-му, 18-му сегментах. Тифлозоль маленький, дволопатевий на короткій ніжці. Лопаті малі і мають горизонтальне розташування. Співвідношення площі тифлозолю до площі поперечного розтину кишечника становить 1 : 7,0.

Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка перистого типу.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

***Eisenia balatonica* (Pop, 1943)**

Довжина тіла фертильних особин 40–102 мм, ширина в передпоясковій частині тіла сягає 4,5–5 мм, ширина в поясковій частині тіла 3,5–4 мм. Число сегментів 132–124, за Т. С. Перель 83–122. Забарвлення в передній і середній частинах тіла відсутнє. Т. С. Перель указує, що забарвлення тіла буре, з ясними плямами на бічних сторонах 9–11-го сегментів. Задня частина тіла темно-фіолетова, іноді чорна. Форма тіла циліндрична. Тіло за пояском має чотигранну форму. Головна лопать епілобічна (1/3, рідше 1/2), відкрита. Задня частина тіла випукла, овальна.

Перші спинні пори розміщені з 4/5 міжсегментної борозни. Щетинки сильно зближені попарно. За пояском **ab : bc : cd** = 5 : 27 : 6. Чоловічі статеві отвори розміщуються на 15-му сегменті. Вони оточені темно-коричневими пігментованими плямами, а також залозистими полями, які заходять на сусідні сегменти. У багатьох особин вони займають обидва сусідніх сегменти.

Поясок розміщується на 24–30-му або на 25–30-му сегментах. Пубертатні валики містяться на 27-му і 28-му сегментах і частково можуть заходити на 26-й і 29-й сегменти.

Сім'яних міхурів чотири пари. Вони розміщені в 9–12-му сегментах. Їхні протоки відкриваються в міжсегментних борознах 9/19 і 10/11 біля спинних пор. Воло займає 15–16-й, а шлунок – 17–18-й сегменти. Тифлозоль овальний і слабо впадає в просвіт кишечника. Співвідношення площі тифлозолю до площі поперечного перерізу кишечника становить 1:7. Вапнякові залози розміщуються в 11-му і 12-му сегментах. Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка перехідного типу.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

5.1.2.10. Рід *OCTOLASION* Örley, 1885

Тіло циліндричне, у запоясковій частині – дещо сплющене в дорзо-вентральному напрямі. Забарвлення покривів білувате, голубувато-сіре, слабке темно-коричневе, буре, рідше пурпурове з рожевим, оранжевим поясом, а іноді воно відсутнє. Передротова лопать (простоміум) епілобічна, рідко танілобічна.

Епілобічна лопать відкрита і порізно заглиблюється у перистоміум, найчастіше на 1/2–3/4 його довжини. Перша спинна пора міститься в міжсегментальній борозні 8/9, 9/10, 10/11 або 11/12. Щетинки не зближені, рідше слабо зближені в передпоясковій частині тіла. Поясок охоплює з 29-го, 30-го по 34-й, 35-й сегменти. Дисепіменти сегментів 6/7–14/15 потовщені. М'язовий шлунок міститься в 17–18-му або 18–19-му сегментах. Вапнякові залози добре розвинуті в 10-му сегменті і представлені кишенями.

Нефридіальні міхури окариноподібні, проте декілька передніх сегментів гачкоподібні.

Чоловічі статеві отвори в 15-му сегменті. Залозисті поля навколо чоловічих статевих отворів добре виражені або зовсім відсутні. Поясок охоплює п'ять сегментів. Пубертатні валики тягнуться вздовж пояска. Проте вони можуть заходити за межі пояска на кілька сегментів (1–3) у напрямку до заднього кінця тіла. Дві пари сперматек (сім'яприймачів) розміщуються в 10-му і 11-му сегментах. Їхні зовнішні отвори відкриваються в 9/10 і 10/11 міжсегментних борознах на лінії щетинок **c** або **d**. Сім'яні міхури представлені чотирма парами в 9–12-му сегментах. Якщо розвинута тільки одна пара сім'яників, сім'яних міхурів дві пари. Сім'яники, лійки сім'япроводів та стравохід охоплені (периезофагінальними) сім'яними

Буценко Л. В. Іванців В. В.

капсулами. Часто вони дуже тонкостінні й легко руйнуються під час розтину.

Поздовжні м’язи шкірно-м’язового мішка перистого типу.

Рід представлений чотирма видами. У Правобережній Україні поширено два види.

***Octolasion lacteum* (Oerley, 1885)**

Довжина тіла статевозрілих особин 30–184 мм, ширина – 2–8 мм. Число сегментів – 52–138. Форма тіла циліндрична, за пояском злегка сплющена в дорзо-вентральному напрямі. Забавлення покривів або відсутнє, або молочно-біле, бежеве, слабке темно-коричневе. Головна лопать епілобічна, відкрита. Вона порізно заглиблюється в перистоміум, найчастіше на 1/2–3/4 його довжини, інколи сягає 1/2 міжсегментної борозни.

Спинні пори починаються з 8/9, 9/10, 10/11, 11/12 міжсегментної борозни. Щетинки в передній частині тіла сильно, а за пояском слабо зближені попарно (**aa : ab : bc : cd : dd** = 30 : 16 : 16 : 11 : 70) (Квавадзе, 1985). Папіли виявлені дещо більше ніж у половини обстежених особин. Парні папіли ми найчастіше відзначали на 22-му сегменті. Проте в 8-му, 9-му, 19-му, 20-му, 24-му, 27-му і 28-му сегментах можуть бути поодинокі або парні папіли.

Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті, оточені добре розвинутими залозистими полями, які рідко заходять 14-й і 16-й сегменти.

Поясок займає 30–35-й сегменти. Пубертатні валики вузькі, часто заходять на сусідні сегменти і займають 1/2 30-го, 31–34-й, 1/2 35-го сегмента.

Дисепіменти 6/7–8/9 слабо, а 9/10–14/15 значно потовщені. Вапнякові

Буценко Л. В. Іванців В. В.

залози представлені двома бічними кишенями в 10-му й 11-му сегментах. Проте в 11-му сегменті вони слабо випуклі. Воло займає 15–16-й, а шлунок – 17–18-й сегменти. Тифлозоль дволопатевий. Лопаті вузькі, видовжені, горизонтально розміщені. Відношення площі тифлозолю до кишкового простору становить 1:2,8.

Сім'яні міхури представлені чотирма парами. Вони розташовані в 9–12-му сегментах.

Жіночі статеві отвори розміщені на 14-му сегменті, вище від щетинок **b**. Сперматеки розташовані на 9-му, 10-му сегментах, їхні протоки відкриваються в міжсегментні борозни 9/10 і 10/11 на лінії щетинок **c**. На передпояскових сегментах, з 22-го по 29-й трапляються булавоподібні сперматофори.

Поздовжні посмуговані м'язи перистого типу.

***Octolasion tyrtaeum* s. l. (Savigny, 1826)**

Вид *Octolasion tyrtaeum* вважається космополітним і облігатно партеногенетичним (Muldal, 1952). Популяції виду представлені невисокою чисельністю, яка може коливатися в межах – 10–20 екземплярів. Цей вид належить до групи вернєярусних вологолюбних дощових черв'яків.

Аналіз морфологічних ознак *Octolasion tyrtaeum* (Межжерин, Гарбар, Власенко и др., 2018) з різних регіонів України засвідчив, що усі представники субтриплоїдної раси відповідають описам, наявним у літературі (Перель, 1979; Квавадзе, 1985; Весволодова-Перель, 1997).

Завдяки генному маркуванню вдалося встановити клонову організацію популяцій дощових черв'яків роду *Octolasion* (Orley, 1885) на території ряду штатів США та у Феноскандії. При цьому встановлено невелику клональну

Буценко Л. В. Іванців В. В.

мінливість та генетичну консервативність представників цього роду.

Описано каріотипи субтриплоїдної хромосомної раси *Octolasion tyrtaeum* s. l. та триплоїдної раси цього виду, яка вперше виявлена на території України. Досліджено генетичну структуру популяцій цього видового комплексу. Встановлено, що більшу частину ареалу (за винятком південного регіону) *Octolasion tyrtaeum* s. l. займає субтриплоїдна хромосомна раса, яка представлена 19 біотипами. *Octolasion tyrtaeum* s. l. з південного регіону характеризується триплоїдним набором хромосом і представлений рядом клонів (Онищук, 2009).

Цей вид був зведений Oerley (1885) як синонім *O. lacteum* (Oerley, 1885). В Азії і Європі, крім Феноскандії, вид *Octolasion tyrtaeum* s. l. (Savigny, 1826) не відзначений. Крім того, за Онищук (2009), «всі представники виду характеризуються бідністю якісних морфологічних параметрів, придатних для їх ідентифікації, тому для аналізу, в основному, використовувались розмірні характеристики, причому більш інформативними виявилися відносні розміри тіла».

5.1.2.11. Рід *OCTODRILUS* Omodeo, 1956

Тіло циліндричне, за пояском слабо сплющене в дорзо-вентральному напрямі. Забарвлення покривів буре або пурпурове. Передні сегменти забарвлені інтенсивніше, ніж задні. Передротова лопать (простоміум) епілобічна, закрита, рідко танілобічна.

Перша спинна пора міститься в міжсегментальній борозні 6/7–13/14. Щетинки не зближені й розташовуються поодиноко вісьмома поздовжніми рядами. Інколи віддаль між щетинками **ab** і **cd** у передпоясковій частині тіла менша, ніж у позапоясковій частині.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті. Вони іноді добре виражені, іноді слабо. Залозисті поля навколо чоловічих статевих отворів відсутні. Поясок охоплює шість–дев'ять сегментів. Пубертатні валики тягнуться вздовж пояска. Проте вони можуть виходити за межі пояска на кілька сегментів (1–3) у напрямку до заднього кінця тіла. Дисепіменти передніх сегментів 5/6–14/15 дещо потовщені.

Вапнякові залози представлені кишенями в 10-му сегменті. Нефридіальні міхури гакоподібні або видовжені із загнутою частиною, яка розміщена ззаду основної. М'язовий шлунок розташований у 17-му і 18-му сегментах або 18-му і 19-му.

Сперматек є п'ять–сім пар у 5–12-му сегментах. Їхні зовнішні отвори розташовані на лінії щетинок «**c**», у міжсегментних борознах 9/10, 10/11.

Зовнішні отвори сім'яприймачів відкриваються в 5/6–12/13 міжсегментних борознах на лінії щетинок **c**. Сім'яних міхурів чотири пари в 9–12-му сегментах. Сім'яники і їхні лійки сім'япроводів містяться у двох непарних капсулах, які розташовані під стравоходом (субезофагінально).

Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка перистого типу.

В Україні відзначено чотири види роду *Octodrilus.*

Рід представлений 20 видами. У Правобережній Україні виявлено лише три види.

Таблиця для визначення видів роду *Octodrilus*

1(2). Сім'яприймачів 5 пар. Поясок охоплює 29-й, 30–36-й сегменти ……..……***O. transpadanus***

2(3). Сім'яприймачів 6 або 7 пар. Поясок охоплює 28-й, 29–36-й сегменти.

3(4). Сім'яприймачів 6 пар. Поясок охоплює 29–37-й сегменти.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

Пубертатні валики розташовані на 29–37-му сегментах……..…...***O. lissaensis***

4. Сім’яприймачів 7 пар. Поясок охоплює 28, 29–37-й сегменти. Пубертатні валики розташовані на 28-му, 29–39-му, 40-му сегментах……**O. complanatus**

Octodrilus transpadanus **(Rosa, 1884)**

Довжина статевозрілих особин варіює в межах 80–205 мм, ширина – 6–8 мм. Число сегментів – 102–180 мм. Форма тіла циліндрична, післяпояскова частина тіла сплющена. Забарвлення передньої частини тіла інтенсивніше, ніж задньої. Воно коричнево-буре, буре, буро-сіре. Головна лопать епілобічна, закрита, рідко танілобічна і заглиблюється у перистоміум на 1/2–1/3 його довжини. Спинні пори починаються з 6/7–13/14 міжсегментної борозни. Е. Ш. Квавадзе (1985) вказує, що спинні пори починаються з 8/9 міжсегментної борозни. Проте Т. С. Перель (1979), Т. С. Всеволодова-Перель (1997) вказує на їхнє розміщення у 11/12 або 12/13 міжсегментній борозні. Папіли виявлені навколо щетинок **a** і **b** у 21-му або 30-му сегментах. Щетинки не зближені, рідко слабо зближені попарно. Вони розташовані в сегментах вісьмома рядами. Формула щетинкового апарату – **aa : ab : bc : cd : dd** = 32 : 19 : 25 : 16 : 60 (Квавадзе, 1985). Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті. Залозисті поля відсутні навколо статевих отворів. Поясок охоплює 29-й, 30–36-й, 37-й сегменти. Пубертатні валики розміщені з 29-го, 30-го по 37-й, 38-й, 39-й сегменти.

Дисепіменти 5/6–14/15 потовщені. Вапнякові залози розташовані в 10-му й 11-му сегментах. У 10-му сегменті вони утворюють дивертикули. Воло займає 15–16-й сегменти, м’язовий шлунок – 17–18-й. Вапнякові залози представлені двома бічними кишенями в 10-му й 11-му сегментах.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

Сім'яні міхури представлені чотирма парами й розташовані в 9–12-му сегментах. П'ять пар сім'яприймачів (сперматек) міститься в 6–10-му, 6–8-му або 10-му й 11-му сегментах, а їхні протоки відкриваються в міжсегментні борозни 6/7–10/11 на лінії щетинок **c**.

Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка перистого типу.

***Octodrilus lissaensis* (Michaelsen, 1891)**

Довжина тіла 60–145 мм, ширина 4–6 мм. Число сегментів 90–180. Форма тіла циліндрична, задня його частина сплющена. Забарвлення буро-сіре, слабке пурпурове. Його інтенсивність варіює. Головна лопать епілобічна, заглиблюється в перистоміум на 1/2–3/5 його довжини. Спинні пори починаються з 7/8–13/14, рідко 7/8, 8/9–10/11 (Каспчак, 1986; Перель, 1979; Всеволодова-Перель, 1997) міжсегментної борозни. Щетинки не зближені. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті, без залозистих полів.

Поясок охоплює 29–36-й сегменти. Пубертальні валики містяться на 29–36-му сегментах, іноді займають частину 37-го сегмента. Дисепіменти 10/11–14/15 дуже потовщені.

Вапнякові залози з дивертикулами в 10-му сегменті.

Чотири пари сім'яних міхурів розташовані в 9–12-му сегментах. Сперматек шість пар (5/6–10/11), відкриваються на лінії щетинок **c**. Поздовжні посмуговані м'язи перистого типу.

***Octodrilus complanatum* (Dugès, 1828)**

Довжина тіла 80–220 мм, ширина 7–10 мм. Форма тіла циліндрична, за пояском дещо приплющена. Забарвлення тіла буре, буро-сіре, димчасто-сіре з фіолетовим відтінком. Головна лопать епілобічна, закрита. Вона порізно

Буценко Л. В. Іванців В. В.

заглиблюється у перистоміум, найчастіше від 1/2 до 1/3 довжини 1-го сегмента. Спинні пори починаються з 11/12 або 12/13 міжсегментної борозни (Перель, 1979). К. Каспчак (1986) відзначає їх у 6/7–13/14 міжсегментній борозні як слабо виражені. Папілярні утвори навколо черевних щетинок представлені в 17-му, 30-му і 31-му сегментах.

Щетинки не зближені. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті. Залозисті поля навколо чоловічих статевих отворів відсутні. Поясок на 28-му, 29–37-му сегментах. Пубертатні валики тягнуться вздовж усього пояска і виходять за його межі на 1–3-й сегменти. Пубертатні валики містяться на 18-му, 29–39-му, 40-му сегментах.

Сім'яних міхурів шість пар, розташовуються вони в 6–12-му сегментах. Сім пар сперматек відкриваються в міжсегментні борозни 6/7–12/13 на лінії щетинок «**c**». Поздовжні посмуговані м'язи за пояском перистого типу.

Вапнякові залози в 10-му сегменті утворюють дивертикули. Вид малопоширений

5.1.2. 12. Рід *DENDRODRILUS* Omodeo, 1956

Тіло циліндричне. Забарвлення тіла фіолетово-червоне (пурпурове), іноді інтенсивність його варіює. Головна лопать епілобічна, закрита. Вона заглиблюється у перистом на 2/3 довжини 1-го сегмента. Спинні пори починаються з 5/6, рідко 4/5 міжсегментної борозни.

Щетинки слабо зближені попарно. Чоловічі статеві отвори на 15 сегменті. Залозисті поля навколо чоловічих статевих отворів розвинуті. Поясок охоплює 5–8 сегментів.

Пубертатні валики тягнуться вздовж усього пояска й виходять за його межі на 1–3-й сегменти. Іноді вони слабо розвинуті або відсутні.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

Дисепіменти передніх сегментів дещо потовщені. Вапнякові залози мають дві добре виражені бічні кишені в 10-му і 11-му сегментах. М'язовий шлунок міститься в 17-му і 18-му сегментах. Нефридіальні міхури U-подібні. Загнута частина повернута вперед.

Сперматеки представлені двома парами у 9-му і 10-му сегментах або ж вони відсутні. Отвори сім'яприймачів (сперматек) відкриваються у 9/10 і 10/11 міжсегментних борознах на лінії щетинок **c**. Сім'яники й лійки сім'япроводів вільні. Сім'яних міхурів дві або три пари в 11-му і 12-му або 9-му, 11-му й 12-му сегментах. Вапнякові залози утворюють в 10-му сегменті добре розвинуті дивертикули.

Поздовжні посмуговані м'язи за пояском перистого типу.

Таблиця для визначення видів роду ***Dendrodrilus***

1 (2). Пубертатні валики розташовані на 28–30-му сегментах ……***D. subrubicundus* (Eisen, 1874)**

2 (3). Пубертатні валики добре виражені й розташовані на 29–30-му сегментах. Три пари сім'яних міхурів міститься в 9-му, 11-му і 12-му сегментах. Дві пари сперматек зосереджені в 9-му й 10-му сегментах ……***D. rubidus rubidus* (Savigny, 1826)**

3. Пубертатні валики відсутні або вони рідко трапляються. Сперматеки відсутні. Дві пари сім'яних мішків містяться в 11-му й 12-му сегментах. ……***D. rubidus tenuis* (Eisen, 1874)**

***Dendrodrilus subrubicundus* (Eis.)**

Тіло циліндричне й дещо сплющене в задній частині. Довжина статевозрілих особин 50–73 мм, ширина – 2–3 мм. Число сегментів 56–118.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

Дорзальна частина тіла забарвлена в темно-фіолетовий, червоно-фіолетовий, рідше рожево-фіолетовий кольори, вентральна сторона – ясно-бежева з рожевим відтінком. Ротова лопать епілобічна, закрита й заглиблюється в перистоміум на 2/3–3/4 його довжини. Щетинки не зближені попарно. Спинні пори починаються з 5/6, рідко 4/5 міжсегментної борозни. Формула щетинкового апарату – **aa : ab : bc : cd : dd** = 14 : 6 : 14 : 9 : 40. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті. Залозисті поля навколо чоловічих статевих отворів добре розвинуті й не заходять на сусідні сегменти.

Поясок охоплює 25-й, 26–31-й, 32-й сегменти (усього – 6–7 сегментів). Проте нам найчастіше трапляються екземпляри з поясом, який охоплював 26–31-й сегменти. Пубертатні валики знаходяться на 28–30-му сегментах, іноді сягають ½ 31-го.

Дисепіменти 5/6–10/11 дещо потовщені. Вапнякові залози займають 10-й, 11-й, 12-й сегменти. У 10-му сегменті вони представлені двома бічними кишенями. Воло займає 15-16-й, шлунок – 17–18-й сегменти. Тифлозоль грушоподібний, співвідношення площі поперечного перерізу тифлозолю і просвіту кишечника – 1:3,5.

Сперматек – дві пари, розташовані вони в 9-му і 10-му сегментах. Зовнішні отвори сперматек відкриваються у 9/10 і 10/11 міжсегментних борознах вище від лінії щетинок **c**. Три пари сім'яних міхурів розташовані у 9-му, 11-му і 12-му сегментах. За розмірами перша пара сім'яних мішків є найменшою.

Поздовжні м'язові волокна шкірно-м'язового мішка перистого типу.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

***Dendrodrilus rubidus rubidus* (Savigny)**

Тіло циліндричне. Довжина статевозрілих особин 37–60 мм, ширина в ділянці пояска – 2–4 мм. Число сегментів 50–110. Дорзальна частина тіла має блідо-червоне, рожево-фіолетове, вентральна сторона – слабо рожеве забарвлення. Ротова лопать епілобічна, закрита. Вона заглиблюється в перистом на 2/3–3/4 його довжини. Спинні пори починаються з 5/6, рідко 4/5 міжсегментної борозни. Щетинки не зближені попарно.

Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті. Залозисті поля навколо чоловічих статевих отворів не заходять на сусідні сегменти. Поясок охоплює 26-й, 27–31-й, 32-й сегменти (6–8 сегментів). Пубертатні валики добре розвинуті й містяться на 29–30-му сегментах.

Дисепіменти 5/6–10/11 дещо потовщені.

Сперматек дві пари. Вони великі й містяться у 9-му та 10-му сегментах. Сперматеки містяться в тих самих сегментах, що й сім'яні мішки. Сім'яних мішків три пари, розміщені в 9-му, 11-му, 12-му сегментах. Пара сім'яних мішків у 9-му сегменті менша від двох пар у 11-му, 12-му.

***Dendrodrilus rubidus tenuis* (Eisen, 1826)**

Тіло циліндричне й слабо сплющене в задній частині. Довжина статевозрілих особин 20–55 мм, ширина в ділянці пояска – 2–3 мм. Число сегментів 69–120. Дорзальна частина тіла темно-фіолетова, червоно-фіолетова, рідше рожево-фіолетова, вентральна сторона – ясно-бежева з рожевим відтінком. Ротова лопать епілобічна, закрита. Вона заглиблюється в перистом на 1/2–2/3 його довжини. Спинні пори починаються з 5/6, рідко 4/5 міжсегментної борозни. Щетинки не зближені попарно. Формула щетинкового апарату – **aa : ab : bc : cd : dd =** 29 : 10 : 21: 13 : 58. Інколи

Буденко Л. В. Іванців В. В.

наявні папіли навколо щетинок **a** і **b** у 16-му, 21-му сегментах.

Жіночі статеві отвори на 14-му сегменті, вище від щетинок **b**. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті. Залозисті поля навколо чоловічих статевих отворів добре розвинуті й не заходять на сусідні сегменти.

Поясок охоплює 25–31-й, 32-й або 26–31-й, 32-й сегменти. Поясок зазвичай займає шість сегментів – з 26-го по 31-й, але інколи його початок зсувається на 25-й або 27-й сегмент, а задня межа пояска заходить на 32-й сегмент (Малевич, 1950; Перель, 1979; Всеволодова-Перель, 1999). К. Каспчак (1986) вказує, що поясок охоплює 25-й, 26-й, 27–30-й, 31-й, 32-й сегменти (5–8 сегментів). Пубертатні валики відсутні або рідко трапляються на 1/2 28-го, 28-му, 29–30-му сегментах.

Дві пари сім'яних міхурів містяться в 11-му, 12-му сегментах. Сперматеки відсутні. Сперматофори відзначені на 29–30-му сегментах.

Передні дисепіменти слабо потовщені. Вапнякові залози в 10–12-му сегментах. Воло займає 15–16-й, а м'язовий шлунок у 17–18-й сегменти.

Поздовжні м'язові волокна шкірно-м'язового мішка перистого типу.

5.1.2. 13. Рід *DENDROBAENA* Eisen emed. Pop, 1941

Тіло циліндричне, задній кінець інколи слабо сплющений. Поперечний розріз тіла в ділянці пояска овальний, рідко чотирикутний або восьмикутний. У представників роду *Dendrobaena* довжина тіла різна й може варіювати від 20-ти до 170 мм. Забарвлення тіла червоне, фіолетове, червоно-фіолетове, пурпурово-червоне, буре або ж воно відсутнє. Головна лопать епілобічна, відкрита, рідко танілобічна. Перші спинні пори починаються з 4/5 або 5/6 міжсегментної борозни. Щетинки не зближені або слабо зближені й представлені вісьмома рядами.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

Дисепіменти передніх сегментів дещо потовщені. Вапнякові залози представлені 2–3 парами й займають 10–13-й або 11-й і 12-й сегменти. Їхні кишені можуть бути добре розвинуті, частково або цілком редуковані. Нефридіальні міхури сосископодібні, за пояском бісквітоподібні.

Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті. Залозисті поля навколо чоловічих статевих отворів розвинені або відсутні. Поясок охоплює 6–8 сегментів. Пубертатні валики добре розвинуті й займають 2–4 сегменти.

Сім'яприймачі представлені двома, трьома або чотирма парами, які зосередженні в 9–12-му сегментах. Отвори сім'яприймачів містяться на лінії щетинок **d** або дорзальніше, інколи вентральніше, на лінії щетинок **c**. У партеногенетичних особин сім'яприймачі відсутні. Сім'яники і лійки сім'япроводів вільні, рідше містяться в сім'яних капсулах. Сім'яні міхурці представлені двома, трьома або чотирма парами, які розташовані у 11-му і 12-му, 9-му, 11-му і 12-му або 9–12-му сегментах.

Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка перистого, рідше перехідного або пучкуватого типу.

Таблиця для визначення видів роду ***Dendrobaena*** Eisen, 1873, emend. Pop, 1941

1(2). Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті без залозистих полів. Пубертатні валики витягнуті вздовж бічного краю пояска з 26-го по 29-й сегменти. Поясок охоплює 24–29-й, 30-й сегмент. …..……***D. byblica***

2(3). Залозисті поля навколо чоловічих статевих отвори на 15-му та 14–16-му сегментах добре виражені.

3(4). Залозисті поля навколо чоловічих статевих отворів містяться на 14–16-му сегментах. Поясок розташований на 1/2 28-го, 28–33-му, 34-му

Буденко Л. В. Іванців В. В.

сегментах…… ***D. attemsi***

4(5). Поясок обіймає 27-й, 28–33-й або 27–34-й сегменти, пубертатні валики – 30–32-й. Перша спинна пора міститься в 5/6 міжсегментній борозні…….. ***D. alpina***

5(3) Поясок обіймає 29–33-й, 34-й сегменти. Пубертатні валики містяться на 31–33-му сегментах. Перша спинна пора міститься в 4/5 міжсегментній борозні. Тіло перед пояском циліндричне, а за пояском – у поперечному перерізі восьмикутне. …… ***D. octaedra***

***Dendrobaena byblica* (Rosa, 1893)**

Довжина статевозрілих черв'яків 36–110 мм, ширина в передпоясковій частині 3–5 мм. Число сегментів 72–135. Тіло циліндричне, за пояском сплющене. Забарвлення пурпурове, буре, димчасто-буре, інколи відсутнє або слабо пурпурове на дорзальній стороні переднього кінця тіла. У забарвлених черв'яків на 9–11-му сегментах можуть бути світлі плями, які сходяться на дорзальній стороні (Перель, 1979). Головна лопать епілобічна, відкрита й заглиблена на 1/3 довжини перистоміума.

Спинні пори починаються з 9/10, 10/11 або 11/12, рідко 12/13 міжсегментних борознах. Е. Ш. Квавадзе (1985) вказує, що вони розташовуються значно ближче до переднього кінця тіла – 6/7, рідко 5/6 міжсегментних борознах. Щетинки не зближені попарно. Формула щетинкового апарату за пояском становить **aa : ab : bc : cd: dd** = 16: 10 : 14 : 10 : 24.

Жіночі статеві отвори містяться на 14-му сегменті, вище від щетинок **b**. Чоловічі статеві отвори розміщені на 15-му сегменті й розташовані біля **b** щетинок. Їхні краї злегка потовщені. Залозисті поля навколо чоловічих

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

статевих отворів не розвинуті.

Великі папілярні утвори навколо щетинок **a** і **b** на 24-му або 25-му і 29-му чи 30-му сегментах. Вони можуть міститися і на інших сегментах, але розвинуті слабо. Е. Ш. Квавадзе (1985) вказує на розміщення папілярних утворів на щетинках **a, b, c** в 9-му сегменті, **a, b** – 10-му, 11-му сегментах і **a, b** – 25–30-му сегментах.

Поясок охоплює 24-й, 25–28-й, 29-й, 30-й сегменти, рідко 31-й. Проте найчастіше поясок охоплює 24–30-й або 25–30-й сегменти. Пубертатні валики розташовані на 1/2 26–1/2 29 або на 26–29-му сегментах. Вапнякові залози в 11–12-му сегментах. Стравохід міститься в 11-му сегменті, він розширений і має пластинчасту структуру. Воло міститься в 15–16-му, м'язовий шлунок – 17–18-му сегментах.

Сім'яприймачі розміщуються в 10-му, 11-му сегментах, їхні протоки відкриваються в міжсегментних борознах 9/10, 10/11 на лінії щетинок **d** або дещо нижче від **d**, або на бічній стороні над лінією щетинок **c**.

Число сім'яних міхурів – 3 або 4 пари, розташовані в 9-му, 11-му, 12-му або в 9–12-му сегментах. Лійка сім'япроводів міститься в сім'яних капсулах.

Розташування поздовжніх м'язових волокон шкірно-м'язового мішка перистого типу.

***Denrobaena attemsi* Michaelsen, 1889**

Довжина статевозрілих черв'яків 27–73 мм, ширина в ділянці пояска 2–3 мм. Число сегментів 83–138. Забарвлення тіла червоно-коричневе, темно-червоне, ясно-червоне з фіолетовим відтінком, інколи воно слабо виражене або в 9–11-му сегментах безбарвне. Форма тіла циліндрична. Головна лопать епілобічна, відкрита. Спинні пори починаються з 5/6 міжсегментної борозни.

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

Жіночі статеві отвори містяться на 14-му сегменті вище від щетинок **b**. Чоловічі статеві отвори містяться на 15-му сегменті, залозисті поля чоловічих статевих отворів заходять на сусідні сегменти або повністю їх займають. Черевна поверхня 14–16-го сегментів залозиста.

Щетинки слабо зближені. Формула щетинкового апарату за пояском становить: **aa : ab : bc : cd: dd** = 13: 10 : 13 : 10 : 25. Щетинки **b** з 29-го по 33-й сегмент на папілах. Е. Ш. Квавадзе (1985) вказує на зменшення кількості папілярних утворів навколо щетинок **b** до трьох (30–32-й сегменти).

Поясок охоплює 1/2 28-го – 34-й або 28–34-й сегменти. На 28-му і 34-му сегментах поясок розвинутий тільки зі спинної сторони. Пубертатні валики містяться на 30–32-му сегментах.

Вапнякові залози розташовані в 11–12-му сегментах. Воло займає 15–16й, а м'язовий шлунок 17–18-й сегменти.

Сім'яприймачів дві пари, розташовуються в 9-му, 10-му сегментах. Їхні протоки відкриваються дещо нижче від щетинок **d**. Сім'яних міхурів три пари – в 9-му, 11-му і 12-му сегментах. Сім'яники й лійки сім'япроводів вільні. Вони розташовані в 10-му, 11-му сегментах.

Сперматофори розташовані на 24-му, 26-му сегментах. Розташування поздовжніх м'язових волокон шкірно-м'язового мішка перистого типу.

***Dendrobaena alpina* (Rosa, 1884)**

Довжина статевозрілих особин 56–118 мм, ширина в передпоясковій частині 4–5 мм. Число сегментів 67–165. Тіло циліндричне. Забарвлення дорзальної сторони тіла варіює від червоно-фіолетового до ясно-червоного, вентральна – ясно-коричнева з кремовим або рожевим відтінком, інколи безбарвна. Головна лопать епіобічна, відкрита. Вона заглиблена в

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

перистоміум на 1/2 його довжини.

Спинні пори починаються з 5/6 міжсегментної борозни. Дисепіменти 5/6–8/9, дещо потовщені. Вапнякові залози представлені кишенями в 11-му і 12-му сегментах. У передпоясковій частині тіла добре виражені папілярні утвори навколо **a, b** щетинок в 11-му, 12-му, 16-му, 17-му, а також на пояскових сегментах – 26-му, 27–33-му, 34-му або тільки на деяких з перерахованих. Жіночі статеві отвори на 14-му сегменті, вище від щетинок **b**. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті. Вони оточені залозистими полями, які не заходять на сусідні сегменти. Е. Ш. Квавадзе (1985) вказує, що вони частково заходять на 16-й сегмент. Щетинки не зближені або слабо зближені попарно. Формула щетинкового апарату за поясом становить: **aa : ab : bc : cd: dd** = 16: 10 : 14 : 10 : 24.

Поясок охоплює 27-й, 28–33-й, 34-й сегменти, інколи також частину 26-го сегмента. Пубертатні валики містяться на 29-му, 30–32-му сегментах.

Сім'яприймачів дві або три пари. Містяться вони в 9-му і 10-му або в 9–11-му сегментах і відкриваються в міжсегментні борозни 9/10, 10/11, 11/12 біля лінії спинних пор, їхні отвори відкриваються в 9/10 і 10/11 або 9/10 і 11/12 міжсегментних борознах вище від лінії **d** або біля лінії спинних пор. Сім'яних міхурів три або чотири пари. Розташовані вони в 9-му, 11-му і 12-му або 9–12-му сегментах.

Сперматофори дископодібні. Вони містяться на 26–28-му сегментах.

Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка перистого типу.

***Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826)**

Довжина статевозрілих особин 20–45 мм, ширина в передпоясковій частині 2–5 мм. Тіло перед пояском циліндричне, а за пояском – у

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

поперечному перерізі – восьмикутне. Число сегментів 76–110. Забарвлення дорзальної сторони тіла темно-червоне, темно-фіолетове або фіолетово-коричневе, вентральної – ясно-коричневе з рожевим чи кремовим відтінком. Особливо інтенсивне забарвлення спостерігається в передній частині. Поясок ясно-оранжево-червоний. Головна лопать епілобічна (1/2), відкрита.

Спинні пори починаються з 4/5 або 5/6 міжсегментної борозни. Щетинки не зближені попарно. Формула щетинкового апарату за пояском становить: **aa : ab : bc : cd: dd** = 20: 13 : 12 : 11 : 20 (Квавадзе, 1985). Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті. Вони оточені слабко розвинутими залозистими полями, які не заходять на сусідні сегменти. Жіночі статеві отвори розташовані на 14-му сегменті, вище від щетинок **b**. Папілярні утвори навколо щетинок **a** або **b** трапляються рідко на 13-му, 14-му сегментах. Е. Ш. Квавадзе (1985) вказує, що вони можуть розміщуватися на щетинках **b** 10-му, 15-му, 16-му, 31–33-му сегментах.

Поясок найчастіше охоплює 29–33-й або 29-й – 1/2 34-го сегмента. Т. С. Перель (1979) зазначає, що поясок розташовується з 27-го, 28-го, 29-го по 33-й, 34-й сегменти. Пубертатні валики розташовані на 31–32-му, 33-му сегментах, найчастіше – на 31–33-му.

Сім'яних міхурів три пари: у 9-му, 11-му, 12-му сегментах. Е. Ш. Квавадзе (1985) вказує на їхнє варіювання від двох, трьох до чотирьох пар і відповідне розташування в 11-му, 12-му; в 9-му, 11-му, 12-му або 9–12-му сегментах. Є всі підстави вважати, що чотири пари сім'яних міхурів притаманні одному підвиду, що його описав В. Поп (Pop, 1938) – *D. octaedra* (Sav.) var. *quadrivesiculata*. Три пари сім'яприймачів розташовані в 9-му, 10-му, 11-му сегментах. Отвори їхні розташовані на лінії щетинок **d** і відкриваються у 9/10, 10/11 та 11/12 міжсегментних борознах.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

Вапнякові залози розташовані в 10–13-му сегментах. Воло міститься в 15–16-му, а м’язовий шлунок – у 17–18-му сегментах.

Поздовжні м’язи шкірно-м’язового мішка перистого типу.

5.1.2.14. Рід *FITZINGERIA* Zicsi

Великі черви завдовжки 60–250 мм, завширшки 4–10 мм. Число сегментів 75–230. Тіло циліндричне з дуже сплющеним заднім кінцем. Забарвлення тіла коричнево-сіре, проте часто має червоно-фіолетовий відтінок. Головна лопать протоепілобічна або епілобічна закрита. Перші спинні пори починаються з 5/6–11/12 міжсегментної борозни. Щетинки не зближені.

Дисепіменти передніх сегментів потовщені. М’язовий шлунок міститься в 17–19-му або 17–18-му сегментах. Вапнякові залози розташовані в 10–12-му сегментах. Нефридіальні міхури сосископодібні. К. Каспчак (1986) ідентифікує їх як видовжені.

Чоловічі статеві отвори виражені слабо й містяться у 23-му, 24-му, 25-му, 26-му, рідко 27-му сегменті або в 22/23, 23/24, 24/25, 25/26 або 26/27-му. Навколо чоловічих статевих отворів відсутні залозисті поля.

Поясок охоплює 24–30-й сегменти. Пубертатні валики представлені у вигляді бородавок або горбиків і містяться на 4–7-му сегментах. Сім’яники розташовані в субезофагінальних сім’яних капсулах. У 7–10-му, 8–10-му, 9–10-му або 9–11-му сегментах розташовані 2–4 пари сім’яприймачів. Як виняток, сім’яприймачів може бути 5 пар у 6–10-му сегментах. Сім’яних мішків 2–4 пари в 9–12-ти сегментах.

Поздовжні посмуговані м’язи шкірно-м’язового мішка перистого типу.

В Україні вид представлений двома підвидами.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

Таблиця для визначення видів роду ***Fitzingeria*** **(**Zicsi, 1978)

1. Сім'яприймачів три – чотири пари, розташовані в 8–10-му, 7–10-му або 9–11-му сегментах. Сім'яних міхурів дві пари. Розташовані вони в 11-му і 12-му сегментах……..……***F. platyura montana***.

2. Сім'яприймачів дві пари, розташовані в 9-му, 10-му сегментах. Сім'яних міхурів три – чотири пари, розташовані в 9-му, 11-му, 12-му або 9–12-му сегментах……***F. platyura platyura***

Fitzingeria platyura montana **(Cernosvitov, 1932)**

Довжина статевозрілих черв'яків 105–250 мм, ширина в ділянці пояска 4–9 мм. Задній кінець тіла сильно сплющений. Число сегментів 75–230 мм. Дорзальна сторона тіла коричнева, коричнево-сіра, темно-коричнева з легким червонуватим або фіолетовим відтінком. Ця сторона тіла темніша за вентральну. Головна лопать проепілобічна або епілобічна, заглиблена на 1/3 довжини перистоміума. Перші спинні отвори містяться в 7/8, 8/9, 9/10, 10/11, 11/12 або 12/13 міжсегментних борознах. Щетинки не зближені. Формула щетинкового апарату за пояском становить: **aa : ab : cd: dd : bc** = 5,5 : 4 : 3 : 2,8 : 7 (Каспчак, 1986). Папілярні утвори навколо щетинок **a, b** добре розвинуті на 25-му, 30-му, 33–36-му сегментах або в 22/23, 23/24 чи 25/26 міжсегментних борознах.

Поясок охоплює 24-й, 25–30-й сегменти. Пубертатні валики розташовані з 24, 25–30-му сегментах. Чоловічі статеві отвори містяться на 24-му, 25-му або 26-му сегментах або 24/25-му, рідко в сегменті 23 або 22/23, 23/24 або 25/26 міжсегментних борознах. Сім'яприймачі представлені трьома або чотирма парами, які містяться у 8-му, 9-му, 10-му або 7-му, 8-му,

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

9-му, 10-му або 9–11-му сегментах. Їхні отвори відкриваються у 7/8, 8/9–10/11 міжсегментних борознах на лінії щетинок **d**. Т. С. Перель (1979) указує, що отвори сім'яприймачів відкриваються вище від лінії **d**. Рідко трапляються особини зі сформованими п'ятьма парами сім'яприймачів у 5–10-му сегментах. Вони відкриваються отворами в 6/7–10/11 міжсегментних борознах.

Сім'яні міхури представлені 2 парами і розташовуються в 11-му і 12-му сегментах. Сім'яники і лійки сім'япроводів оточені сім'яними капсулами. Дисепіменти 6/7–8/9, 12/13–14/15 потовщені. Вапнякові залози з добре розвинутими бічними кишенями містяться в 10-му, 11-му сегментах.

Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка перистого типу.

***Fitzingeria platyura depressa* (Rosa, 1893)**

Довжина статевозрілих черв'яків 60–190 мм, ширина в ділянці пояска 4–9 мм. Число сегментів 75–230. Забарвлення дорзальної сторони коричнево-сіре або темнокоричневе з червонуватим відтінком. Плевральна сторона сіра або бежево-сіра. Головна лопать простоміума епілобічна, заглиблена на 1/2 довжини перистоміума. Перші спинні пори містяться в 5/6, 6/7, 7/8 міжсегментних борознах. Папілярні утвори щетинки **a** або **a** і **b** у сегментах 9 і 29 добре виражені. Інколи папілярні утвори поодинокі і зустрічаються в сегментах 11, 25 і 30.

Формула щетинкового апарату перед пояском становить: **aa : ab : cd: dd : bc** = 4 : 2,5 : 2 : 2 : 6 (Каспчак, 1986). В передпояскові частині тіла щетинки зближені, а в післяпоясковій – розташовуються широко вісьмома рядами.

Чоловічі статеві отвори знаходяться в 26-му чи 27-му сегментах, або в

Буценко Л. В. Іванців В. В.

міжсегментальній борозні 26/27, рідко також в сегменті 25-му або в 25/26 міжсегментальній борозні. Поясок охоплює 25–30-й сегменти. Пубертатні валики розвинуті на 25–30-му сегментах.

Дисепіменти 6/7–8/9 слабо потовщені, а 12/13–14/15 дуже потовщені.

Сім'яприймачів три – чотири пари. Розташовані вони в 8–10-му, 7–11-му або 9–11-му сегментах. Їхні зовнішні отвори відкриваються в 9/10 і 10/11 міжсегментні борозни на лінії щетинок **d**. Рідко сім'яприймачі наявні в сегментах 6–10. Їхні отвори відкриваються в міжсегментних борознах 6/7–10/11. Сім'яні міхури представлені трьома – чотирма парами в 9–12-му або 9-му, 11-му і 12-му сегментах.

Вапнякові залози містяться в 10–12-му сегментах. Поздовжні м'язи шкірно-м'язового мішка перистого типу.

Отже, у цьому розділі чи не вперше подано систематичний огляд дощових черв'яків Правобережної України. В основу розділу лягли результати власних досліджень та досліджень інших науковців. Відомості про фауну, екологію, хорологію дощових черв'яків Європи накопичувалися упродовж понад 150 років. Ми використали майже всі доступні нам публікації із систематики дощових черв'яків.

У межах Правобережної України описано 44 види і підвиди дощових черв'яків (*Megadrili*), які належать до двох родин – *Criodrilidae* та *Lumbricidae*. Більшість із них належать до родини *Lumbricidae*. Вона представлена у фауні Правобережної України 11 родами. Найбільша кількість видів у *Aporrectodea, Lumbricus, Dendrobaena.* Для родової діагностики були використані топографія щетинок у межах сегмента, розташування поясків, кількість сегментів, які їх охоплюють; розташування і морфологія пубертатних валиків; форма простоміума; морфологія

Буценко Л. В. Іванців В. В.

нефридіальних міхурів та їхнє розташування стосовно головного відділу. Морфо-анатомічна організація шкірно-м’язового мішка вказує на унікальність систем адаптації до умов життя в ґрунтовому середовищі.

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

РОЗДІЛ 6.

Екобіологічний аспект дощових черв'яків біогеоценозів Правобережної України

Мезофауну ґрунту можна представити як облігатний структурно-фунціональний комплекс. У помірному поясі основними редуцентами біомаси біогеоценозів є дощові черв'яки. Відомо, що майже всі ґрунти заселені дощовими черв'яками, склад і чисельність яких визначається особливостями гідротермічного режиму, фізико-хімічними властивостями, гранулометричним складом, видовою різноманітністю і структурою мікроорганізмів та рослинним покривом. Одночасно серед ґрунтових сапрофагів дощові черв'яки домінують у формуванні ґрунтового профілю й динаміці утворення гумусу. Активність їх у ґрунті значною мірою визначає просторову локалізацію й темпи деструкційних процесів.

М. С. Гіляров (Гиляров, 1976) вказує, що кожен вид у межах свого ареалу трапляється тільки в тих біотопах, де комплекс едафічних чинників відповідає певним величинам фізіологічних потреб. Поєднання основних едафічних чинників середовища (гранулометричного складу, температури, вологості, карбон діоксиду, кисню, pH, окисно-відновного потенціалу та ін.) забезпечує життєдіяльність ґрунтових олігохет відповідно до загального показника, який в екології прийнято вважати «екологічним стандартом».

Амплітуда варіювання окремих едафічних чинників середовища, в якому можливе життя ґрунтових олігохет родини люмбрицидів, відповідає екологічній пластичності виду. Люмбрициди заселяють біотопи з амплітудою варіювання едафічних чинників, які відповідають нормі реакції виду й

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

визначаються генотипом, що передається спадково й проявляється у формі модифікації. Знання норми реакції видів дає змогу керувати їхнім ростом і розвитком. У комплексі едафічні чинники визначають метаболізм, відтворення, тривалість життя та хорологію видів (Чорнобай, 2000). Нижче ми подаємо екобіологічну характеристику видів дощових черв'яків Правобережної України.

Родина *Criodrilidae* Vejdovsky, 1884

***Criodrilus lacuum* Hoffmeister, 1845**

Європейський вид, малопоширений. Він приурочений до мулистого дна водойм (струмків, потічків, рік, ставків та озер) прісних і солонуватих (Перель, 1979). Можна припустити, що його поширення тісно пов'язано із зоною ріпалі прісних і солонуватих водойм. Адже в цій ділянці наявна велика концентрація дентриту, яким живляться *C. lacuum*. Вони заселяють невеликі водойми, дно яких встеляють різної величини органічні рештки рослинного і тваринного походження, а також у мичкуватому корінні трав'янистих рослин. Попри це їхнє поширення відзначено у вологій і сирій підстилці, гниючих пеньках дерев. Вологуваті гіготопи характеризуються найсприятливішими умовами зволоження протягом усього сезону вегетації. Для сирих гігротопів властиве надлишкове зволоження, пониження вмісту кисню у грунтовом розчині.

Перші відомості про екобіологічні особливості виду люмбріцид подав Я. Нусбаум (1896). В Україні вид виявлений у мулистих відкладах Західної України, в Карпатах (Поліщук, Гарасевич, 1986).

Буленко Л. В. Іванців В. В.

Родина: *Lumbricidae* Claus, 1876

***Helodrilus cernosvitovianus* (Zicsi, 1967)**

Вид належить до морфо-екологічної групи верхньоярусних нірників Надає перевагу суглинковим буроземам з високим вмістом гумусу та органічних решток трав'яного походження. Домінують у дерновому горизонті, серед коріння злакових рослин, живляться відмерлими рештками кореневих систем. Типовими біотопами виду слугують задерновані злаками схили нижнього гірського поясу Карпат з високою вологістю ґрунту й малою амплітудою її коливання.

Вид поширений у низькогірному поясі Карпат. Т. С. Перель (1979) відзначає поширення виду на висоті 400–600 м н. р. м., а Я. Костецька, А. Розен (Kostecka J., Rozen A.) в Бещадському народному парку – 650–960. За нашими даними, висотний діапазон поширення виду міститься в межах 400–920 м н. р. м. Висотний розподіл ґрунтових олігохет у гірських районах зумовлений впливом комплексу екологічних умов – орографічних, геологічних, ґрунтових і кліматичних.

Рід *PROCTODRILUS* Zicsi, 1935

***Proctodrilus tuberculatus* (Cernosvitov, 1935)**

О. В. Жуков, О. Є. Пахомов, О. М. Кунах (2007) вказують, що *Proctodrilus tuberculatus* виявлений у рівнинній лісостеповій і степових зонах України. Поширений від Західного Кавказу до Франції – на заході і до Німеччини – на сході. Відповідно до екологічної класифікації М. В. Буше (1971, 1975, 1977) вид належить до власне ґрунтових олігохет. Мешкає і живиться в мінеральному горизонті. Дефекація відбувається в ґрунті. Добова

Буценко Л. В. Іванців В. В.

продукція копролітів становить 56 мг сухої речовини на 1 г живої ваги тварин (Zicsi, 1974).

Проведені О. В. Поповим (2008) дослідження фауни, таксономії та екології дощових черв'яків (Oligochaeta, Lumbricidae) Лівобережної України свідчать, що *P. tuberculatus* не виявлений у цьому регіоні. Зауважимо, що Е. Ш. Квавадзе (1985), описуючи *P. Tuberculatus,* вказує: вид зареєстрований на території Чехословаччини, Угорщини, Німеччини, Франції, Болгарії, в Молдові, Північно-Західному Кавказі, трапляється в Україні.

К. Каспчак (Kasprzak, 1986) зазначає, що вид поширений у південній частині Європи, і робить припущення про можливе поширення виду у всій Палеарктиці. У Польщі його виявлено в долині річки Вісла. Припускаємо, що подальші дослідження фауни дощових черв'яків в Україні дадуть можливість чітко окреслити північно-східні межі ареалу *P. tuberculatus.*

Рід *APORRECTODEA* Orley, 1885

Aporrectodea caliginosa (Savigny, 1826)

До 50-х років XX ст. систематики вважали, що вид *Aporrectodea caliginosa* представлений двома формами: *Aporrectodea caliginosa f. typica* (Savigny, 1826), *A. caliginosa f. trapezoides* (Dugesi, 1828), а дещо пізніше їх розглядали як підвиди [16, 42, 77 Власенко]. Застосування з 60-х років XX ст. генетичних підходів встановлення поліплоїдних і проблемних диплоїдних видів дощових черв'яків дало можливість встановити [157, 161, 162, 163 Власенко], що ці форми ідентифікуються як самостійні види: *Aporrectodea caliginosa* (Savigny, 1826), *A. trapezoides* (Dugesi, 1828). Перший з них – амфіміктичний диплоїд, другий – триплоїд, зрідка тетраплоїдний

Буценко Л. В. Іванців В. В.

партеногенетичний вид (Omodeo, 1952; Vedovini, 1973). *Aporrectodea trapezoides* є репродуктивно ізольованою еволюційною одиницею.

Вид належить до середньоярусної морфо-екологічної групи (Перель, 1979, Іванців, 2007). В. К. Балуєв (Балуев, 1950) відносить його до «нижньоярусної» морфо-екологічної групи, попри те, що особини виду в активному стані перебувають у гумусових горизонтах ґрунтового профілю. Цей типовий нірник активно прокладає вертикальні ходи, рідше – горизонтальні.

Aporrectodea caliginosa – найбільш поширений вид у біогеоценозах Правобережної України, зокрема у Лісостеповій зоні: Волинському лісостеповому Опіллі, Західноподільському, Північноподільському, Розточчі, Опіллі, Прут-Дністровському, Північнопридніпровському, Придністровсько-Подільському, Подільсько-Побужанському, Центральнопридніпровському височинному лісостепу. Рідше поширений у зоні мішаних лісів: Волинському, Малому, Житомирському, Київському Поліссі. Поширення виду у Степовій зоні має спорадичний характер, оскільки значною мірою залежить від вологості ґрунтів. Лише в пониженнях рельєфу Степової зони зростання вмісту вологи у ґрунтовому профілі сприяє поширенню *Ap. caliginosa*. У Прикарпатті, Карпатах і Закарпатській низовині *Aporrectodea caliginosa* поширений в агроценозах, на луках, рідше в лісових насадженнях.

Вид відзначається великою екологічною пластичністю і виявлений у різних біотопах: листяних, мішаних та хвойних лісах, луках, пасовищах, оброблюваних ґрунтах (полях, городах), садах, парках, ботанічних садах, теплицях, а також у гниючих стовбурах дерев, пеньках, на берегах річок, озер, каналів. Через постійне знаходження особин виду в оброблюваних

Буценко Л. В. Іванців В. В.

ґрунтах та біля господарських будівель *Ap. caliginosa* отримав назву «нивного» (Соколов, 1926; Четыркина, 1930).

Aporrectodea caliginosa поширений у різних типах ґрунтів: дерново-підзолистих, дерново-підзолистих вторинно насичених, дерново-підзолистих оглеєних, дерново-опідзолених глеюватих, дернових скелетних, дернових борових, дернових глейових, сірих лісових, бурувато-сірих лісових, сірих лісових вологих, сірих лісових глеюватих, ясно-сірих лісових глеюватих, чорноземах опідзолених, чорноземах опідзолених буроземоподібних, чорноземах опідзолених вологих, чорноземах опідзолених оглеєних, чорноземах вилугуваних, чорноземах типових, чорноземах типових вологих, чорноземах типових надглибоких слабогумусованих, чорноземах типових надпотужних малогумусних.

У дерново-зв'язнопіщаних ґрунтах зони мішаних лісів чисельність *Ap. caliginosa* становила 4,1 ± 0,4 екз./м^2, у дерново-глейових легкосуглинкових – 7,4 ± 0,4 екз./м^2, дерново-слабопідзолистих супіщаних – 5,9 ± 0,5 екз./м^2, дерново-середньопідзолистих супіщаних – 8,3 ± 0,9 екз./м^2, дерново-підзолистих глеюватих суглинках – 2,36 ± 0,7 екз./м^2; у лісостеповій зоні в ясно-сірих лісових глеюватих – 18,6 ± 1,2 екз./м^2, сірих лісових вологих – 34,93 ± 1,9 екз./м^2, буруватих-сірих лісових – 39,33 ± 3,1 екз./м^2, темно-сірих опідзолених – 52,5 ± 3,7 екз./м^2, темно-сірих опідзолених вологих – 76,9 ± 4,1 екз./м^2 , у чорноземах опідзолених – 41,4 ± 3,7 екз./м^2.

Aporrectodea caliginosa поширений у різних за гранулометричним складом ґрунтах. Проте вид надає перевагу легким ґрунтам: легким, середнім суглинкам, менше – важким суглинкам і легким глинам, рідко трапляється в середніх і важких глинах.

Вид потрібно віднести до евригідробіонтів, оскільки він поселяється в

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

свіжих, вологих, сирих і мокрих ґрунтах. Загалом організми добре переносять засуху. Зниження вологості ґрунтового повітря зумовлює міграцію в нижні горизонти ґрунтового профілю. Перебування особин у сухих ґрунтах потрібно розглядати як тимчасове явище, що зумовлене різким зменшенням вологості в ґрунтовому профілі. У другій половині літнього періоду, коли вологость грунтового повітря знижується *A. caliginosa* мігрує у нижні горизонти ґрунтового профілю. Там особини виду будують діапаузні камери й переходять зі стану гіпобіозу в криптобіоз (Іванців, 2007). Загалом, вид добре переносить засуху. Найвища чисельність популяції *A. caliginosa* відзначена в західних областях України (західному лісостепу, Карпатах), де коефіцієнт зволоження коливається в межах 2,8–2,2. У Південному Лісостепу і Житомирському Поліссі коефіцієнт зволоження становить 2,1–1,4, а відповідно знижується чисельність *A. caliginosa.* У Степовій зоні вона найнижча і сягає 1–0,8.

У поширенні дощових черв'яків вагоме значення має карбон діоксид. Можна вважати, що у ґрунті нормальний газообмін, коли стратифікація карбон діоксиду у межах ґрунтового профілю не перевищує 3 %. Якщо газообмін сповільнений, у верхніх біогенних горизонтах відбувається різке зростання карбон діоксиду й надмірна концентрація газу.

Карбон діоксид як компонент ґрунтового повітря має здатність до широкої варіативності концентрації, яка може змінюватися від 0,03 до 12 % і більше. Вміст карбон діоксиду в ґрунтовому горизонті непостійний, йому властива стратифікація (Іванців, 2007).

Люмбрициди як компоненти біогеоценозів по-різному реагують на концентрацію карбон діоксиду в ґрунтовому повітрі. Зокрема люмбрициди, які належать до нірникового морфо-екологічного типу й живляться

Буленко Л. В. Іванців В. В.

диспергованим детритом, мають здатність населяти біогеоценози із високим вмістом карбон діоксиду. Відзначимо, що A. caliginosa один з небагатьох видів родини *Lumbricidae*, який заселяє агроценози. Цьому сприяли численні морфо-фізіологічні адаптації. Серед них відзначимо перебудову поздовжніх м'язів шкірно-м'язового мішка. В передній частині тіла розташовані пучкуваті поздовжні м'язи, у поясковій – перехідний, у задній – перистий типи м'язів. Особини виду добре адаптовані до життя в орному ґрунті. Верхня межа карбон-діоксидного комфорту *A. caliginosa* сягає 4,5 %. У межах карбон-діоксидного комфорту (0,03–4,5 %) особини виду не змінюють інтенсивності споживання O_2 (Сизова, Бызова, 1977). За її межею вона різко зростає.

Більшість ґрунтових олігохет родини люмбрицидів належать до ацидофільних організмів. Кислотність ґрунтових розчинів зумовлена наявністю вільних органічних кислот, органічних сполук, які містять кислотні функціональні групи, вільних мінеральних кислот (здебільшого H_2CO_3), а також інших компонентів, що проявляють кислотні властивості (H^+, Al^{3+} , Fe^{3+}). Вплив зазначених іонів у ґрунтах дуже великий. У витяжках ґрунтів (дерново-підзолистих) містяться: вільні нелеткі органічні кислоти; солі сильних основ і слабких органічних кислот; CO_2 і її солі; амонійні солі слабких органічних кислот. Саме поєднання цих компонентів у ґрунтових розчинах зумовлює коливання pH у межах 4,3–6,8.

У процесі вивчення впливу величини pH актуальної кислотності на *A. caliginosa* було встановлено, що діапазон толерантності становить 3,5 одиниць, тобто pH коливається від 3,6 до 7,0.

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

Окисно-відновний потенціал (ОВП) відіграє вагому роль в обміні речовин дощових черв'яків. Величина ОВП ґрунтових горизонтів є лімітним чинником, від якого значною мірою залежать розмноження, ріст, розвиток, поширення, формування комплексів ґрунтових олігохет. *Aporrectodea caliginosa* відносимо до еврипотенціальних люмбрицидів, яким властивий широкий діапазон ОВП. Він охоплює відновну й окисну зони – від помірно-відновного до різко-окисного (400...>650 мВ).

Значна варіація окисно-відновних умов часто спричиняє вертикальну та горизонтальну міграцію *Aporrectodea caliginosa*. При екстремальних величинах ОВП особини виду переходять в стан гіпобіозу.

Значний вплив на ріст чисельності *Aporrectodea caliginosa* має трав'янистий покрив. Структура трав'яного покриву сприяє формування термо- і вологообміну верхніх горизонтів ґрунту в порівнянні з оголеним ґрунтом. Передусім рослинність змінює діяльність поверхонь, перетворюючи їх з неактивних у діяльні.

Це добре ілюструється на прикладі злакових культур. Злакові рослини після фази кущіння змінюють альбедо залежно від фази розвитку рослин. Найменша величина альбедо наступає з фази колосіння. Цьому сприяє розвиток стебла та листків, які спрямовані майже вертикально і утворюють густу «щітку» згори донизу. Таке розміщення органів рослин сприяє поступовому поглинанню сонячної радіації всередині рослинного угруповання. За даними В. М. Оболенського (1944), А. М. Шульгина (1972, 1978), С. П. Хромова (1984), Янголь (1970), густий злаковий покрив тимофіївки заввишки близько 50 см пропускає до поверхні ґрунту менше 20 % падаючої сонячної радіації. Зі збільшенням висоти злакової «щітки»

Буценко Л. В. Іванців В. В.

(жито – 110–180 см, тритікале – 95–120 см) кількість падаючої сонячної радіації зменшується до 9–10 %. Велика сумарна поверхня рослинного покриву сприяє зменшенню альбедо, а також збільшенню поглинання падаючої сонячної радіації. Величину її поглинання злаковими рослинами можна прирівняти до абсолютного чорного тіла (Іванців, 2007).

Високий трав'яний покрив формує сприятливі умови для життєдіяльності *Aporrectodea caliginosa*. Під усіма озимими, а також лучними злаками в ґрунтах наявний високий вміст вологи. За нашими даними, амплітуда НВ – найменшої вологоємності ґрунтів, покритих злаковими рослинами, характеризується незначними величинами. Наявні певні відмінності залежно від виду злаку. Декадна амплітуда НВ ґрунту під озимим житом від квітня по липень є незначною при температурі ґрунту +12...+22 ºС (на глибині 10 см) і +12...+21 ºС (на глибині 20 см).

Проведені нами протягом року ґрунтові розкопки в ґрунтах Західного Поділля, Волинського Полісся, засіяних озимим житом, указують на слабо виражену вертикальну міграцію люмбрицидів. Як відомо, агроценози Волинського, Малого Полісся, Волинської височини на 95 % і більше заселені видами *Aporrectodea caliginosa*. При цьому було відзначено вихід люмбрицидів на поверхню ґрунту в періоди значних атмосферних опадів (6–7 квітня, 25 травня, 7 червня, 5 липня, 18 вересня 2000 р.; 23 квітня, 19 травня, 19 червня, 2, 23 і 27–28 липня, 5 вересня, 12 і 18 вересня 2001 р.). Дуже млявою є міграція вниз за ґрунтовим профілем лише з третьої декади липня, а активною – в першій декаді серпня у зв'язку зі жнивами. Це пов'язано з агротехнічними порушеннями альбедо, водного і теплового режимів. Водночас відбувається підвищення температур ґрунту і зменшується величина НВ.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

Люмбрициди при цьому мігрують за ґрунтовим профілем глибше ніж на 20–27 см. Це припадає на пік підсихання і зростання температури ґрунту. В одних випадках формуються настільки несприятливі умови, що черви переходять до стану гіпобіозу, в інших випадках це призводить до стану криптобіозу. Дощові черв'яки ховаються в діапаузних камерах.

Значного тиску зазнають молоді особини, які перебувають на стадії постембріонального розвитку і не досягнули фертильного стану. Найбільша елімінація особин припадає на період мінімальних опадів, найчастіше з другої декади липня до третьої декади серпня. Інколи вона може сягати третьої декади вересня. За даними багаторічних спостережень (2000–2004 рр.), вихід люмбрицидів з діапаузних камер збігається з відновленням водного режиму ґрунтів.

На заплавних луках, засіяних злаковими сумішами, встановлюється найбільш сприятливий водний режим. Видовий склад люмбрицидів представлений: *Aporrectodea caliginosa, A. trapezoides, A. rosea rosea, A. longa, Dendrodrilus rubidus rubidus, Octolasion lacteum, Dendrobaena octaedra, Lumbricus rubellus, Eiseniella tetraedra tetraedra*. Такі біогеоценози мають малу амплітуду НВ, яка коливається в межах 18–32 %. Температура поверхні ґрунту залежить від ступеня густоти травостою. Щільність кущів костриці лучної другого року зростання сягає 2 760 стебел/м$_2$, а третього – 7 800 стебел/м$_2$. Вимірювання температури під кострицею лучною на глибині 5 см показали, що збільшення щільності кущів злаку супроводжується зниженням температури ґрунту (Іванців, 2007).

Суходільні луки відзначаються більш вираженим ксерофітним режимом. Глибоке залягання ґрунтових вод і менша щільність злакового травостою зумовлюють значну амплітуду НВ. Альбедо суходільних лук вище

Буценко Л. В. Іванців В. В.

удвічі, а то й більше, ніж заплавних лук. Проте суходільні луки мають кращий газовий режим. Там найактивніше відбувається трансформація органічних решток. Найбільш поширеними виявилися *A. caliginosa, A. trapezoides, A. rosea.*

У лабораторних умовах *A. caliginosa* добре розмножується й може слугувати лабораторним об'єктом для біогеоценотичних досліджень.

Aporrectodea trapezoides (Duges, 1828)

Aporrectodea trapezoides є триплоїдним партеногенетичним черв'яком. Зазначимо, що диплоїдний *A. caliginosa* і триплоїдний *Aporrectodea trapezoides* види мають назву нивних черв'яків. Вони найбільш поширені в біоценозах Правобережної України. Часто вони оселяються в однотипних біоценозах. Група олігохетологів під керівництвом С. В. Межжеріна, А. В. Гарбар (2018) проводила біохімічні генні маркування й дослідження клонової структури виду. Власне, автори вказують, що клонова структура представлена серією генетично однотипових особин. Це потрібно розуміти як наявність множини особин домінантного клону. В біоценозі *Aporrectodea trapezoides* складається лише з однотипових поліклонових особин. У разі сумісного оселення диплоїдного і триплоїдного видів останній представлений одним клоном.

Особини *Aporrectodea trapezoides* трапляються по всій Україні. Проте у східних і південних регіонах їхнє оселення представлено без диплоїдних особин. Проте в північних і західних регіонах України *Aporrectodea trapezoides* у біоценозах завжди була в меншій кількості. Зокрема, в Житомирській, Київській, Чернігівській областях домінував *Aporrectodea caliginosa,* а *Aporrectodea trapezoides* становив лише 12 %. А в самому

Буденко Л. В. Іванців В. В.

м. Житомирі лише 1–5 %. У південних регіонах Київської області траплялися *Aporrectodea caliginosa* і *Aporrectodea trapezoides*. Проте особини *Aporrectodea trapezoides* становили до 60 % і були представлені одним клоном (Власенко, 2008).

Південніше (Канівський р-н Черкаської області) *Aporrectodea trapezoids* і *Aporrectodea trapezoides* траплялися в біотопах порівно (С. В. Межжерін, А. В. Гарбар, 2018). Однак потрібно відзначити, що *Aporrectodea trapezoides* був представлений 11 клонами. Автори зазначають, що вибірки мали найбільше клонів. Аналогічні відомості подаються для Херсонської області, де триплоїдний вид становив 40 %.

В Україні поширений триплоїдний партеногенетичний вид – *Aporrectodea trapezoides*. Аналіз поширення в Україні *A. trapezoides* дає підставу стверджувати, що вид поширений по всій Україні, найвища чисельність його відзначена у степовій зоні та південних регіонах України, найменша – в північних областях (Житомирській, Київській). Вперше В. Міхаельсен (Michaelsen, 1910) звернув увагу на існування *Allolobophora caliginosa f. typica* (*Aporrectodea caliginosa*), *Allolobophora caliginosa f. trapezoides* (*Aporrectodea trapezoides*) на «холоднофільну» і «теплофільну» форми. Пізніше Р. С. Власенко (2008) за допомогою сучасних генетичних підходів встановила структуру *Aporrectodea caliginosa* та *Aporrectodea trapezoides* і визначила особливості географічного поширення та розподіл видів. Одночасно була підтверджена закономірність, притаманна не тільки *Aporrectodea caliginosa, A. trapezoides*, а й для всіх люмбрицидів (Малевич, 1955; Перель, 1979, 1981, 1982; Muldal, 1952) – домінування партеногенетичних рас дощових черв'яків у більш посушливих районах.

Вид належить до верхньоярусної морфо-екологічної групи нірників.

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

Зазначимо, що вид надає перевагу гумусовому (Н) горизонту і, на відміну від *Ap. caliginosa*, тримається верхнього гумусового шару. А. І. Зражевський (1957) відносить цей вид до ґрунтово-підстилкових черв'яків. Проте науковець визнає, що значну частину часу вони проводять у верхньому шарі ґрунту й здатні прокладати вертикальні ходи. Можна припустити, що *A. trapezoides* у процесі адаптаціогенезу розширили екологічну нішу й не втратили зв'язку з попередньою екологічною нішею. Щодо гранулометричного складу ґрунту, то вони не відрізняються від диплоїдної форми, тобто надають перевагу легким і середнім (супіщаним, легким і середнім суглинковим) ґрунтам.

Aporrectodea trapezoides вікарував у біогеоценозах степової і південної лісостепової зон. Вид виявлений у біотопах листяних, мішаних лісів, луках, пасовищах, оброблюваних ґрунтах (полях, городах), садах, парках, берегах рік, озер, каналів. За даними А. І. Зражевського [7], найчастіше *Aporrectodea trapezoides* трапляються на узбіччях іригаційних систем.

Aporrectodea trapezoides поширений у різних типах ґрунтів: дерново-підзолистих, дерново-підзолистих оглеєних, дерново-підзолених глеюватих, ясно-сірих лісових, сірих лісових, бурувато-сірих лісових, сірих лісових глеюватих, темно-лісових опідзолених, чорноземах опідзолених, чорноземах опідзолених буроземоподібних, чорноземах звичайних малогумусних, чорноземах типових, чорноземах типових середньогумусних, чорноземах типових надглибоких слабогумусованих, лучних чорноземах, лучних, алювіально-лучних ґрунтах. За даними Т. С. Перель (1967 а) і Е. Ш. Квавадзе (1985), *A. trapezoides* поширені в коричневих ґрунтах підгірних рівнин, які зайняті лучною й лучно-степовою рослинністю.

Дещо пізніше Й. Й. Малевич (1955), Т. С. Перель (1976) встановили

Буценко Л. В. Іванців В. В.

витіснення *A. caliginosa* триплоїдом *A. trapezoides* із біоценозів південних районів України. Омодео (Omodeo, 1951) встановив поширення в Італії три- і тетраплоїдів.

A. trapezoides не вибагливий до вологи ґрунту і заселяє біогеоценози зі свіжими, вологими, рідше сирими ґрунтами та уникає мокрих. Загалом організми добре переносять засуху.

Вид маловибагливий до газового режиму ґрунтів. У зв'язку зі зміщенням їхньої екологічної ніші верхня межа карбон-діоксидного комфорту *A. trapezoides* є меншою і сягає 2,3 %. Встановлено, що діапазон карбон діоксидного комфорту в особини виду варіює в межах 0,03–2,3 %. І не дивно, що вони заселяють ґрунти (дерново-слабопідзолисті супіщані – 0,03–0,14 %; дерново-середньопідзолисті глеюваті – 0,03–0,21 %; дерново-середньопідзолисті глейові – 0,3–0,8 %; сірі лісові – 0,2–0,6 %; чорноземи типові – 0,3–0,8 %; лучні – 1,6–2,3 %), у яких відповідно концентрація карбон діоксиду міститься в діапазоні карбон-діоксидного комфорту *A. trapezoides.*

Aporrectodea trapezoides належить до ацидофільних організмів і заселяє ґрунти з актуальною кислотністю pH 4,9–7,1. Вони тяжіють до слабокислого водного розчину – pH 5,7–6,5.

Aporrectodea georgii (Michaelsen, 1890)

Вид належить до ґрунтово-підстилкової морфо-екологічної групи. Згідно з екологічною класифікацією М. В. Буше (Bouche, 1971, 1975, 1977) його відносять до ендогенних люмбрицидів. Без сумніву, цей ендемічний вид третинного періоду представлений дез'юктивним ареалом.

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

Вид потрібно віднести до стенобіонтних організмів. Стенобіонтність обмежує можливість їхнього розселення й зумовлює локальне поширення виду. Їхні біотопи приурочені до темно-сірих опідзолених ґрунтів і чорноземів опідзолених, сформованих на лесах і лесоподібних суглинках. Ми відзначали їх у біотопах дерново-карбонатних легкосуглинкових (перегнійно-карбонатних) ґрунтів. Одна з важливих умов розселення особин виду – наявність цілісності ґрунтового профілю. Горизонти профілю зберігають форми просторових змін елементарних ґрунтових ареалів, різною мірою генетично пов'язаних між собою і створюють певний просторовий малюнок. Порушення гумусового, гумусово-елювіального горизонтів спричиняє зміни фізико-хімічних, фізичних і водно-фізичних, гранулометричних показників, а також валового хімічного, групового і фракційного складу гумусу ґрунтів.

Типовою екологічною нішею є ґрунтово-підстилковий горизонт (Не). Вміст гумусу в цілинних варіантах становить 5,5–8,0 %. Актуальна кислотність ґрунтів слабокисла, інколи pH сягає 7,0. І. Зайонц (Zajonc, 1981), К. Каспчак (1986) вказує на поширення його в алювіальних ґрунтах. Вид мешкає переважно на центральних рівнинних частинах заплав. Зазвичай, це алювіальні лучні ґрунти. Їм властивий суглинковий або суглинково-супіщаний слабомулистий алювій. Особливу роль у формуванні водного режиму тут відіграє гумусовий дрібнозернистий намул.

У Правобережній Україні вид поширений у тих біотопах, які мають великий вміст диспергованих органічних решток у ґрунті. Що стосується вологості, то його можна віднести до гідрофільних організмів, які поширені у вологих і сирих ґрунтах. У Західній Україні вид надає перевагу вологим біотопам букових, дубових лісів.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

У темно-сірих лісових опідзолених ґрунтах, у яких поширені *Aporrectodea georgii,* в порівнянні із сірими лісовими слабше виражені ознаки опідзолення. Вони мають більше акумульованих органічних речовин. У цілинних ґрунтах вміст гумусу сягає 4–6 %, в агроценозах – 2,5–4,5. У межах ґрунтового профілю вміст гумусу неоднорідний. У верхньому горизонті переважають фульвокислоти ($С_{гк}$: $С_{фк}$ = 0,7–0,9). У середній частині ґрунтового профілю за складом він наближається до чорноземних ґрунтів ($С_{гк}$: $С_{фк}$ = 1,2–1,4).

Ґрунтовий профіль цілинних ґрунтів зверху представлений дерновим горизонтом (Hd) потужністю 2–5 см. Потужність гумусово-елювійованого (НЕ) горизонту сягає до 36 см, Ні – 30–35 см. Зазначимо, що в ґрунті низький вміст фізичного піску (48,14–32,71 %). Його величини найвищі в НЕ горизонті і повільно зменшуються до Рі (від 48,14 до 32,71 %). Відповідно зріс вміст фізичної глини в ґрунтових горизонтах – від 51,86 до 67,31 %. Особливо високий вміст мулистої фракції, величини якої зростає від 31,5 до 45,84 % .

За гранулометричним складом їх потрібно віднести до крупного пилувато-легкоглинкого ґрунту. У порівнянні із сірими опідзоленими ґрунтами вони мають більшу водостійкість ґрунтових агрегатів. Це зумовлює меншу здатність до запливання й утворення кірки. Загальна пористість становила: Не – 40 %; Ні – 37,1 %; І – 36,0 %; Рк – 33,5 %.

Актуальна кислотність (pH) ґрунтового розчину варіює від 6,8 до до 7,1. Ступінь насичення основами зростає вниз за ґрунтовим профілем: Не – 89 %; Ні – 91 %; І – 90,5 %; Рк – 93,4 %.

Комплекс представлений дев’ятьма видами люмбрицидів: *Aporrectodea caliginosa, A. rosea, Lumbricus rubellus, Octodrilus transpadanus,*

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

Octolasion lacteum, Dendrobaena octaedra, Dendrodrilus rubidus tenuis, D. rubidus subrubicundus. Серед люмбрицидів домінують *A. rosea, O. transpadanus, L. rubellus, Aporrectodea georgii*. Чисельність і біомаса люмбрицидів становили 43,9 ± 6,5 екз./м^2, 14,6 ± 3,4 г/м^2 .

Важлива роль у поширенні *Aporrectodea georgii* належить чорноземам опідзоленим. Вони сформувалися на слабкодренованих вододільних територіях, материнською породою яких є оолітові вапняки. Вміст гумусу в цілинних ґрунтах сягає 4–8 %. У його складі переважають гумінові кислоти ($C_{гк} : C_{фк} = 1,2–1,5$).

Ґрунтовий профіль складається з гумусового слабкоелювійованого (Не), верхнього перехідного (Нрі), нижнього перехідного (Нрі) горизонтів та материнської породи (Рк). Не горизонт добре гумусований, зернисто-грудкуватий. Верхній перехідний (Нрі) та нижній перехідний (Нрі) горизонти – добре гумусовані, грудкувато-горіхові й дещо ущільнені. За гранулометричним складом їх можна віднести до крупнувато-суглинкових.

Вміст фізичного піску в ґрунтових горизонтах повільно зростає згори вниз від 59,94 до 62,12 %, а вміст фізичної глини зменшується по профілю від 43,03 до 39,87 %. Вміст середнього і дрібного пилу в генетичних горизонтах високий, а вміст мулистої фракції зменшується від Не до Рк горизонтів (25,51–24,81 %).

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

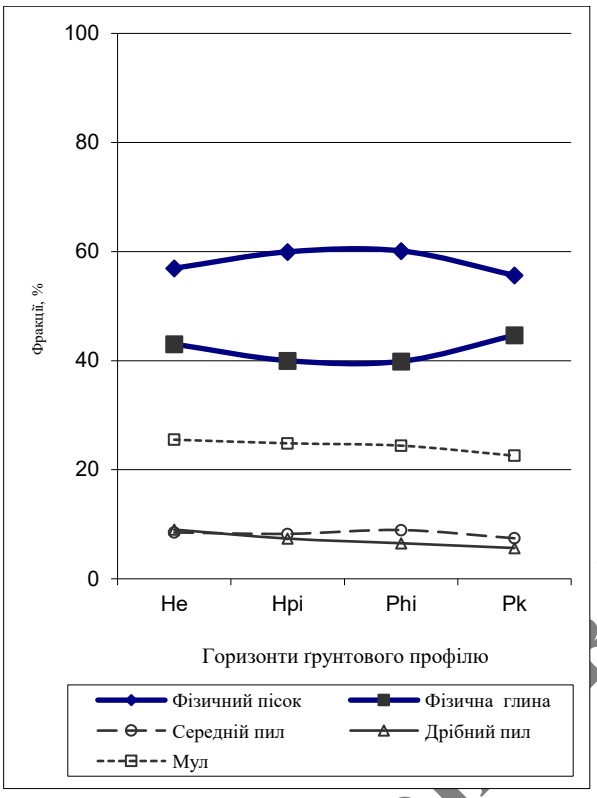


Рис. 6.1. *Профільний розподіл фракцій гранулометричного складу чорнозему опідзоленого, %*

Реакція ґрунтового розчину слабокисла та близька до нейтральної. Актуальна кислотність (pH) ґрунтового розчину зростає по профілю від 6,0 до 6,2. Маючи досить велику ємність вбирання, вони добре насичені катіонами Ca^{2+}. Ступінь насичення основами зростає вниз за ґрунтовим профілем: Не – 88 %; Нрі – 90-93 %; Рк – 95 %. Загальна пористість: Не – 52 %; Нрі – 49 %; Рк – 48,3 %.

Ґрунти відзначаються сприятливою зоогенністю. Видовий склад представлений *A. caliginosa, Dendrobaena octaedra, Lumbricus rubellus, A. rosea, L. terrestris, Aporrectodea georgii. Dendrodrilus subrubicundus*. Домінантними виявилися види: *A. caliginosa caliginosa, Dendrobaena*

Буєленко Л. В. Іванов В. В.

octaedra, Lumbricus rubellus. Чисельність і біомаса люмбрицидів становили відповідно: 58 ± 6,1 екз./м^2, 17,6 г/м^2.

Дерново-карбонатні легкосуглинкові ґрунти характерні для зони мішаних лісів (Волинського і Малого Полісся), а також Лісостепової зони (Опілля). Вони утворилися на елювії-делювії крейди. На Опіллі материнською породою дерново-карбонатних легкосуглинкових ґрунтів є оолітові вапняки. Ґрунти сформувалися на ділянках, які не перекриті пухкими четвертинними відкладами (лесами і лесоподібними суглинками) і залягають переважно на підвищених елементах рельєфу (вершини горбів та їхні схили). Розвиваються під трав'яним покривом в умовах промивного або періодично промивного режиму при добре розвинутому внутрішньоґрунтовому дренажі. Їх відносять до інтразональних біолітогенних ґрунтів (Позняк, 2010).

Комплекс різних елементарних ґрунтових процесів за умови достатнього звоження спричинило формування слабо диференційованого профілю. Нк ґризонту властива добре розвинута колоїдна система.

Потужність недиференційованого ґрунтового профілю сягає 50 см і більше.

За гранулометричним складом переважають легкосуглинкові ґрунти. Ґрунтовий профіль представлений гумусовим (Нк) і перехідним (Нрк) горизонтами. Гранулометричний склад фізичної глини в горизонтах Нк і Нрк змінюється в межах 10 %. Вміст фізичного піску зменшується від 69,01 до 59 %. Властиве поступове зменшенням гумусових речовин вниз по профілю.

Ґрунти сформувалися під широколистяними лісами, рідше під трав'янистою рослинністю. В зоні мішаних лісів Волинського і Малого Полісся дерново-карбонатні ґрунти відрізняються фізичними, фізико-

Буценко Л. В. Іванців В. В.

хімічними, гранулометричними, валовими хімічними показниками. Велику роль у формуванні показників ґрунтів відіграють рослини-едифікатори із сильним ценотичним ефектом (Чорнобай, 1999). Власне вони створюють передумови для формування детритного середовища.

Дерново-карбонатні ґрунти Опілля відрізняються тим, що опад бука суттєво збільшує ємність кругообігу. За даними Ю. М. Чорнобая (1999), значний вміст рухомих мінеральних сполук у буковому листі сприяє високій стартовій активності редуцентів. Підстилка відзначається дуже інтенсивною мінералізацією. У чистих букових лісах ще активніше діє сапротрофний комплекс. Відзначимо, що дернові карбонатні ґрунти Опілля,

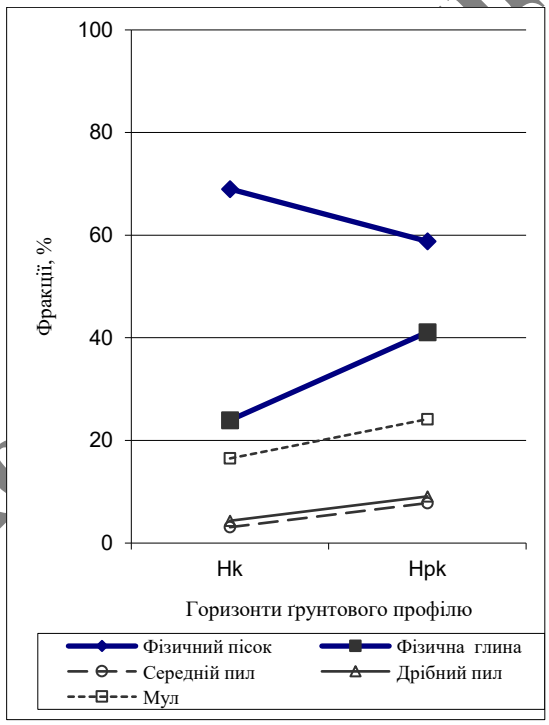


Рис. 6.2. *Профільний розподіл фракцій гранулометричного складу дерново-карбонатного легкосуглинкового ґрунту, %*

Буслен... ...ців В. В.

які сформувались на оолітових вапняках, зумовлюють зменшення актуальної кислотності ґрунтового розчину (слабокисла, нейтральна). Генетичний профіль ґрунту має чорноземний габітус. Гумусовий горизонт має міцну зернисту структуру. Дерново-карбонатні ґрунти Опілля відзначаються високим вмістом гумусу (5–6 %). У складі гумусу переважають гумати кальцію, висока коагуляційна здатність яких зумовлює високий вміст гумусу, міцну зернисту структуру. Необхідно зазначити, що насичення катіонами Ca^{2+}, Mg^{2+} сягає 89 %.

Ряд чинників – гранулометричний склад, вміст гумусу, пористість, вологість, структура ґрунту – сприяють формуванню комплексу люмбрицидів: *A. caliginosa, Dendrobaena octaedra, Lumbricus rubellus, A. rosea, L. terrestris, Dendrodrilus subrubicundus, A. georgii*. Домінантними видами виявилися: *A. caliginosa, Lumbricus rubellus, A. georgii*. Чисельність і біомаса люмбрицидів становлять відповідно 83–97 екз./м^2 і 25,1–29,06 г/м^2.

Aporrectodea longa (Ude, 1826)

Вид належить до середньоярусної морфо-екологічної групи нірників. Його можна вважати типовим нірником, який активно прокладає вертикальні ходи. Я. Д. Пліско (1973) відносить *A. longa* до нірників за їхню здатність мігрувати в нижні горизонти ґрунтового профілю на глибину більше від одного метра. Екологічна ніша виду охоплює гумусовий (Н), гумусо-елювіальний (НЕ) горизонти.

За літературними даними, поширення виду в біотопах неоднозначне. І. Зайонц (Zajonc, 1981) вказує на поширення A. longa в лучних ґрунтах річкових терас. О. В. Чекановська (1960) описує знаходження виду в оброблюваних ґрунтах, у городах та сільськогосподарських дворах разом з

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

A. caliginosa. Аналогічні відомості подає Andrassy (1955) для ґрунтів Дунайської низовини. Я. Д. Пліско (1973) зазначає поширення виду в аграрних, лісових, степових, лісостепових ґрунтах Польщі, гірських луках. Аналогічної думки дотримується К. Каспчак (Kasprzak, 1986), вказуючи, що ці нірники оселяють лісові, степові, аграрні ґрунти низовин і гір. В Австрії А. Зічі (Zicsi, 1965) зареєстрував вид лише в аграрних біоценозах. О. В. Жуков, О. Є. Пахомов, О. М. Кунах (2007) вказують на заселяння агроценозів, а також заплав рік поблизу населених пунктів. Зазначимо, що всі згадані вище автори не вказали виду й типу ґрунтів.

Aporrectodea longa виявлена у Волинському, Малому Поліссі та на північному уступі Західного Поділля (околиця м. Кременця) і заселяє темно-сірі опідзолені, лучно-алювіальні ґрунти, чорноземи опідзолені.

Темно-сірі опідзолені ґрунти відрізняються значною акумуляцією органічних речовин, більш потужним гумусованим ґрунтовим профілем. Вміст гумусу в цілинних ґрунтах сягає 8 %. За складом і якістю він наближається, до чорноземів типових, яким притаманні деякі риси підзолистих ґрунтів ($C_{гк} : C_{фк} <1$). Актуальна кислотність слабокисла (pH 5,8–6,4), ступінь насичення основами сягає 89–93 %.

Гумусовий горизонт (He, HE) елювійований, потужність сягає до 45 см. Ґранулометричний склад переважно крупнопилуватий легкосуглинковий або крупну вато-середньосуглинковий. Високий вміст мулистої фракції в ґрунтових горизонтах прямо пов’язаний з розвитком комплексу ґрунтових олігохет, який представлений дев’ятьма видами. Серед них *A. longa* – 7 % особин.

Aporrectodea longa рідко трапляються в опідзолених чорноземах Західного Поділля та Опілля. Вид поширений на рівнинних слабодренованих

Буценко Л. В. Іванців В. В.

вододільних територіях. Вони відзначаються малою зоогенністю. Проте верхній гумусовий горизонт слабкоелювійований. Вміст середнього й дрібного пилу в генетичних горизонтах високий, а вміст мулистої фракції зменшується від Не до Рк. Високий вміст мулистої фракції зменшується в напрямку до материнської породи і значною мірою визначає поширення *A. longa*, який рідко трапляється в цьому ґрунті.

Лучно-алювіальні ґрунти притаманні центральним рівнинним ділянкам заплав, які характеризуються суглинковим слабошаруватим алювієм. Формуються під лучною рослинністю в умовах періодичних повеней, що сприяє відкладанню дрібнозернистого мулу з великим вмістом гумусу. Завдяки неглибокому (1–2 м) заляганню ґрунтових вод уся гумусова частина профілю має капілярне живлення. Комплекс ґрунтових олігохет представлений вісьмома видами. Серед них чисельність *A. longa* сягає 10,6 % особин. Важливими чинниками в поширенні *A. longa* є вміст гумусу, легких і середніх суглинків, вміст мулистої фракції, вологість (капілярне живлення). Попри те, що він потребує свіжого і вологого ґрунту його відносять до мезофільної групи.

Особини виду живляться як у ґрунті, так і виходять на поверхню, аналогічно *L. terrestris.*

Aporrectodea jassyensis (Michaelsen, 1891)

Вид належить до верхньоярусної морфо-екологічної групи нірників і поширений у Лівобережній Україні (Попов, 1998; Жуков, Пахомов, Кунах, 2007) та в південній частині західних областей України (Перель, 1979). Вид заселяє вологі луки, дно балок і ярів, річкові долини, заплави рік, листяні ліси, оброблювані ґрунти. *Aporrectodea jassyensis* надає перевагу пониженим

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

елементам рельєфу. Т. С. Перель (1962), І. Зайонц (Zajonc, 1981) зазначає знаходження особин у вологих луках, а також по берегах рік та струмків. Й. Й. Малевич (1954) і А. І. Зражевський (1957) указують на знаходження їх у листяних лісах України. К. Каспчак (1986) наголошує на заселення дощовими черв'яками оброблюваних ґрунтів, вологих лук і перелогів.

Ґрунтотворними породами є лесоподібні суглинки, алювіальні відклади заплавних терас, а також елювію, делювію крейди, мергелю й інших порід. Ґрунтовий профіль алювіально-лучних ґрунтів характеризується значною гумусованістю. Складається ґрунтовий профіль з темно-сірого зернистого, пухкого гумусового горизонту (Н) і перехідного горизонту (НРк), який є зернистим, а його структура крупнішою. Материнська порода має ознаки гігроморфізму.

Відзначимо таку особливу ознаку ґрунту, як зростання вологості згори донизу по профілю. Немаловажне значення має рівномірне розташування мулистої фракції, півтора окислів та піску по профілю. Для алювіально-лучних ґрунтів характерно висока ємність катіонного обміну. Рідко трапляються ґрунти, у яких би у складі вбирних основ вміст обмінного магнію становив 30–50 % від суми.

Aporrectodea jassyensis оселяє різні ґрунти бореальної, суббореальної областей, гірські і алювіальні. Проте представники виду тяжіють до алювіально-лучних ґрунтів, але уникають алювіально-дернових. Попри те, що алювіально-дернові ґрунти формуються під луками, чагарниками, у зоні прируслової заплави алювіальні відклади шаруваті, крупнозернисті піщані.

Становлення алювіально-лучних ґрунтів відбувається в умовах підвищеного зволоження внаслідок тимчасового накопичення вод поверхневого стоку. Залягання ґрунтових вод неглибоке – у межах 3–6 м, але

Буценко Л. В. Іванців В. В.

через піщано-гранулометричний склад алювію ґрунтовий профіль більшу частину року перебуває за межею капілярної облямівки. Ґрунтовий профіль стає сухим, рідко – свіжим. Через довготривалу нестачу вологи *A. jassyensis* уникає алювіально-дернових ґрунтів. Алювіально-лучні ґрунти приурочені до центральних рівнинних ділянок заплав. Формування їх відбувається за схемою алювіально-дернових ґрунтів, але в умовах спокійного повеневого режиму відбувається седиментація гумусного дрібнозернистого намулу. Це сприяє тому, що гумусна частина ґрунтового профілю має облямівкове сполучення з ґрунтовими водами.

Aporrectodea jassyensis заселяють темно-сірі, чорні гумусові зернисті, пухкі горизонти (H) з високим вмістом гумусу – 3,4–7 %, іноді може сягати 10,0 %. Межі комфорту актуальної кислотності дощових черв'яків містяться в діапазоні pH 5,1–7,5. Ступінь насичення основами сягає 93 % а пористість становить 47 %.

Загалом *A. jassyensis* є мезофільним видом і надає перевагу біотопам, у яких упродовж року ґрунт вологий, свіжий, рідше сирий. Як типовий верхньоярусний нірник *A. jassyensis* живиться диспергованими органічними речовинами. Особливістю живлення його є те, що може розкладати гниючий субстрат, який зазнав лише первинного розкладу бактерій та грибів.

Aporrectodea rosea (Savigny, 1826)

Вид належить до середньоярусної морфо-екологічної групи нірників. Вид *A. rosea* у порівнянні з *A. caliginosa* трапляється значно рідше в біоценозах. Крім того, йому не властиво утворювати великі угруповання. Найчастіше це поодиноке оселення біоценозів. Відповідно до вказаної особливості, а саме розрідженості популяцій, відтворення виду як системи

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

можливе завдяки партеногенезу.

Науковці Р. П. Власенко, А. В. Гарбар, С. В. Межжерін (2007) у результаті проведеного каріологічного аналізу встановили цілу низку різноплоїдних клонів *A. rosea* в різних місцях України. А. Г. Вікторов (1985, 1993) зазначає, що серед різноплоїдних клонів *A. rosea* домінує триплоїдний набір, який вважається найбільш поширеним для цього виду дощових черв'яків. Щодо каріотипів, то вони у Правобережній Україні представлені такими клонами: *A. rosea* з: 2n=36, 3n=54, 6n=108, 8n=144–148. Р. П. Власенко, А. В. Гарбар, С. В. Межжерін (2007) вказують на надзвичайно високу різноманітність клонів *A. rosea*. Навіть у межах однієї популяції обов'язково представлено багато клонів, а клони різних місцевостей ніколи не бувають ідентичними. Причиною є надзвичайно високий ступінь генетичної різноманітності *A. rosea*, що, мабуть, зумовлено високою мутабільністю геному. Це зумовило утворення не лише численних генетичних форм, а й різноплоїдних рас. Клональна різноманітність у межах однієї популяції має набори ознак, що дають можливість їх ідентифікувати.

Відповідно до екологічної класифікації М. В. Буше (Bouche, 1971, 1975, 1977) *A. rosea* віднесено до ґрунтових дощових черв'яків (ендогенних). Т. С. Перель (1979) вважає їх власне нірниками. П. Лавелл (P. Lavelle (1998) вказує, що активна життєдіяльність виду здійснюється в ґрунтовому шарі 0–20 см із температурою 3,6–21,8 °С. Можна вважати, що вказаний ґрунтовий шар є екологічною нішею виду, попри те, що вони мігрують протягом року більш ніж один раз у напрямку до материнської породи на глибину до 80 см, що зумовлено екстремальними гідротермічними чинниками.

Aporrectodea rosea поширений серед люмбрицидів у Правобережній Україні. Проте вид надає перевагу західним і північним регіонам. У

Буєнко Л. В. Іванців В. В.

південній частині України поширення його відзначено лише у заплавах рік. Як перегринний, вид поширений на рівнинах, височинах. Трапляється він у гірській зоні (низькогірському поясі). В Українських Карпатах вид *A. rosea*, сягає висоти 500 м над рівнем моря (400 м н. р. м. підніжжя г. Манчур, у басейні річки М. Уголька, дубовий ліс, південний схил; 500 м н. р. м. буковий ліс на східному схилі) (Перель, 1979). Його поширення відзначено в Притисенській рівнині, передгір'ях південного і північного схилів Карпат.

Попри те, що вид є середземноморським, він поширений далеко на північ по заплавних луках і входить у комплекс дощових черв'яків (*L. rubellus, D. octaedra, O.lacteum, A. caliginosa*) у лучно-перегнійних ґрунтах; часто вони можуть домінувати в них (Перель, 1979).

Вид відзначається великою екологічною пластичністю і виявлений у різних біотопах: листяних, мішаних та хвойних лісах, вологих луках, пасовищах, оброблюваних ґрунтах (полях, городах), садах, парках, ботанічних садах, заплавах рік, периферії боліт, берегах озер, струмків та меліоративних каналів, трапляється на узбіччях іригаційних систем.

У поширенні виду велику роль відіграє гранулометричний склад ґрунту. Вид надає перевагу суглинковим та глинистим ґрунтам, численніший у підзолистих та бурих ґрунтах.

Aporrectodea rosea поширений у різних видах ґрунтів: дернових глейових легкосуглинкових, дернових зв'язнопіщаних, дерново-слабопідзолистих супіщаних свіжих і вологих, дерново-підзолистих зв'язнопіщаних, дерново-середньопідзолистих супіщаних вологих, дерново-підзолистих глеюватих, дерново-підзолистих оглеєних, дерново-підзолистих поверхнево-глеюватих, ясно-сірих лісових, ясно-сірих лісових глеюватих, сірих лісових, сірих лісових вологих, бурувато-сірих лісових, сірих лісових

Буценко Л. В. Іванців В. В.

глеюватих, темно-сірих опідзолених, темно-сірих опідзолених вологих, чорноземах опідзолених, чорноземах опідзолених вологих, чорноземах типових, чорноземах вилугуваних, чорноземах типових малогумусних, лучних, лучно-алювіальних, буроземах кислих малогумусних помірно теплого поясу, буро-підзолистих кислих поверхнево-глейових, лучно-буроземних кислих слабкоглейових.

У зоні мішаних лісів ґрунтовий покрив представлений здебільшого дерновими й дерново-підзолистими ґрунтами. У дернових зв'язнопіщаних, дернових глейових легкосуглинкових ґрунтах чисельність *A. rosea* варіювала в межах 2,3–8,21 екз/м^2. Комплекс дощових черв'яків складався з трьох і п'ятьох видів відповідно. Дерново-підзолистий тип ґрунту в зоні мішаних лісів представлений багатьма видами. Чисельність *A. rosea* в біоценозах коливалася від 4,3 до 11,7 екз./м^2. Комплекси дощових черв'яків складалися з шести – восьми видів.

Лісостепова зона представлена особливим типом ґрунтів – сірими лісовими. Вони поєднують у собі ознаки й властивості дерново-підзолистих і чорноземних ґрунтів. Вони утворилися під пологом широколистяних порід, де домінували такі процеси, як гумусова акумуляція, біологічна акумуляція зольних сполук, вилуговування, міграція гумусових речовин та продуктів розкладу мінералів (Іванців, 2007). Відзначимо, що в цих ґрунтів водний режим періодично промивний.

Сірі ґрунти найбільш сприятливі для поширення *A. rosea*. Комплекси дощових черв'яків, до складу яких вони входили, складалися з шести – дев'яти видів. Чисельність виду в біоценозах сягала від 24,6 до 76,0 екз./м^2, а біомаса – 8,5–21,2 г/м^2.

Буленко Л. В. Іванців В. В.

Поширення *A. rosea* в чорноземах пригнічується. Основною причиною цього є збільшення мулистої фракції (Іванців, 2007) і, відповідно, деяке зниження функціональної ролі цих червів у трансформації детриту і ґрунтоутворювальних процесах. Комплекси ґрунтових олігохет зменшуються з шести до чотирьох видів. Чисельність *A. rosea* не перевищує 23,8 екз./м^2, біомаса 8,7 г/м^2. У комплексах вони становлять 5,4–9,8 %.

В інтразональних біогеоценозах *A. rosea* мешкають в лучних, лучно-алювіальних ґрунтах. Лучні ґрунти розміщені на терасах. Ґрунтовий профіль представлений гумусово-дерновим, гумусовим і перехідним горизонтами. Гранулометричний склад верхніх горизонтів і газовий режим сприяють розвиткові комплексу дощових черв'яків, який представлений вісьмома видами. Чисельність *A. rosea* в них становить 12,4 % (8,2 екз./м^2, 1,97 г/м^2). Лучно-алювіальні ґрунти теж сприятливі для розвитку комплексу дощових черв'яків, який представлений вісьмома видами. Чисельність *A. rosea* в них становить 17,1 %.

У Карпатському регіоні *A. rosea* поширені в буроземах кислих малогумусних помірно теплого поясу, буро-підзолистих кислих поверхнево-оглеєних, підзолисто-буроземних кислих поверхнево-оглеєних, лучно-буроземних кислих глейових ґрунтах. В буроземах кислих малогумусних помірно теплого поясу *A. rosea* входять до комплексу дощових черв'яків, який представлений сімома видами. Чисельність *A. rosea* в них становить 7,0 % (17,85 екз./м^2, 6,8 г/м^2).

Буро-підзолисті кислі поверхнево-оглеєні ґрунти поширені в Передкарпатському передгір'ї. Вони мають добре диференційований ґрунтовий профіль за підзолистим типом. Їхній генезис відбувся під широколистяними та мішаними лісами на покривних, делювіальних і

Буценко Л. В. Іванців В. В.

давньоелювіальних лесоподібних суглинках. Вони характеризуються високою актуальною кислотністю (pH 4,8–5,1). Комплекс дощових черв'яків представлений чотирма видами. Чисельність *A. rosea* в них становить 16,2 % (7,56 екз./м^2, 1,95 г/м^2).

Підзолисто-буроземні кислі поверхнево-оглеєні ґрунти, як і згадані вище, поширені в Передкарпатському передгір'ї і Закарпатському низькому передгір'ї (до висот 450–500 м н. р. м.). Вони сформувалися на потужних слабкопроникних лесоподібних суглинках. Ґрунтовий профіль чітко поділяється на верхній динамічний алювіальний (до 60 см) і нижній – щільний ілювіально-метаморфічний (100–200 см). Власне цим і визначається слабкий розвиток комплексу ґрунтових олігохет, який представлений *A. rosea, D. alpina, D. octaedra*. Домінантним виявився *A. rosea* (63,3 %), чисельність і біомаса якого становили 13,29 екз./м^2, 4,93 г/м^2, відповідно.

Дещо сприятливіші умови розвитку *A. rosea* в лучно-буроземних кислих глейових ґрунтах. Гумусовий горизонт слабкоелювійований, глеюватий. Фільтраційні властивості ґрунту слабо виражені. Загалом ґрунти недостатньо сприятливі для розвитку комплексу люмбрицидів (п'ять видів). Проте *Aporrectodea rosea* є домінантним видом (39,4 %), чисельність і біомаса становили 18,51 екз./м^2, 7,69 г/м^2.

Aporrectodea rosea – еврибіонтний вид. Його екологічну пластичність можна пояснити наявністю багатьох членів поліплоїдного ряду. На цей час відомо сім поліплоїдних членів (Gates, 1971). Дещо раніше це питання вивчала Я. Д. Пліско (Plisko, 1965). Вона виділила для території Польщі три форми: *A. roseus f. typica, A. roseus f. bimastoides* (Cognetti, 1911), *A. roseus f. interposita* (Plisko, 1965), проте відсутні їхні каріологічні характеристики. Лише для кількох членів поліплоїдного ряду *A. rosea rosea* в літературі

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

подається хромосомне число (Muldal, 1952; Omodeo, 1952; Vedovini, 1968). Морфологічно члени поліплоїдного ряду цього виду слабо відрізняються від диплоїдної форми.

Дослідженнями Р. П. Власенко (2008) систематики дощових червів роду *Aporrectodea* (*Oligochaeta, Lumbricidae*) фауни України (біохіміко-генетичний, карологічний та морфологічний підходи) з'ясовано, що особини виду *A. rosea* мають неоднакове поширення в біоценозах Правобережної України. Вони поширені переважно в західних і північних регіонах. На це вперше вказала Т. С. Перель (1979). У південній частині України вид поширений у заплавах рік.

Aporrectodea rosea заселяє верхні горизонти ґрунтового профілю. В нижні горизонти опускається лише при засухах. Вид здатний прокладати горизонтальні й вертикальні ходи. Добре переносить пониження вологості ґрунтового повітря. Діапаузу переносить у діапаузних камерах. У Карпатах домінує на задернованих схилах та в лісових ґрунтах. Вид евригідрофільний і виявлений у вологих, сирих ґрунтах і має здатність жити в ґрунтах плакорного степу. О. В. Жуков, О. Є. Пахомов, О. М. Кунах (2007) вказують на те, що це найбільш поширений вид Січеславщини, який надає перевагу суглинковим вологим ґрунтам, але здатний заселяти біотопи з екстремальними умовами.

Аналізуючи ландшафтний розподіл люмбрицидів у межах Грузії, Е. Ш. Квавадзе (1985) зазначив, що *A. rosea* поширений у помірно вологому, помірно сухому кліматичному поясі, сухих субтропіках. За даними Т. С. Перель (1979), *A. rosea* тяжіє до середньоземноморських біотопів, де відзначена його максимальна чисельність і біомаса. Тут вид досягає і максимальних розмірів.

Буленко Л. В. Іванців В. В.

Особини виду добре адаптовані до життя в суглинкових і глинистих ґрунтах, а відповідно вони заселяють біотопи з великим вмістом карбон діоксиду. Карбон діоксид як компонент ґрунтового повітря має здатність до широкої амплітуди концентрації. Зазначимо, що вміст його в ґрунтовому горизонті непостійний і йому властива стратифікація. Верхня межа карбон-діоксидного комфорту *A. rosea* сягає 3,4 %. У межах карбон-діоксидного комфорту (0,03–3,4 %) особини виду не змінюють інтенсивності споживання O_2 (Сизова, Бызова, 1977). За верхньою межею карбон-діоксидного комфорту інтенсивність споживання кисню різко зростає.

Більшість ґрунтових олігохет родин люмбрицидів належать до ацидофільних організмів. Межі комфорту актуальної кислотності дощових черв'яків містяться в діапазоні pH 4,2–6,9. Вивченням впливу величини pH актуальної кислотності на *A. rosea* встановлено, що діапазон толерантності з 2,7 одиниці може зростати до 3,7.

Aporrectodea dubiosa (Öerley, 1880)

За екологічною класифікацією М. В. Буше (Bouche, 1971, 1975, 1977) *A. dubiosa* належить до амфібіотичних ґрунтових дощових черв'яків (ендогенні амфібіонти). Життєвий цикл *Aporrectodea dubiosa* зв'язаний із водним середовищем. Він досягає статевої зрілості тільки в ґрунті, який покритий шаром води (Zicsi, 1963). У воді відбувається відкладання яйцевих коконів, а також ембріональний та постембріональний розвиток.

Становлення біотопів відбувається під лучною, лучно-болотною і чагарниковою рослинністю, які постійно чи періодично зволожуються. Немаловажну роль у біології *Aporrectodea dubiosa* відіграють субліторaль і

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

літораль великих водойм. Саме принесення алювіальних відкладів повеневими водами має важливе значення в генезі морфології і літології ґрунтів та їхніх властивостей.

Aporrectodea dubiosa поширена в лучних, алювіальних лучних, алювіальних, лучно-болотних ґрунтах. У зоні ріпалі та субріпалі олігохети мешкають у суглинкових і глинистих ґрунтах. За гранулометричним складом прибережні й заплавні ґрунти представлені суглинко-піщаними, суглинковими, середньосуглинковими, важкими суглинками. Через неглибоке залягання ґрунтових вод уся гумусова частина ґрунтового профілю має капілярне зволоження та великий вміст гумусу (1–5 %). Лучно-болотні ґрунти періодично покриваються водами під час весняно-літніх повеней (20–26 днів). Делювіальні матеріали, нанесені водами на поверхню ґрунтів, сприяють розвитку осоки, ситника, очерету.

Aporrectodea dubiosa у водному середовищі заселяє піщано-мулисті ґрунти ріпалі. Чисельність особин в зоні ріпалі може сягати до 24 екз./м^2.

Вагоме значення на поширення *Aporrectodea dubiosa* має хімічний склад річкових вод Степового Придніпров'я. Гідрохімічний склад цього регіону формується в умовах недостатнього зволоження. В руслових водах річок зростає мінералізація до 2 г/л.

Природний режим приток Дніпра порушується під впливом антропогенних чинників. Гірничі комбінати скидають забруднеі води у великих кількостях, чим різко збільшують вміст мінеральних речовин. Мінералізація води може зрости до 7–9 м/л, збільшується концентрація іонів хлору, сульфату та катіонів натрію. Цього можна було б уникнути, якби степові річки не використовувалися для транзиту промислових стоків. Власне ця сторона діяльності людини надзвичайно погіршує стан і без того

Буленко Л. В. Іванців В. В.

досить мінералізованих рік. Як правило, вода в них стає зовсім непридатною для користування.

У південній частині степу Правобережного Придніпров'я (Причорноморська низовина) концентрація катіонів кальцію зросла під впливом багатих на кальцій лесів південних чорноземів, які містять ще й гіпс. Підземні води регіону багаті на морські солі й сульфати кальцію, що вимиваються з третинних відкладів. Їхня концентрація в малих річках сягає 150 мг/л.

Актуальна кислотність pH у південних степових річках, як і в річках Лісостепу, влітку сягає 8,2–9,0, а взимку – 7,0–9,0. Ми можемо зробити припущення, що оптимальні величини для *Aporrectodea dubiosa* є слабо лужними (pH 7,0–7,5). Сучасний стан зростання мінералізації води негативно впливає на популяції дощових черв'яків.

Aporrectodea dubiosa як амфібіотичний вид живиться під водою або переробляє наявний у ґрунті перегній. За даними А. Зічі (Zicsi, 1963), І. Зайонца (Zajonc,1981), він здатний живитися листовим опадом верби і навіть затягувати фрагменти в нірки. Ці тварини можуть тривалий час перебувати на поверхні мокрих і сирих ґрунтів. У посушливий період вони здатні мігрувати в нижні горизонти ґрунтового профілю на 60 см і більше, де згортаються в клубок у діапаузній камері та переходять у стан діапаузи.

Життєвий цикл *A. dubiosa* пов'язаний з водним середовищем. Вони досягають статевої зрілості тільки в ґрунті, який покритий шаром води (Zicsi, 1963). У водному середовищі відбувається відкладання яйцевих коконів і подальший ембріональний та постембріональний розвиток.

Коливальні рухи розширеного заднього кінця тіла, який перебуває в товщі води, сприяють газообміну (Перель, 1959; Pop, 1948; Bouche, 1970), як

Буденко Л. В. Іванців В. В.

це характерно для типових водних олігохет. Перечислені особливості біології й деякі особливості будови дають підставу для розгляду амфібіотичних видів як специфічної підгрупи в межах відповідних груп пристосування.

Гідромора: ультрагідрофіл.

Трофоморфа: сапрофаг, вторинний руйнівник, нітроліберант, гуміфікатор.

***Allolobophora leoni* Michaelsen, 1891**

Вид належить до морфо-екологічного типу нірників, які живляться ґрунтовим перегноєм. *Allolobophora leoni* відзначений у ярах, балках, оброблюваних ґрунтах, пасовищах, вологих луках, перелогах, берегах рік і водойм, у заплавних і надзаплавних луках, на схилах середньої течії Дністра, а також в агроценозах.

Ґрунтотворними (материнськими) породами є лесоподібні суглинки, алювіальні відклади заплавних терас, а також елювію, делювію крейди, мергелю та інших порід.

A. leoni поширений в ярах, балках, заплавах річок. *Allolobophora leoni* надає перевагу чорноземам, ґрунтам легкого гранулометричного складу, в основному алювіальним відкладам, легким і середнім суглинкам, рідко важким.

Allolobophora leoni заселяє алювіально-дернові, алювіально-лучні, лучні, темно-сірі опідзолені, ґрунти, чорноземи. Ґрунтовий профіль алювіально-лучних ґрунтів характеризується значною гумусованістю. Він складається з темно-сірого зернистого, пухкого гумусового горизонту (Н) та перехідного горизонту (НРк), який є зернистим, а його структура крупнішою. Материнська порода має ознаки гігроморфізму.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

Алювіально-дернові ґрунти представлені багатьма відмінами. Проте при всіх відмінах материнських порід алювіальні супіски та суглинки мають певні спільні риси. Профіль алювіально-дернових ґрунтів мало диференційований і дещо нагадує профіль чорноземів. Гумусний горизонт поступово переходить у материнську породу. Шаруваті ґрунти характерні для плоских молодих річкових терас, складених супіщаним і піщаним алювієм. Формуються ґрунти під лучною, чагарниковою і лісовою рослинністю в зоні прируслової заплави, які мають добре сформований ґрунтовий профіль. Він представлений гумусовим горизонтом (Н), що складається з верхньої частини (Hd), яка задернована (4–7 см), і нижньої – перехідної (НР), та ґрунтотворними (материнськими) породами. Вміст гумусу сягає до 2 %. За гранулометричним складом вони представлені супісками й суглинками. Ґрунтові води залягають неглибоко.

Алювіально-дернові шаруваті ґрунти виявились малопридатними для поширення виду. Основними чинниками є значна варіація вологості ґрунту, малий вміст гумусу та наявність дернового горизонту, який слугує своєрідним газовим екраном карбон діоксиду.

Алювіальні лучні ґрунти приурочені до центральних рівнинних частин заплав. Вони характеризуються суглинковим або суглинково-супіщаним слабошаруватим алювієм. Формуються під лучною рослинністю в умовах спокійного паводкового режиму. Це зумовлює відкладення добре гумусованого дрібнозему. Вміст гумусу сягає 2 %. Неглибоке залягання ґрунтових вод сприяє і надходження води капілярами в гумусовий горизонт. Ці чинники сприяють оселенню *Allolobophora leoni.*

Чорноземи опідзолені сформувались на рівнинних слабкодренованих вододільних територіях і завжди вклинюються між темно-сірими лісовими

Буценко Л. В. Іванців В. В.

ґрунтами та чорноземами типовими. Ґрунтовий профіль, без ознак сезонного оглеєння, відзначається малою зоогенністю. Вміст гумусу в цілинних ґрунтах сягає 4–8 %. У його складі переважають гумінові кислоти ($C_{гк} : C_{фк} = 1,2–1,5$).

Ґрунтовий профіль складається з гумусового слабкоелювійованого верхнього перехідного (Hpi), нижнього перехідного (Phi) горизонтів та материнської породи (Рк).

Вміст фізичного піску в ґрунтових горизонтах повільно зростає згори донизу від 59,94 до 62,12 %, а вміст фізичної глини зменшується по профілю від 43,03 до 39,87 %. Вміст середнього і дрібного пилу в генетичних горизонтах високий, а вміст мулистої фракції зменшується від Не до Рк горизонтів (25,51–24,81 %). Високий вміст мулистої фракції в Не, Hpi, Phi горизонтах значною мірою позначився на формуванні комплексу ґрунтових олігохет (Іванців, 2007). Видовий склад представлений: *A. caliginosa, Dendrobaena octaedra, Lumbricus rubellus, Allolobophora leoni, A. rosea, L. terrestris, Dendrodrilus rubidus subrubicundus*. Чисельність і біомаса люмбрицидів становили відповідно: 58 ± 6,1 екз./м^2, 17,6 г/м^2 (Іванців, 2007).

Темно-сірі опідзолені вологі ґрунти. Вони різняться від сірих лісових вологих ґрунтів значною акумуляцією органічних речовин, більш потужним і гумусованим ґрунтовим профілем. Вміст гумусу в цілинних ґрунтах сягає 8 %. За складом і якістю він наближається до гумусу чорноземів типових, зберігаючи деякі риси підзолистих ґрунтів ($C_{гк} : C_{фк} < 1$).

Гумусовий горизонт [Не(gl)] добре елювійований з глейовими ознаками. Потужність його сягає до 45 см, забарвлення темно-сіре, зі значною кількістю ржавих плям і бобоподібних утворів. Перехідний гумусово-ілювіальний [НІ (gl)] та ілювіальний [І(gl)] горизонти мають ознаки сезонного оглеєння.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

Гранулометричний склад цього ґрунту має дещо більший вміст фізичного піску і менший вміст фізичної глини порівняно із сірим вологим ґрунтом. Відзначимо високий вміст мулистої фракції в HI(gl), I(gl) горизонтах, проте в He(gl), Pi(gl), P(gl) він варіював від 16 до 19 %. Високий вміст мулистої фракції в ґрунтових горизонтах, сезонні глейові процеси мають прямий зв'язок із розвитком комплексу ґрунтових олігохет. Комплекс люмбрицидів представлений дев'ятьма видами. Чисельність і біомаса люмбрицидів становили 5,6 ± 4,7 екз./м^2 і 17,5 ± 2,9 г/м^2 відповідно (Іванців, 2007). Вид надає перевагу ґрунтам з легким гранулометричним складомпереважно супіщаним, суглинковим ґрунтах, які сформувались на алювіальних відкладах.

***Allolobophora carpathica* Cognetti, 1927**

Вид належить до нірникової морфо-екологічної групи.

Поширений в Українських Східних Карпатах і їхній Нижньогірній та Передгірній зонах (басейні річки Мала Уголька, на південному схилі г. Менчул, у буковому лісі (400 м н. р. м.), на східному схилі, у буковому лісі (500 м н. р. м.), хребті Красна, г. Менчул – буковий ліс, 650 м н. р. м.; буково-ялицевий ліс, 900 м н. р. м.; ялино-буковий ліс, 900-1200 м н. р. м.

Типовими біотопами *Allolobophora carpathica* є букові, мішані ліси, задерновані схили, полонини, похилі береги гірських потоків та ярів. Рідше представники виду заселяють ялинові ліси, старі гнилі стовбури дерев та пеньки. Зражевський (1957) вказує на знаходження виду в ялинових насадженнях з домішкою ялиці, свіжих лісосіках. У разі перезволоження ґрунту черви тривалий час живуть у буковій підстилці. Майже завжди їх можна знайти під великим камінням, розміщеним на відкритих ділянках першої і другої терас гірських річок. В Українських Карпатах поширення

Буценко Л. В. Іванців В. В.

виду має мозаїчний характер. І. Зайонц (Zajonz, 1981), вказує на «гніздове» поширення виду в Словацьких Карпатах.

Найвища чисельність *Allolobophora carpathica* відзначена в буковому лісі та на відкритих ділянках, які межують зі гірськими потоками. За гранулометричним складом вид надає перевагу важким суглинкам і глинистим буроземам з скелетними елементами (камінням, щебенем).

Східні Карпати і прилеглі до них Передкарпатську та Притисенську височини об'єднують геологічна спорідненістьй біокліматичні умови, що зумовлюють зональне кисле буроземоутворення. Цей процес відбувається під широколистяними і хвойними лісами, високогірними луками (полонинами), в умовах вологого клімату. Відзначимо наявність у ґрунтах промивного водного режиму. Попри те, ґрунтовим горизонтам властиві значна шпаруватість та однорідне забарвлення. Профіль ґрунтів представлений гумусовим горизонтом, який поступово переходить у материнську породу.

Ґрунтам Карпатської буроземно-лісової області властивий гуманно-фульватний склад гумусу, значна елювійованість і накопичення несилікатного заліза та алюмінію, висока кислотність, ненасиченість основами та нагромадження обмінних катіонів Al^{+3}.

Особливістю материнських порід є те, що вони представлені флішем, який складений потужними серіями морських осадових гірських порід уламкового походження, і характеризуються ритмічним чергування літологічних різновидів шарів (пісковику, аргілітів, алевролітів, мергелів, вапняків), зім'ятих у складки й пересунутих на значні віддалі в сторону Східноєвропейської платформи. Сучасний стан складчастих Карпат сформувався в неогені, коли домінувала насувна тектоніка. Немаловажну роль у трансформації флішу має період інверсії геосинкліналі.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

Клімат можна схарактеризувати як надмірно вологий. Регіон Українських Карпат має вертикальн термічну поясність. Цей чинник відображається на відповідному розташуванні ґрунту, зростанні рослин і оселенні тварин. Ґрунти регіону залягають у межах шести вертикальних термічних поясів. Найбільш поширеними є буроземи кислі, які залягають від теплого до холодного гірських поясів.

Буроземи кислі помірно холодного поясу поширені в областях Зовнішніх, Полонинсько-Чорногорських, Рахівсько-Чивчинських, Вулканічних Карпат. Вони розміщені в помірно холодному хвойно-лісовому поясі і формуються під покривом хвойних лісів. Загальна потужність дрібнозему до 100 см. Загальний вміст гумусу коливається від 14,96 до 1,3 %. Будова ґрунтового профілю достатньо однорідна за будовою і забарвленням. Лише горизонт Hd виділяється темним відтінком.

Гранулометричний склад ґрунту відрізняється від холодного субальпійського поясу тим, що знижується вміст фізичного піску в усіх горизонтах ґрунтового профілю більше ніж на 10 %, відповідно на цю величину збільшується вміст фізичної глини. Удвічі зріс вміст мулистої фракції. Отже, у помірнохолодному поясі відбуваються більш інтенсивні процеси ґрунтоутворення, на що вказують зменшення величин фізичного піску і збільшення − фізичної глини. Зростання температурного градієнта в помірно холодному поясі і вплив його на фізичні, фізико-хімічні та біологічні процеси сприяє формуванню комплексу ґрунтових олігохет. Видовий склад люмбрицидів тут такий: *D. attemsi, Allolobophora carpathica, A. sturanyi, D. alpina, D. octaedra, E. submotana*. Домінують серед них *D. attemsi, A. sturanyi*. Чисельність і біомаса їх становили 32,7 ± 3,8 екз./м^2, 12,0 ± 1,9 г/м^2 відповідно.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

Буроземи кислі малогумусні поширені в теплому, помірно теплому поясах під покривом дубово-букових лісів. Будова ґрунтового профілю аналогічна буроземам помірно холодного поясу. Проте забарвлення ґрунту ясніше – бурувато-палеве. Вміст гумусу в ґрунтах знижується від 5,7 до 0,9 %. Гранулометричний склад відзначається майже однаковим вмістом фізичної глини – 58,6–57,1 %. Зазначимо, що вміст фракцій у дерново-гумусовому горизонті відповідає фракціям інших горизонтів. Відбувається зменшення вмісту мулистої фракції у порівнянні з попереднім ґрунтом.

Комплекс ґрунтових олігохет представлений вісьмома видами: *A. sturanyi, D. attemsi, D. alpina, D. octaedra, A. rosea, A. carpathica H. cernosvitovianus, O. transpadanus*. Чисельність і біомаса становили 255 екз./м^2 та 83,8 г/м^2 відповідно.

Дерново-буроземні кислі ґрунти поширені в різних районах Карпат, але найбільші масиви розміщені на Вулканічному і Полонинському хребтах. Сформувалися ці ґрунти під трав'янистою і лісовою рослинністю в умовах промивного водного режиму. Дерновий горизонт характеризується високим вмістом гумусу (від 5 до 15 %). За фізико-хімічними властивостями ґрунти наближаються до бурих кислих.

У ґрунтовому профілі представлені дерново-гумусовий горизонт (Hd) потужністю 0–6 см, темно-сірого забарвлення, свіжий суглинковий, зернистий, пухкий; гумусний горизонт (H) – 36 см, темно-сірий з бурим відтінком, суглинковий, грудкувато-пороховий, пухкий; перехідний (HP) – 37–90 см, сірувато-бурий, суглинковий, пухкий. Материнська порода (P) представлена елюво-делювієм твердих порід. Верхні горизонти містять обмінно-поглинуті катіони Ca^{2+} і Mg^{2+} у тих самих кількостях, що й буроземи кислі. Проте в материнській породі концентрація Ca^{2+} і Mg^{2+} катіонів різко

Буценко Л. В. Іванців В. В.

зростає.

Гранулометричний склад характеризується великим вмістом фізичного піску, який зростає від 70 % у Hd до 82 % у Hp, фізична глина відповідно зменшується від 30 до 18 %. Вміст мулистої фракції високий – від 13 до 8 %. Дерновий процес ґрунту сприяє розвиткові комплексу дощових червів. Видовий склад люмбрицидів представлений *A. sturanyi, D. attemsi, H. cernosvitovianus A. carpathica, D. alpina, E. submotana, D. octaedra*. Домінантними видами виявилися *A. sturanyi, A. carpathica*. Чисельність люмбрицидів у ґрунтах коливалася від 198 до 290 екз./м^2.

Загалом *A. carpathica* надає перевагу біотопам з вологими, сирими ґрунтами. Вид уникає мокрих і сухих біотопів. Попри високу вологість ґрунту і часті дощові опади, черви перебувають неглибоко в ґрунтовому профілі (50–60 см). Проте мають здатність мігрувати на глибину більше ніж метр. Під час розкопок знаходили окремі екземпляри виду на глибині 74 см. А. І. Зражевський (1957) вказує, що у разі зниження вологості ґрунту олігохети мігрують до верхнього водоносного горизонту.

Вид активно трансформує великі органічні рештки підстилки та диспергований детрит ґрунтового профілю. Бере участь у формуванні «висячих» ґрунтів у товщі уламків материнської гірської породи. Черви, здійснюючи вертикальну міграцію серед уламків материнської породи, на певній висоті від її поверхні формують шар висячого ґрунту (Зражевський, 1957).

A. carpathica відіграє важливу роль у дренуванні та аерації важких суглинків та глини бурозем ів під час прокладання глибоких вертикальних ходів. Їхній діаметр може сягати 10 мм і більше. Типовим конкурентом екологічної ніші виду є *Dendrobaena platyura f. montana* (Cernosvitov), проте

Буценко Л. В. Іванців В. В.

він поступається своєю екологічною пластичністю. І. Зайонц (Zajonz, 1981) вказує, що для Східної Словаччини конкурентом *A. carpathica* є *D. platyura f. depressa.*

Allolobophora chlorotica (Savigny, 1826)

За екологічною класифікацією М. В. Буше (Bouche, 1971, 1975, 1977) *A. chlorotica* належить до ендогенних дощових черв'яків. І. Зайонц (Zajonc, 1970) відніс вид до ґрунтово-підстилкової морфо-екологічної групи. Дослідженнями Я. І. Сатчел (J.E.Satchell, 1967), М. В. Буше (Bouche, 1972) було встановлено, що *A. chlorotica* представлена двома морфами: зеленою і безбарвною. Зелена морфа особин є спадковою рецесивною ознакою, а безбарвна – домінантною. Останні заселяють сухі ґрунти. Зелена морфа виду більш вологолюбна і, за спостереженнями М. В. Буше (1972), не може бути віднесена до ґрунтових дощових черв'яками (власне нірників), оскільки вони живуть біля самої поверхні аналогічно *L. rubellus, L. castaneus, L. baicalensis*, які живляться на поверхні ґрунту органічними рештками, що розкладаються. Не пігментована форма, живиться в глибших шарах ґрунту (Bouche, 1972).

Отже, з наведених досліджень Я. І. Сатчел (1967) і М. В. Буше (1972) випливає, що цей вид представлений морфо-екологічним типом, який живиться на поверхні ґрунту і належить до підстилкової морфо-екологічної групи, і морфо-екологічним типом, який живиться ґрунтовим перегноєм і належить до нижньоярусної морфо-екологічної групи.

Allolobophora chlorotica заселяє біогеоценози листяних лісів, лук, рідше оброблюваних ґрунтів. Біотопами виду слугують береги рік, озер, ставів, водосховищ, балки, яри, пасовища, луки. І. Зайонц (Zajonc, 1981) зауважує щодо знаходження виду в печерах.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

За даними О. П. Атлавініте (1990), *A. chlorotica* уникає хвойних лісів. Низьку чисельність дощових черв'яків автор відзначає у широколистяних лісах, поширених на дерново-підзолистих ґрунтах. Приміром, у вільховому лісі чисельність *A. chlorotica* сягала 9 екз./м^2, біомаса – 1 г/м^2, а у березовому лісі відповідно – 3 екз./м^2, 2 г/м^2. Вміст гумусу в ґрунті вільхового лісу становив 2,2 %, березового – 1,4 %. Значну роль у трансформації органіки в лучних біогеоценозах лук відіграють *A. chlorotica, A. caliginosa, A. rosea*. У разі великого навантаження поверхневого шару лучного ґрунту під час випасання корів чисельність *A. chlorotica* зменшується до 5,1 екз/м^2. Найбільш сприятливі для заселення видом лучні ґрунти, які сформувалися, на алювіальних і елювальних відкладах, в умовах близького залягання ґрунтових вод. Гумусовий горизонт (НК) у них сягає 30 см, забарвлення темно-сірого кольору, іноді чорного. Перехідний горизонт (НР) сягає до 60 см, його структура слабозерниста. Вміст гумусу варіє в межах 3,5–7 %. Іноді він може сягати до 10,1 %. Актуальна кислотність pH становить 6,2–6,5.

За гранулометричним складом *A. chlorotica* поширена в суглинкових, глинистих, піщаних, рідко в кам'янистих ґрунтах. Проте надає перевагу суглинковим ґрунтам.

Олігохети домінують у супіщаних, легких і середніх суглинкових ґрунтах. Рідше трапляються в оброблюваний суглинкових буроземах. У гірських біогеоценозах *A. chlorotica* не виявлена.

Найчастіше зелена морфа *A. chlorotica* заселяє вогкі й сирі ґрунти, рідко мокрі. Безбарвна морфа заселяє свіжі й вогкі ґрунти. О. В. Жуков, О. Є. Пахомов, О. М. Кунах (2007) відносять цей вид до гідрофілів. Потрібно зазначити, що безбарвна морфа добре адаптована до споживання

Буценко Л. В. Іванців В. В.

диспергованих органічних решток. Їхній тифлозоль дворозділький, з одною або кількома додатковими повздовжніми складками, які лежать між двома його основними частинами. Ступінь розвитку цього органа у представників виду відповідає їхній екології.

Allolobophora sturanyi (Rosa, 1895)

Allolobophora sturanyi поширений у буроземах кислих субальпійського поясу, буроземах кислих помірно холодного поясу, буроземах кислих малогумусних помірно теплих поясів, дерново-буроземних кислих, буро-підзолистих поверхнево глейових ґрунтах і інших.

Буроземи кислі холодного (субальпійського) поясу поширені в областях Зовнішніх, Полонинсько-Чорногорських, Рахівсько-Чивчинських Карпат. Вони розміщені на високогірних полонинах і формуються в холодному та дуже вологому поясі, де кількість опадів набагато перевищує випаровування. Розвиваються вони на добре дренованому елюво-делювії пісковиків та кристалічних породах. Ґрунти за гранулометричним складом є середньо- і важкосуглинкові. Для буроземів характерне інтенсивне глиноутворення, висока актуальна кислотність, слабка насиченість горизонтів основами, нагромадження великої кількості обмінного алюмінію, гуматно-фульватний склад гумусу, який зв'язаний з півтораокислами, що забарвлюють ґрунт у бурі відтінки. Значне вилугування й висока актуальна кислотність – характерні ознаки карпатських буроземів.

Ґрунти характеризуються високим вмістом та глибоким проникненням гумусу в горизонтах Н (11,31 %), Нр (4,3–5 %), високою актуальною кислотністю (pH 4,3–4,6). Будова ґрунтового профілю представлена такими зоризонтами: повсть Но потужністю 3−6 см − напіврозкладені рослинні

Буценко Л. В. Іванців В. В.

рештки; дерново-гумусовий горизонт (Hd) потужністю 5–10 см – темно-коричневий, грудкувато-зернистий, пухкий; гумусовий горизонт (H) потужністю близько 20 см – коричнювато-бурий, зернисто-грудкуватий, грудкуватий; перехідний горизонт (HP) потужністю 41–65 см – ясно-бурий, вологий, середньосуглинковий, сильнощебенюватий.

Гранулометричний склад представлений високим вмістом фізичного піску. В межах ґрунтового профілю відбувається плавне зменшення його вмісту в напрямку до перехідного горизонту. Вміст фізичної глини зростає від 27 до 45 % і дещо знижується в перехідному горизонті.

Тобто відбувається ущільнення ґрунтового профілю згори донизу та збільшення об'ємної ваги. Фізичні, фізико-хімічні властивості ґрунтів холодного поясу мало сприяють розвитку комплексу ґрунтових олігохет. Ми виявили лише поодиноких особин *A. sturanyi, D. attemsi, D. octaedra.*

Буроземи кислі помірно холодного поясу поширені в областях Зовнішніх, Полонинсько-Чорногорських, Рахівсько-Чивчинських, Вулканічних Карпат. Вони розміщені в помірно холодному хвойно-лісовому поясі й формуються під покривом хвойних лісів. Загальна потужність дрібнозему до 100 см. Загальний вміст гумусу коливається від 14,96 до 1,3 %.

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

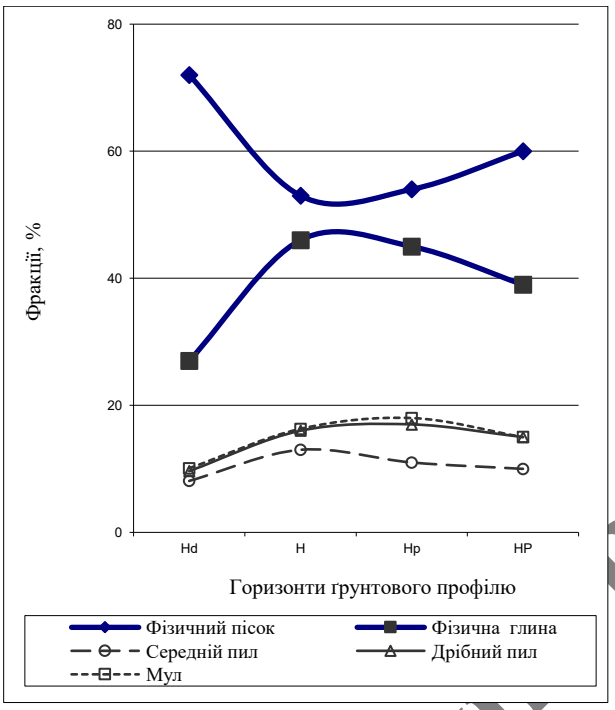


Рис. 6.3. Профільний розподіл фракцій гранулометричного складу бурозему кислого холодного (субальпійського) поясу, % *(Іванців, 2007)*

Ґрунтовий профіль достатньо однорідний за будовою і забарвленням. Лише горизонт Hd виділяється темним відтінком.

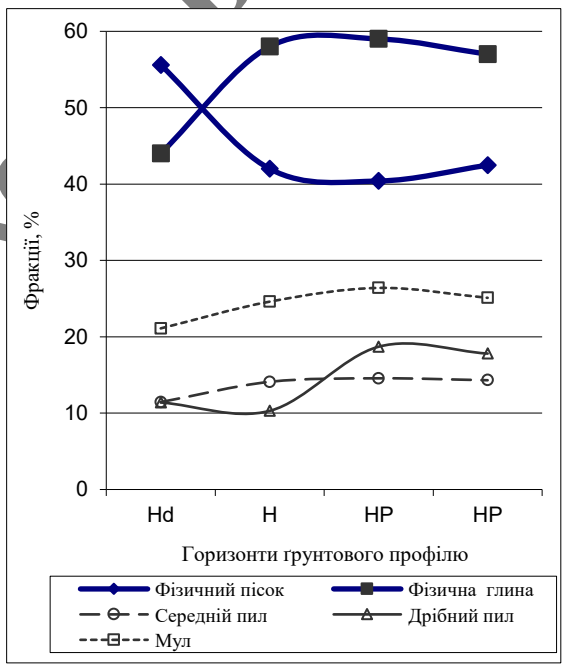


Рис. 6.4. Профільний розподіл фракцій гранулометричного складу бурозему кислого помірно холодного поясу, % (Іванців, 2007)

Бусленко В. Іванців В. В.

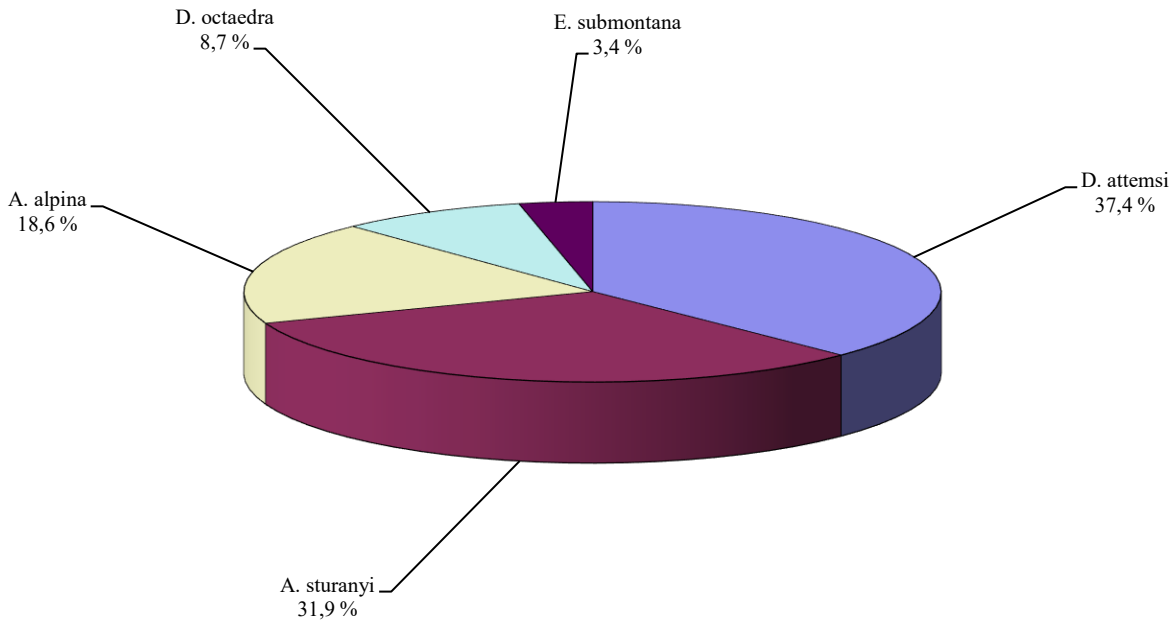


Рис. 6.5. Видова структура люмбрицидів бурозему кислого помірно холодного поясу, % (Іванців, 2007)

Гранулометричний склад ґрунту різниться від попередньої різновидності. Зокрема знижується вміст фізичного піску в усіх горизонтах ґрунтового профілю більше ніж на 10 %, відповідно на цю величину збільшується вміст фізичної глини. Удвічі зріс вміст мулистої фракції. Отже, у помірно холодному поясі відбуваються більш інтенсивні процеси ґрунтоутворення, на що вказують зменшення величин фізичного піску і збільшення − фізичної глини. Зростання температурного градієнта в помірно холодному поясі і вплив його на фізичні, фізико-хімічні та біологічні процеси сприяють формуванню комплексу ґрунтових олігохет. Видовий склад люмбрицидів тут представлений *D. attemsi, A. sturanyi, D. alpina, D. octaedra,*

Бусленко Л. В. Іванц

E. submotana. Домінують серед них *D. attemsi, A. sturanyi*. Їхні чисельність і біомаса становили 32,7 ± 3,8 екз./м^2, 12,0 ± 1,9 г/м^2 відповідно.

Буроземи кислі малогумусні помірно теплого поясу поширені в теплому, помірно теплому поясах під покривом дубово-букових лісів. Будова ґрунтового профілю аналогічна буроземам помірно холодного поясу. Проте забарвлення ґрунту ясніше – бурувато-палеве. Вміст гумусу в ґрунтах знижується від 5,7 до 0,9 %. Гранулометричний склад відзначається майже однаковим вмістом фізичної глини – 58,6–57,1 %. Зауважимо, що вміст фракцій у дерново-гумусовому горизонті відповідає фракціям інших горизонтів. Відбувається зменшення вмісту мулистої фракції порівняно з попередньо описаним ґрунтом.

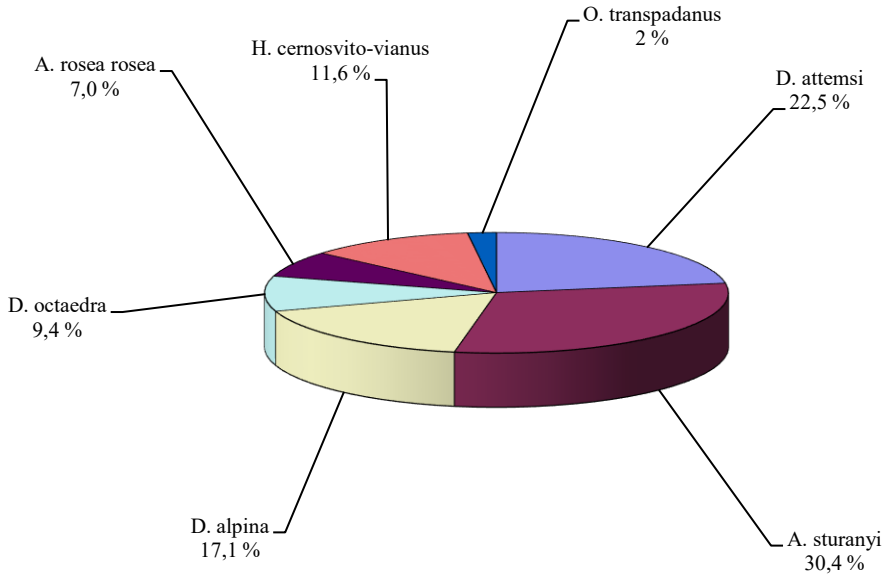


Рис. 6.6. Видова структура люмбрицидів бурозему кислого малогумусного помірно теплого поясу, %.

Буванців В. В.

Комплекс ґрунтових олігохет представлений сімома видами: *A. sturanyi, D. attemsi, D. alpina, D. octaedra, A. rosea rosea, H. cernosvitovianus, O. transpadanus*. Чисельність і біомаса становили 255 екз./м^2 та 83,8 г/м^2 відповідно.

Дерново-буроземні кислі ґрунти поширені в різних районах Карпат, але найбільші масиви розміщені на Вулканічному і Полонинському хребтах. Сформувалися ґрунти під трав'янистою і лісовою рослинністю в умовах промивного водного режиму. Дерновий горизонт характеризується високим вмістом гумусу (від 5 до 15 %). За фізико-хімічними властивостями вони наближаються до бурих кислих ґрунтів.

У ґрунтовому профілі представлені дерново-гумусовий горизонт (Hd) потужністю 0–6 см, темно-сірого забарвлення, свіжий суглинковий, зернистий, пухкий; гумусний горизонт (Н) – 36 см, темно-сірий з бурим відтінком, суглинковий, грудкувато-пороховий, пухкий; перехідний (НР) – 37–90 см, сірувато-бурий, суглинковий, пухкий. Материнська порода (Р) представлена елюво-делювієм твердих порід.

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

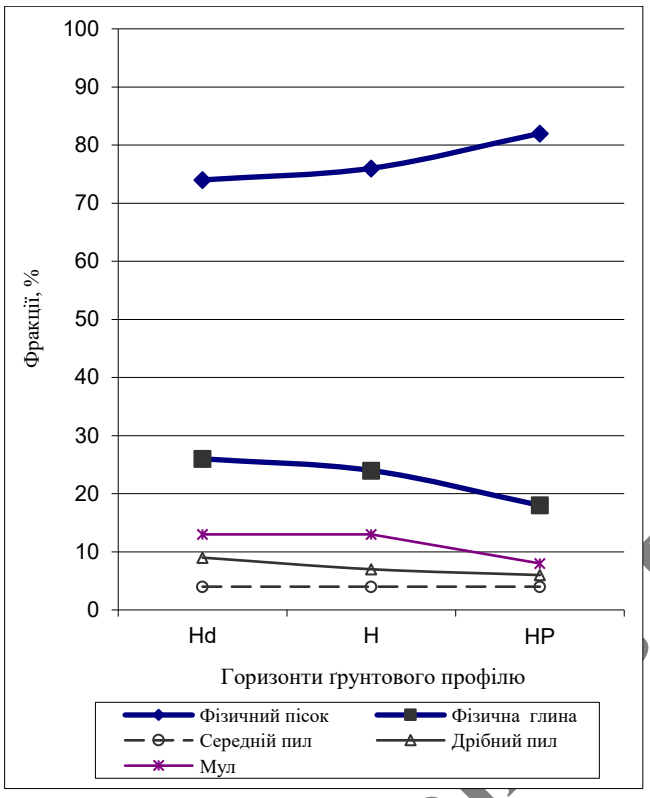


Рис. 6.7. Профільний розподіл фракцій гранулометричного складу дерново-буроземного кислого ґрунту, %

Верхні горизонти ґрунту містять обмінно-поглинуті катіони Ca^{2+} і Mg^{2+} у тих самих кількостях, що й буроземи кислі. Проте в материнській породі концентрація Ca^{2+} і Mg^{2+} катіонів різко зростає.

Гранулометричний склад характеризується великим вмістом фізичного піску, який зростає від 70 % у Hd до 82 % у Hp, фізична глина відповідно зменшується від 30 до 18 %. Вміст мулистої фракції високий – від 13 до 8 %. Дерновий процес ґрунту сприяє розвиткові комплексу дощових червів. Видовий склад люмбрицидів представлений *A. sturanyi, D. attemsi, H. cernosvitovianus A. carpathica, D. alpina, E. submotana, D. octaedra*.

Буєленко Л. В. Іван... В. В.

Домінантними видами виявилися *A. sturanyi, A. carpathica*. Чисельність люмбрицидів у ґрунтах коливалася від 198 до 290 екз./м^2.

Омодео (Omodeo) відносить цей вид до найбільш давньої групи люмбрицидів, які населяли Європу з палеогену. Поширення *A. sturanyi* відповідає альпійсько-іллірійсько-карпатському типові ареалу. Вид відсутній в Дністровських Бескидах (Україна) та Східних Бещадах (Польща) (Plisco, 1973).

Цей вид відносять до нірникової морфо-екологічної групи. *Allolobophora sturanyi* заселяє полонини (гірські луки), підстилку букового, мішаного та ялинового лісів. Загалом вид надає перевагу задернованим схилам полонин, буковим лісам. Л. Черносвітов (Cernosvitov, 1935) вказує на розміщення біотопів до 1300–1600 м н. р. м. А. І. Зражевський (1957) відзначає поширення виду до висоти 700–800 м н. р. м. і вказує на його поширення лише в біотопах букового і ялинового лісів, які розміщені на сланцевих породах. За нашими даними, вид поширений у біотопах, що лежать на висоті 400–1650 м н. р. м., і надає перевагу біотопам з вологим ґрунтом.

Вид приурочений до бурозе́мів. Уперше про це зазначив М. С. Гіляров (1947), дещо пізніше підтвердила Т. С. Перель (1962). Важливою особливістю *A. sturanyi* є здатність заселяти важкі ґрунти карпатської буроземно-лісової області. Вони містять велику кількість скелетних елементів (щебеню та каміння). Дрібнозему бурих лісових ґрунтів властива велика шпаруватість і велика водопровідність, особливо верхніх горизонтів. Звичайно це зумовлено його щебнюватістю, гумусованістю, агрегатною структурою. Для бурих гірсько-лісових ґрунтів характерний високий вміст гумусу, який поступово зменшується з глибиною. Якщо проаналізувати

Буценко Л. В. Іванців В. В.

груповий склад гумусу бурих гірських-лісових ґрунтів, то можна стверджувати, що він особливо специфічний. У його складі повністю відсутня друга фракція гумінових кислот (чорних), тобто високомолекулярних сполук, які зв'язані з кальцієм.

Більшість гумінових кислот представлена низькополімеризованими молодими сполуками (в хімічному розумінні). Вони отримали назву ульмінових кислот. У процесі полімеризації можуть бути вільними або зв'язаними з півтораоксидами R_2O_3 (гумінові кислоти першої групи) (Гоголев, 1986). У гумусі ґрунтів карпатської буроземно-лісової області міститься мала кількість гумінових кислот. Їхні полімерні комплекси з фульвокислотами зв'язані стійкими гідратами оксидів Al (III), Fe (III) (третя група).

Буроземи кислі субальпійського поясу поширені в Зовнішніх, Полонинсько-Чорногорських, Рахівсько-Чивчинських Карпатах. Ґрунти поширені на високогірних полонинах, де кількість опадів перевищує випарування. Тут вони розвиваються на добре дренованому елюво-делювії пісковиків та кристалічних порід. Ґрунти середньо- і важкосуглинкові. Тут відбувається інтенсивне глиноутворення. Актуальна кислотність висока (pH 4,3–4,6), слабка насиченість основами, нагромадження великої кількості обмінного алюмінію. Висока актуальна кислотність і значне вилуговування, глибоке проникнення гумусу у верхніх горизонтах – характерні ознаки карпатських буроземів. Фізичні, фізико-хімічні властивості ґрунтів субальпійського поясу мало сприяють розвитку комплексу дощових черв'яків, що представлений лише трьома видами, серед яких домінував *Allolobophora sturanyi*.

Буєнко Л. В. Іванців В. В.

Буроземи кислі помірно холодного поясу поширені в Зовнішніх, Полонинсько-Чорногорських, Рахівсько-Чивчинських, Вулканічних Карпатах. Ґрунти формуються під покривом хвойних лісів. Вміст гумусу коливається в широкому діапазоні від 1,3 до 14,96 %. Вміст фізичного піску в усіх горизонтах ґрунтового профілю знижується більше ніж на 10 %, вміст мулистої фракції зріс удвічі. Можна стверджувати, що в цьому поясі відбувається більш інтенсивний процес ґрунтоутворення. Зростання температурного градієнта в помірно холодному поясі і вплив його на фізичні, фізико-хімічні та біологічні процеси сприяє формуванню комплексу ґрунтових олігохет. Комплекс дощових черв'яків представлений п'ятьма видами. Їхня чисельність і біомаса становили 32,7 ± 3,8 екз./м^2, 12 ± 1,9 г/м^2. *Allolobophora sturanyi* від загальної чисельності та біомаси комплексу становив 31,9 %.

Буроземи кислі малогумусні помірно теплого поясу поширені в теплому, помірно теплому поясах і сформувалися під покривом дубово-букових лісів. Гранулометричний склад аналогічний попередньо описаному ґрунту з деяким зменшенням вмісту мулистої фракції. Комплекс ґрунтових олігохет представлений сімома видами. Їхня чисельність і біомаса становили 255 екз./м^2 та 83,8 г/м^2. *A. sturanyi* від загальної чисельності та біомаси комплексу становив 30,4 %.

Дерново-буроземні кислі ґрунти поширені на відкритих пасовищах, сінокосах різних районів Карпат, але найбільші масиви розміщені на Вулканічному та Полонинському хребтах. Ґрунти сформувалися під трав'янистою і лісовою рослинністю в умовах промивного водного режиму. Дерновий горизонт характеризується високим вмістом гумусу (від 5 до 15 %). За фізико-хімічними властивостями ґрунт наближається до бурих

Буценко Л. В. Іванців В. В.

кислих ґрунтів. Комплекс дощових черв'яків представлений сімома видами. Чисельність люмбрицидів коливалась від 198 до 290 екз/м^2. *A. sturanyi* від загальної чисельності комплексу дощових черв'яків становив 29,9 %.

Буро-підзолисті кислі поверхнево-глейові ґрунти поширені в Прикарпатському передгір'ї. Сформувалися під широколистяними й мішаними лісами на покривних, делювіальних і давньоалювіальних лесоподібних суглинках. Зазначимо, що їм властивий значний розвиток глейових процесів, зумовлений надмірним поверхневим зволоженням. Ґрунти характеризуються високою актуальною кислотністю (pH 4,8–5,1). Мулиста фракція в гумусово-елювіальному глейовому, елювіально-глейовому та метаморфізованому ілювіальному горизонтах становила 17–19 %, а в нижніх зростає до 38 %.

Комплекс люмбрицидів представлений п'ятьма видами. Їхня чисельність і біомаса становили 46,7 ± 43 екз./м^2, 11,71 ± 2.6 г/м^2 відповідно. *A. sturanyi* від загальної чисельності й біомаси комплексу дощових черв'яків становив 21,9 %.

A. sturanyi властива активна локомоція. Я. Д. Пліско (Plisco, 1973) вказує на заселення ним верхніх горизонтів ґрунтового профілю букових і ялинових лісів. Через надмірне зволоження ґрунтового профілю особини виду можуть тимчасово перебувати в підстилці.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

РІД LUMBRICUS Linnaeus, 1758

Lumbricus rubellus Hoffmeister, 1843

Типовий європейський вид. Належить до ґрунтово-підстилкової морфо-екологічної групи. Серед представників роду люмбрикус цей вид найбільш поширений у регіоні дослідження, зокрема у біотопах листяних лісів, луків,

рідше мішаних і хвойних лісів, оброблюваних ґрунтах та компостних кагатах, по берегах рік, водосховищ, струмків, на підтоплених ґрунтах та мочарах. Надає перевагу легким за гранулометричним складом ґрунтам (супіщаним, легким суглинкам). Це один з небагатьох видів, який має здатність заселяти ґрунти з pH 3,5–6,5. Вид уникає нейтральних та лужних ґрунтів.

Живляться олігохети в основному рослинними рештками та екскрементами безхребетних тварин, які живуть на поверхні ґрунту. Найвища чисельність виду відзначена на торфово-глеєвих ґрунтах вільшаників. Експериментальним шляхом А. І. Зражевський (1957) встановив, що у живленні вони надають перевагу листовому опаду чорної вільхи. Це послужило основою назви виду – вільшаникові.

Окремі дослідники (Зражевський, 1957; Чекановська, 1960) дотримуються думки, що цей вид – типовий житель лісів та лук.

За ставленням до вологості його можна віднести до гідрофілів. Як правило, заселяє сирі, вологі, меншою мірою – мокрі ґрунти.

Особини виду перебувають у підстилці й верхньому горизонті (до 10 см ґрунтового профілю) і лише при посухах мігрують глибше, проте не впадають в діапаузу.

Потрібно відзначити високу активність виду на поверхні ґрунту. За наявності затінених ділянок поверхні біотопу черви переміщаються і в денний період. Здатність до міграції в нижні горизонти слабо виражена. У більшості випадків вони використовують готові вертикальні ходи. Через нездатність прокладати вертикальні ходи їхня роль у переміщенні ґрунту по профілю є незначною. Г. Франц (Franz, 1950) відніс вид до гумусоутворювачів, але не споживачів.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

З біологічних особливостей потрібно відзначити тривалий постембріональний період розвитку, який може відбуватися нормально лише за наявності в ґрунті значного вмісту піску. Крім того, цей вид відрізняється здатністю заселяти хвойну підстилку при її первинному розкладі гіфами грибів та високому вмісті вологості. Споживання такого кислого субстрату можливе лише завдяки адаптивним особливостям травної системи, зокрема розвитку і функціонуванню цих залоз. Значний розвиток вапнякових залоз є основною причиною уникання ними нейтрального та лужного середовища.

З екологічних особливостей відзначимо широку трофічну валентність та значну роль у розкладі рослинних решток. *Lumbricus rubellus* – один із найбільш активних ґрунтово-підстилкових видів у розкладі підстилки та органічних решток верхнього горизонту ґрунту. Відіграє важливу роль як проміжний господар паразитичних нематод.

Lumbricus castaneus (Savigny, 1826)

Вид належить до підстилкової морфо-екологічної групи. Малопоширений у західних областях України й обмежений різноманітністю біоценозів. Біотопами виду слугують луки, оброблювані ґрунти. О. П. Атлавініте (1975) відзначає вид в парках, садах та полях. Відомий ґрунтознавець і олігохетолог А. І. Зражевський (1957) вказує на рідкісне знаходження виду в лісових ґрунтах. У хвойному лісі трапляється дуже рідко.

У західних областях України вид поширений на всій території і серед представників роду люмбрикус трапляється найрідше. Завдяки приуроченості виду до нагромадження рослинних решток на поверхні ґрунту чисельність його зазнає значної флуктуації під впливом абіотичних факторів.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

Lumbricus castaneus віддає перевагу органічним рештками трав'янистого походження, в меншою мірою листяному опаду дерев і кущів. Важливим моментом у споживанні підстилки є наявність свіжих, вологих, рідше сирих ґрунтів.

За гранулометричним складом вид надає перевагу суглинковим, рідше легким ґрунтам. Уникає піщаних і супіщаних ґрунтів. Як усі представники роду люмбрикус, має також добре розвинуті вапнякові залози. Ця адаптивна особливість виду відіграє важливу роль у розкладі органічних решток.

З біологічних особливостей виду відзначимо активну локомоцію олігохет та нездатність утворювати вертикальні ходи. Їхня міграція має не лише горизонтальний, а й вертикальний характер. Особини виду також здатні робити локомоції у вертикальних ходах нірників.

***Lumbricus baicalensis* Michaelsen, 1900**

Вид належить до морфо-екологічної підстилкової групи. Черв'яки дуже рухливі. Типовими біотопами виду є підмоклі луки, ліси, береги великих водосховищ, озер, заплавних боліт. Найвища чисельність у листяних лісах (вільшаниках). Це близький до амфібіотичної групи вид, що заселяє біотопи із сирими і мокрими ґрунтами. Серед ґрунтів олігохети надають перевагу мулисто-піщаним, рідше глинисто-піщаним ґрунтам. Іноді заселяють прибережні ділянки водойм, які межують із зоною ріпалі.

Ці черви відіграють важливу роль ув розпушуванні верхнього горизонту ґрунту заплав, особливо після затоплення їх весняними та осінніми мулистими паводковими водами. Завдяки життєдіяльності цих черв'яків після сходження води ґрунт швидко набуває сприятливого водяного й повітряного режимів.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

Lumbricus terrestris Linnaeus, 1758

Вид належить до морфо-екологічної групи нірників. Типовими біотопами виду є ґрунти із суглинковим гранулометричним складом, великим вмістом гумусу та диспергованими органічними рештками. Найчастіше ці нірники заселяють листяні ліси, оброблювані ґрунти. Рідше трапляються у хвойних лісах. Завдяки добре розвинутому шкірно-м'язовому мішку особини здатні прокладати глибокі вертикальні нірки. І. Зайонц (Zajonc, 1981) вказує, що на території Словаччини окремі особини прокладають нірки на глибину до 215 см. Р. Бальтцер (Baltzer (1956) вважає, що вид надає перевагу важким ґрунтам.

Живляться особини в нічний період на поверхні ґрунту. А. І. Зражевський (1957) вказує на відсутність вибірковості виду під час живлення листяним опадом дерев. Протягом дня черви перебувають у нижніх горизонтах ґрунту, де прокладають нірки й частково живляться диспергованими органічними рештками. Вид має добре розвинутий тифлозоль. Завдяки його функціонуванню кров поповнюється катіонами кальцію, який відкладається на перегородках вапнякових (моренових) залоз. Під час живлення в нічний період катіони кальцію використовуються для нейтралізації кислого хімусу.

Щодо ставлення до вологості ґрунту, то вид надає перевагу вологим і сирим ґрунтам. У сухих ґрунтах вид відсутній, рідко трапляється у свіжих. Тривалий час може витримувати весняне паводкове затоплення біотопів (лук, городів, полів). Одночасно уникає мокрих ґрунтів.

Lumbricus polyphemus (Fitzinger, 1833)

Вид належить до нірникової морфо-екологічної групи, заселяє біотопи

Буценко Л. В. Іванців В. В.

низькогірського лісового поясу до висоти 400 м над рівнем моря. Типовими біотопами є луки, грабові, грабово-букові, букові ліси, рідко мішані. Поширений у вологих і навіть сухих ґрунтах. За даними А. Зічі (Zicsi (1959 b), вид заселяє оброблювані ґрунти. І. Зайонц (Zajonc, 1981) знаходив цей вид в орному ґрунті. Особини виду можуть бути поширені в глибоких глинистих горизонтах де прокладають ходи, а тому їхня зустрічність дуже низька. А. І. Зражевский (1957) виявив вид у чистих насадженнях ялини в урочищі Магура. Автор зазначає, що ґрунтоутворювальна роль цього виду в місцях його розмноження така, як і в усіх підстилкових дощових черв'яків, що живуть у лісовій підстилці. А. І. Зражевський (1957) не зміг довести, що цей вид належить до нижньої ярусної морфо-екологічної групи і його потрібно було віднести до морфо-екологічного типу, що живиться на поверхні. Без сумніву, особини виду відкладають яйцеві кокони в їхніх нірках, які є притулком від хижаків.

Рід EISENIELLA Michaelsen, 1900

***Eiseniella tetraedra tetraedra* (Savigy, 1926)**

Космополітний вид. *Eiseniella tetraedra* являється масовим видом у Європі, Азії, Північній Америці (10, 61, 82, 145,175, 187, 193, 195, 203, 208, 221). Вид належить до морфо-екологічної підстилкової групи. *Eiseniella tetraedra tetraedra* – амфібіотичний вид, який поширений далеко за полярним колом (179, 213). Він найбільше поширений у Європі, Азії та Північній Америці (10, 61, 82, 145, 175, 183, 193, 195, 203, 207, 208, 213, 221). *E. tetraedra tetraedra* – партеногенетичний поліплоїдний вид.

Каріологічні дослідження космополітного виду проводилися у Великій Британії, Італії, Туреччині, Франції, Фінляндії та Норвегії. Встановлено, що

Буценко Л. В. Іванців В. В.

вид представлений три- (3n = 54) і тетраплоїдною (4n = 72) расами (165, 166, 169, 170, 205, 207).

У межах України каріологічні дослідження проводили С. В. Межжерін, Коцюба і ін. (44, 2010). Ці науковці встановили, що в Україні поширені три-, тетраплоїдні підвиди, й у всіх випадках триплоїди були домішкою щодо тетраплоїдів. Аналіз мінливості кількісних ознак особин в біоценозах показав, що *E. tetraedra* містить поліклонові й гетерваріабельні популяції з високою морфологічною різноманітністю. С. В. Межжерін, А. В. Гарбар, Р. П. Власенко зазначали, що рівень різноманіття знижуються в містах у порівнянні з сільською місцевістю. Зокрема, клони різних географічних популяцій у межах кожної вибірки мають свої відмінності. Клони географічно віддалених вибірок відрізняються менше, ніж клони в межах популяції.

Поліклональна гіперваріабельність популяцій *E. tetraedra* представлена надзвичайно високим рівнем генетичного різноманіття (3,7 особини на клон), який в урбанізованих популяціях нижчий, ніж у природних. Клони в *E. tetraedra* можна поділити на одиничні й масові. Крім того, спираючись на морфологічний аналіз, встановили, що внутрішньопопуляційна мінливість *E. tetraedra* значно перевищує географічну (Межжерін, Коцюба і ін. (44, 2010)).

Eiseniella tetraedra найчастіше заселяє сирі вільшаники, заболочені ділянки заплав, береги ставків, струмків, болота, торфовища, підмоклі пасовища і луки, гниючу мокру підстилку листяних лісів.

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

E. tetraedra f. tetraedra

Типова форма, яка тяжіє до лісової зони. Амфібіотичний вид. Під час розбирання підстилки потурбована особина перестає рухатися, може витягуватись, імітуючи фрагменти органічних решток і прилипати до листкової пластинки. Якщо її повторно потурбувати, вона швидко рухається і ховається під листки або різні щілини. Певним пасивним захистом слугує пігментація тіла, що імітує черешки листя. Оселення особин виду серед рослинних решток і на поверхні ґрунту сприяє поширенню їх птахами. Вид поширений у свіжих дубравах, субдубравах та суборах. Цю особливість поширення можна пояснити використанням організмами конденсованої вологи. Зазначимо знаходження цього виду у вологих оброблюваних ґрунтах із різним гранулометричним складом та на луках і в парках. Вид надає перевагу легким ґрунтам. Найнижча кислотність ґрунту, в якому вони поширені, становить pH 3,5.

У затопленому водою ґрунті відбувається перехресне осіменіння сперматофорами та відкладання яйцевих коконів. У водному середовищі вони розмножуються. Ця форма деякий час може жити і в ґрунті, який не залитий водою, але насичений нею. При зниженні вологості ґрунту особини можуть мігрувати в нижні горизонти ґрунтового профілю до 70 см (Зражевський, 1957). Можна, без сумніву, вважати, що ці організми надають перевагу гігроморфним ґрунтам. Вони формуються в умовах тривалого поверхневого застою води. У таких біогеоценозах залягання ґрунтових вод не глибше від трьох метрів. Капілярна кайма може сягати поверхні ґрунту. Проте наявні різні думки щодо формування гідроморфних ґрунтів. І. І. Назаренко вважає, що такі ґрунти формуються під впливом постійного надлишкового зволоження.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

В. А. Ковда зазначає, що гідроморфні ґрунти формуються в умовах надлишкового зволоження в порівнянні з плакорними територіями цієї зони зволоження. Причинами такого явища науковець вважає: високий рівень ґрунтових вод чи періодичне їх підняття; поверхневий застій атмосферних опадів; періодичне формування верховодки; періодичне затоплення паводковими водами в межах річкових долин. Ми звернули увагу на формування гідроморфних ґрунтів тому, що фактор зволоження в цьому випадку є імперативним чинником. Власне, провідна роль у формуванні специфічних ознак гідроморфних ґрунтів належить відновним умовам. Від їхньої інтенсивності залежать межі відновлення залізо- та марганцевмісних речовин і перехід у рухомі форми. Це спричинятиме їх вимивання або утворення вторинних мінеральних речовин, у яких акумулюються залізо- та марганцевмісні сполуки. Потрібно зазначити, що цей чинник сприяє формуванню ґрунтів.

Eiseniella tetraedra intermedia **(Černosvitov)** є малопоширеними підвидами, проте перший поширений більше. Їхня екологія і біологія відповідає *E. tetraedra tetraedra*. Трапляються в тих самих біогеоценозах, що і *E. tetraedra tetraedra*.

Eiseniella tetraedra f. hercynia Michaelsen, 1890

Eiseniella tetraedra f. hercynia поширена мало в порівнянні з попередньо описаною формою. Біотопами цієї форми є гідроморфні ділянки заплавних лісів. Для них властиві вологі або мокрі ґрунти. За гранулометричним складом це мулисті ґрунти зі значною кількістю детриту різного ступеня розкладу та листяного опаду.

Буслєнко Л. В. Іванців В. В.

Eisenia fetida (Savigny, 1826)

Eisenia fetida відомий під такими назвами, як гнойовий черв'як, тигровий черв'як. Вид пристосований до різних середовищ. Домінантним чинником оселення потрібно вважати наявність великої кількості органічного субстрату, який підданий розщепленню бактеріями і грибами. Ми відзначили оселення *Eisenia fetida* в гниючих стволах дерев, у колодах, гілляках, що містяться по берегах гірських потоків та річок. У біотопах зі значним накопиченням підстилки на схилах оселяються гнойові черв'яки. Зазвичай, цим біотопам властива велика відносна вологість підстилки. Вона сягає 80 %, а температура всередині рослинного матеріалу – не менше ніж 17° С. Власне в таких біотопах відбувається первинна трансформація бактеріями і грибами. Типовими біотопами цього виду є гнойові кагати, які розміщені біля тваринницьких ферм, а також органічне сміття населених пунктів. Рідко особини виду трапляються на пасовищах. Цей черв'як веде цілком підземний спосіб життя, дуже рідко вибирається на поверхню, подібно до *Lumbricus rubellus.*

З біологічних особливостей відзначимо температурний режим. Ми вважаємо, що оптимальний температурний режим для *Eisenia fetida* коливається в межах 20–25° С. Ембріональний розвиток особин і вихід у ґрунтове середовище сягає 21 добу. Постембріональний розвиток до досягнення фертильного стану може коливатись у межах 60–90 діб. Потрібно зазначити, що в яйцевому коконі може бути від двох до 20 яєць. За весь період життєвого циклу одна особина продукує 200–400 особин за один рік.

Фертильні особини мають здатність виділяти жовтувату їдку рідину, яка слугує хімічним захистом від хижаків.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

Eisenia fetida найчастіше трапляється біля господарських будівель у гниючому смітті, компостах, рідко в гумусному горизонті оброблюваних ґрунтів, які у своєму складі мають великий вміст нерозкладних органічних решток. У лісових ґрунтах Карпат зайнятих листяними, мішаними та хвойними лісами вид рідкісний (Зражевський, 1957; Zajonz, 1981). Проте в ярах ми неодноразово відзначали знахідки олігохет у гниючих стовбурах дерев та пеньках. Численними вони були під корою гниючих дерев, у заглибинах дерев, які утворилися в місцях розходження гілля. В Карпатах особини виду заселяють мохи та підстилку глибоких ровів, береги гірських потоків та річок.

Ще в 1960 р. О. В. Чекановська відносила цей вид до типових поселенців компостів, парників, кагатів гною, де їхня чисельність може сягати понад тисячу на 1 м^2. Цей вид майже не трапляється на полях та городах. Навіть значне внесення гною на поля та городи не сприяє формуванню локальної популяції *Eisenia fetida*. Всі особини гинуть через низьку вологість та значні коливання температури ґрунту. Крім того, вид нездатний переходити до облігатної чи факультативної діапаузи, мігрувати в нижні горизонти ґрунту. *Eisenia fetida* вимоглива до органічних решток. Вони мають бути у вигляді нагромадження з великим вмістом клітковини й попередньо оброблені грибами.

Серед усіх підстилкових видів *E. fetida* енергійно піддає трансформації органічні рештки. Звичайно цьому сприяє система адаптацій травної системи та симбіотичні зв’язки з бактеріями й грибами.

Вид синантропний. Крім трансформації органічної речовини, він виконує і негативну роль, оскільки бере участь як проміжний, так і додатковий господар багатьох біогельмінтів.

Коленко Л. В. Іванців В. В.

Eisenia andrei **Bouche, 1972**

Eisenia andrei – червоний каліфорнійський черв'як. Триплоїдний вид. Його відносять до апоміктичних організмів. Зародок розвивається без запліднення внаслідок порушення попередніх етапів статевого розмноження. В дощових черв'яків апоміксис проявляється у формі партеногенезу.

Eisenia andrei в порівнянні з *E. fetida* різниться багатьма параметрами. Йому властива висока плодючість, він має здатність відкладати кокон через 6–7 днів. Кількість яєць у коконах може варіювати у великих межах – від двох до 15-ти. Ембріональний і постембріональний розвиток триває в межах трьох місяців і наступає фертильний період. Їм властиво швидко збільшувати біомасу популяцій. За плодючістю вид переважає *E. fetida* в десятки разів. Тривалість їхнього життя теж вища в кілька разів. Фертильні особини досягають довжини тіла до 80–90 мм, діаметр – 3–5 мм. Маса дорослої особини сягає більше ніж 1 г. Згідно з літературними даними (Смоленцев В. Б. і ін., 2004; Терещенко П. В., 1998; Beschi A. De Baetselier P., Biley M, 2002; Brunniger B.,Viswanathan R., Beese F., 1994; Cotuk A., Dales R. P., 1984; Gunadi B., Edwards C. A., Blount C., 2003), параметри оптимальних умов такі: температура 21–25° С, відносна вологість – 70–80 %, актуальна кислотність середовища – pH 6,8–7,4.

Відзначимо здатність *E. andrei* адаптуватися до різних видів органічних сполук. *Eisenia andrei* властивий широкий спектр живлення органічним субстратом. Вони здатні трансформувати різні органічні відходи сільського господарства й промисловості: різні види гною, пташиного посліду, відходи рослинництва, органічне побутове сміття, мул комунальних стічних вод, побічні продукти м'ясо-молочної промисловості, відходи переробки овочів і

Буценко Л. В. Іванців В. В.

фруктів. Крім того, можуть трансформувати відходи текстильних фабрик і масложиркомбінатів і сприяють синтезу гумусних сполук.

Засновник вермикультивування біогумусу доктор Томас Барретт (Thomas J. Barrett) на фермі «Earthmaster Farms» з 1937-го до 1950 року, зібрав багатий матеріал, який послужив основою для переконування садівників, фермерів та інших землевласників у цінності й потенційному значенні дощових черв'яків в агровиробництві. У своїх роботах доктор Барретт вказував, що, використовуючи гумус, отримав високі врожаї. Наведемо врожайність лише окремих культур: картоплі – понад 100 т/га, цибулі – понад 80 т/га. Все це було вирощено «Earthmaster Farms» з використанням популяції дощових черв'яків *Eisenia andrei*. Дощові черви та інші сапрофаги спричиняють фрагментацію рослинного матеріалу. Це зумовлює збільшення загальної поверхні його і тим самим сприяє масовому розмноженню мікроорганізмів. Власне у травній системі дощових черв'яків фрагментована органічна маса піддається зволоженню. Цей чинник створює оптимальні умови для масового розмноження мікроорганізмів.

Мікрорганізми беруть активну участь у розчепленні біологічних полімерів. Зокрема, *Bacillis agglomeratus* мають здатність виділяти в середовище дуже активні ферменти. Завдяки їм відбувається швидке розщеплення білків і інших азотистих сполук. Під час розкладу білків амоніфікатори гідролізують їх з допомогою протеолітичних ферментів, утворюючи амінокислоти (Кретович, 1971). Дощові черв'яки синтезують вітамін D і вітаміни B (B_1, B_2, B_{12}). Окислювальні групи ферментів, що їх виділяють дощові черв'яки, збагачують грунт біологічно активними речовинами (ауксинами, гіберелінами).

Отже, здатність *Eisenia fetida* трансформувати рослинні і тваринні

решткиє однією з найбільш важливих властивостей серед безхребетних сапрофагів. Власне вид посідає панівне місце в процесі в мінералізації органічних решток. Процес фрагментації відбувається в м'язовому шлунку за посередництвом крупного, середнього, дрібного піску. Подальший процес розчеплення органічних решток відбувається завдяки ферментам травної системи та системи мікроорганізмів (анаеробних бактерій). Органічні рештки, які потрапили в організм каліфорнійського червоного черв'яка, використовуються приблизно на 40 % у процесі життєдіяльності, 60 % виводиться з організму у вигляді копролітів.

Eisenia andrei прокладають вертикальні й горизонтальні ходи, які вкриті білковими виділеннями шкірно-м'язового мішка, тим самим змінюючи їхні властивості. Це сприяє регулюванню газообміну і відносної вологості. Вид у процесі життєдіяльності має здатність акумулювати в тканинах важкі метали. Значна їхня роль у нагромадженні в організмах гідрофобних ароматичних та галогеноватих гідрокарбонатів (Belfroid A et al., 1994, 1995a). Особини виду можуть бути індикаторами забруднення довкілля.

Вагому роль у трансформації мортмаси відіграють ґрунтові гриби. Всі вони є аеробними організмами. Можна вважати, що ґрунтові гриби представлені великою екологічною групою, яка бере участь у мінералізації органічних решток рослинного та тваринного походження й утворенні ґрунтового гумусу. Поверхня гіфів грибів під час контакту з мортмасою виділяє у зовнішнє середовище ферменти, які здійснюють лізис.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

Eisenia submontana (Vejdowskys, 1875)

Важливий вид у біоценозах гірсько-лісової зони Карпат. Особини виду відзначаються активною локомоцією. Мають здатність повзати по стовбурах дерев і високо підніматись по них, а в сприятливих умовах жити на розщілинах гілок. Найчастіше вид трапляється під корою дерев, у мохах. У горах можна натрапити на нього на висоті до 1450 м н. р. м.

Вологолюбний вид. Заселяє мокру або сиру гниючу деревину. По ситоподібних трубках прокладає поздовжні ходи. Завдяки активній локомоції та пристосуванню до повзання по корі може жити в розщілинах гілляк та гниючих пеньках і стовбурах дерев. Є особливим компонентом ґрунтоутворення в лісових масивах Карпат.

Вид має здатність переносити дрібнозем і формувати структурований перегнійний шар ґрунту на поверхні оголених кам'янистих схилів. Особини виду заповнюють пустоти щебеневого й пісковикового горизонтів, які утворилися після деградації ґрунтового покриву, чорноземом. Це сприяє формуванню «висячих ґрунтів», а згодом рослинних асоціацій на них. Останні слугують місцем проростання насіння ялини. Таким природним способом іде відновлення хвойних рослин. Звичайним явищем у Карпатах є розклад повалених стовбурів хвойних порід безхребетними тваринами (ґрунтовими нематодами, олігохетами, багатоніжками, комахами).

Здатність до повзання по деревах, розмноження під корою дерев і пеньків могло виникнути лише в специфічних умовах гірсько-лісового середовища, де не тільки постійно спостерігається висока вологість повітря, й випадає велика кількість опадів (понад 1000 мм). Власне тим можна пояснити відсутність цього виду в інших регіонах України.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

Eisenia spelaea (Rosa, 1901)

Вид належить до нірникової морфо-екологічної групи. Малопоширений вид, відомий для Карпат і Альп. Поширення в Карпатах сягає субальпійського поясу, тобто до 1600 м н. р. м. Типовими біогеоценозами *E. spelaea* є високогірні полонини та задерновані схили і береги гірських потоків, річок та перші їхні тераси.

E. spelaea заселяє дерново-буроземні ґрунти, буроземи кислі, рідко дерново-буроземні гірсько-лучні ґрунти з високим вмістом гумусу. В дерново-буроземних ґрунтах гумусовий горизонт або його верхня частина містить 5–10 % гумусу. Крім того, має великий вміст обмінно-поглинальних основ. Звичайно, це створює сприятливі властивості гумусового горизонту для *E. spelaea.*

Ці ґрунти формуються переважно під трав'янистою рослинністю, рідко під лісовою. За фізико-хімічними властивостями поділяються на кислі і насичені. Дерново-буроземні кислі ґрунти за своїми фізико-хімічними властивостями наближаються до буроземів кислих. Тоді, як другі мають великий вміст обмінно-поглинутих катіонів Ca^{2+}, Mg^{2+} і слабокислу актуальну кислотність (pH 5–6).

За гранулометричним складом *E. spelaea* надають перевагу суглинковим глинистим ґрунтам. Вони відіграють важливу роль в утворенні дерново-буроземних ґрунтів прохолодного (лісового), помірно холодного (лісового), холодного (субальпійського) термічних поясів.

Eisenia lucens (Waga, 1857)

Це великі ґрунтово-підстилкові олігохети. Поширений вид у гірсько-лісовій зоні Карпат. Заселяє біотопи, багаті на органічні рештки – гниючі

Буценко Л. В. Іванців В. В.

стовбури дерев, пеньки, мохи, а також органічні рештки, які містяться біля стовбурів дерев. Має здатність повзати по деревах.

Відіграє важливу роль в утворенні ґрунту в лісових масивах Карпат. Має здатність транспортувати дрібнозем, чим сприяє формуванню верхнього горизонту ґрунтового профілю. Немаловажне його значення у формуванні «висячих ґрунтів». Заселяє біогеоценози прохолодного (лісового), помірно холодного (лісового), холодного (субальпійського) термічних поясів і сягає висоти 1450–1500 м н. р. м.

Поширений у біогеоценозах лук, листяних, хвойних та мішаних лісів. Проте віддає перевагу лукам, хвойним лісам. Дещо нижча його чисельність в мішаних лісах. Особини *Eisenia lucens* відсутні в агроценозах, печерах, тобто в тих біогеоценозах, де немає відповідної трофічної бази, а саме: вологої гниючої деревини чи відмерлих частин кореневої системи трав'янистих рослин. Цей вид – гідрофіл, що є одним з небагатьох чинників, які сприяють його поширенню. Вологість (сира і мокра) біотопу забезпечує грибам первинне розщеплення субстрату. Подальша трансформація органічних решток відбувається у травній системі дощових черв'яків за участю симбіонтів (бактерій, грибів). У первинно розщепленій деревині дощові черв'яки проникають під кору, де фрагментують її. Ми виявили їх під мохом і навіть знаходили між корою дерев і ґрунтом. Інколи вони проникають глибоко в стовбур дерева. Найчастіше перебувають у смерекових деревах. У всіх видів гниючих дерев ми знаходили *E. lucens*.

Вид поширений у ґрунтах з різним гранулометричним складом. Проте надає перевагу глинистим, кам'янистим, піщаним, рідше суглинковим ґрунтам. Поширений у буроземах, підзолистих ґрунтах.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

Eisenia nordenskioldi (Eisen, 1879)

Вид отримав значне поширення в північно-східних і північних районах Російської Федерації, особливо в Сибіру й на Уралі.

Належить до ґрунтово-підстилкової морфо-екологічної групи. Азійський вид. Його ареал охоплює східну й південно-східну частини Руської рівнини. За даними О. В. Жукова, О. Є. Пахомова, О. М. Кунах (2007), вид поширений у степовій зоні. Звичайним є у байраках і заплавах рік, проте відсутній у плакорах. Основний ареал виду займає азійську частину Російської Федерації. Цей вид об'єднує диплоїдну та декілька поліплоїдних рас. Це один з небагатьох видів, який трапляється в районах вічної мерзлоти (Всеволодова-Перель, 1988).

Вид можна віднести до евритопного, оскільки він має велику здатність адаптуватися до різних екологічних чинників. Черви середнього розміру. В окремих біоценозах Сибіру можуть досягати до 23 см довжини. Вологолюбний вид. Поширений в ґрунтах, листяних і мішаних лісах, а також у степу та на берегах річок, струмків, потоків. Їхня екологічна ніша має містити велику кількість органічних решток. Трапляється в ґрунтах листяних і вологих лісів (Петров, 1939; Светлов, 1937). Поширений у дубняках заплав. При мінералізації лісової підстилки черв'яки можуть перебувати на глибині до 40–45 см. У разі наявності лісової підстилки черв'яки можуть розміщуватися в ферментативному горизонті. За даними А. І. Зражевського (1957), їхня біологія тісно пов'язана з різними видами повеней річкових систем. Можна припустити, що заплавні тераси сприяють їхньому масовому розмноженню. Для сприяння підвищенню продуктивності вологих лісових біоценозів вид можна інтродукувати. В Україні *Eisenia nordenskioldi* поширений у лісостеповій та степовій зонах.

Вусленко Л. В. Іванців В. В.

Eisenia balatonica (Pop, 1943)

Особини виду вирізняються активною локомоцією. Їх можна віднести до гідрофільного виду. А. І. Зражевський (1957) відносить їх до «земноводних» організмів. Звичайними біотопами є болотно-мулисті ґрунти, вкриті тонким приповерхневим шаром води. Відзначимо домінування *Eisenia balatonica* в болотистих ґрунтах (важкі суглинки). Інколи вони перебувають у прибережних ділянках серед верболозів у товщі підстилки, яка покрита тонким шаром повеневого мулу. Eisenia balatonica поширена в прибережній густій сітці корінців верб, які постійно зволожуються водою.

Рід *OCTOLASION* (Öerley, 1885)

Octolasion lacteum (Öerley, 1885)

Octolasion lacteum – власне ґрунтовий верхньоярусний кальцефільний вид, який є «показником вапняку» (Гиляров, 1965). Віддає перевагу ґрунтам, що мають високий вміст катіонів Ca^{2+}, Mg^{2+} та діапазон актуальної кислотності яких варіює від слабокислої до слаболужної (Іванців, 2007).

Найбільш сприятливі умови для розвитку популяцій виду представлені в західному регіоні України. Вид значно поширений у біогеоценозах всіх природно-географічних зон. Зазначимо, що його чисельність і біомаса зменшується із заходу на схід, із півночі на південь. Це зумовлено вологістю ґрунтового профілю, температурним режимом, рослинним покривом.

Типовими біотопами є береги річок, струмків, потоків, ставів, боліт та мочарів. У західному регіоні України є одним з домінантних видів. У Правобережній Україні *O. lacteum* рідко трапляється у степовій зоні. Його поширення зв’язано з інтразональними ґрунтами.

Буденко Л. В. Іванців В. В.

Важливою адаптацією до тимчасового перебування люмбрицидів у водному середовищі є наявність густої сітки кровоносних капілярів у шкірно-м'язових покривах. Крім цього, вони роблять коливальні рухи задньою частиною тіла. Це дає можливість підтримувати належний парціальний тиск газів в організмі.

Ґрунтові олігохети можуть тривалий час перебувати у воді. В. М. Беклемішев і І. А. Четиркіна (1935) вважали, що люмбрициди найдовше живуть у водному середовищі під час весняних повеней і мало – під час літніх. Найбільшу тривалість життя люмбрицидів у водах весняних повеней вони пояснювали великим вмістом кисню, розчиненого у воді, а критичний стан сапрофагів ґрунту, які опинилися у літньому паводку, зумовлений інтенсивним споживанням кисню всіма організмами. Створення такої екологічної ситуації спричинене зростанням температури, зниженням розчинності кисню у воді та зростанням окисних процесів розчинених органічних сполук.

У процесі еволюції сформувалися різні стратегічні напрями адаптацій люмбрицидів до виживання у статичних водоймах протягом вегетаційного періоду. Однією з таких адаптацій є густа мережа кровоносних капілярів у шкірних покривах люмбрицидів. У разі зниження вмісту O_2 в астатичних водоймах люмбрициди, як і енхітреїди, задньою частиною тіла постійно здійснюють коливальні рухи, що дає їм можливість підтримувати належний газообмін в організмі.

Протилежною за характером є адаптація, спрямована на понижений обмін речовин та малу кількість споживаного кисню. Мала концентрація розчиненого кисню у водному середовищі слугує сигналом тригерної системи до переходу організму на більш ощадний режим обміну речовин.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

В. К. Балуєв (1959) вперше відзначив здатність *O. lacteum* до педотурбації ґрунту, що має особливе значення для заплавних алювіальних ґрунтів. Г. Франц (Franz, 1950) констатував, що це пов'язано з особливостями живлення. Вид живиться переважно органічними речовинами, уникаючи рослинного опаду, чим і пояснюється інтенсивна його діяльність із педотурбації ґрунтових частинок.

Вид поширений у різних типах ґрунтів: дерново-підзолистих, дерново-карбонатних, сірих лісових, буро-сірих лісових, темно-сірих опідзолених, чорноземах опідзолених, чорноземах типових вологих, алювіальних, лучних, лучно-болотних.

За нашими даними, вид надає перевагу вологим супіщаним, легкосуглинковим, середньосуглинковим, важкосуглинковим ґрунтам. Іноді він мешкає на легких глинах. Місце перебування виду – у верхніх шарах скелетних ґрунтів, які складаються переважно з вивітрених уламків щільних порід, змішаних із дрібноземом. Часто *O. lacteum* перебуває під шаром підстилки в лійкоподібних, лінзоподібних пониженнях на глиняних ґрунтах, де вони нечисленні. Найбільша чисельність виду відзначена в алювіальних ґрунтах.

Типовими біотопами є вологі луки, пасовища, підстилка, гниючі дерева, мохи листяних та мішаних лісів, яри, береги річок, струмки, водосховища. Вид рідко трапляється в оброблюваних ґрунтах. Під час обробітку ґрунту значною мірою відбувається флуктуація едафічних факторів (вологість, температура, вміст гумусу, азоту, фосфору, калію), що негативно впливає на вид загалом. Його можна віднести до мезогідрофілів. В умовах достатньої вологості, легких і середніх суглинкових ґрунтів цей вид

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

дощових черв'яків серед інших безхребетних тварин – один із важливих ґрунтоутворювачів.

О. Графф (Graff, 1953) уперше відзначив залежність поширення виду від вологості. Домінує в сирих, вологих ґрунтах, рідше трапляється у свіжих та мокрих.

Octolasium lacteum надає перевагу ґрунтам, які мають у своєму складі великий вміст катіонів Ca^{2+} й актуальну кислотність, близьку до нейтральної (Всеволодова-Перель, 1997). За даними В. В. Іванціва (2007), цей вид заселяє ґрунти з актуальною кислотністю 5,4–7,2. Зазвичай особини виду поширені в біоценозах, що сформувалися на карбонатних материнських породах (лесах, крейді, вапняках). Цим можна пояснити значне поширення *O. lacteum* у Правобережній Україні.

Щодо гранулометричного складу, то *O. lacteum* надають перевагу супіщаним, суглинковим, рідше глинистим і кам'янистим ґрунтам. Дещо рідше трапляються в піщаних ґрунтах. Що стосується типів ґрунтів, то цей вид приурочений до підзолистих, лучних, бороземних ґрунтів. У чорноземах трапляється рідко. Заслуговує на увагу той факт, що чисельність і біомаса *O. lacteum* є висока в агроценозах (городи).

Octolasion lacteum надає перевагу ґрунтам, сформованим на крейдяних і вапнякових осадових відкладах. Г. Фюллер (Füller, 1952, 1953) відзначаючи поширення виду, прийшов до висновку, що він може заселяти сухі і свіжі ґрунти за наявності високого вмісту вуглекислого кальцію в них. На нинішній час пояснення цьому явищу немає.

В умовах легкого гранулометричного складу ґрунту й оптимальної вологості *O. lacteum* – один із важливих ґрунтоутворювачів. Він є активним педотурбатором і типовим жителем гумусного горизонту.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

Octodrilus transpadanum (Rosa, 1884)

Вид належить до нірникової морфо-екологічної групи, кальцефіл. На Українському Поліссі дощові черв'яки виявлені в різних біотопах: листяних і мішаних лісових насадженнях, пасовищах, меліоративних каналах, лучних заплавах річок, по периметру боліт, у заростях верболозу, вільшаників. У межах Лісостепової зони дощові черв'яки поширені в дібровах, зокрема заплавних дібровах (в понижених вологих ділянках лісу), ярах, балках, глибоких річкових долинах, у густих заростях верболозу, болотистих ділянках заплавних лук, агроценозах, а в степовій зоні – в заплавах річок, у ярах, покритих лісом. У Карпатах *O. transpadanum* поширений в улоговинах, по берегах струмків, біля мочарів (до 600 м н. р. м.). К. К. Фасулаті, П. Ф. Шурдюк [158] вказують на знаходження виду в торфовому болоті в міжгір'ї Карпат.

Мозаїчне поширення *O. transpadanum* значною мірою залежить від поширення флішових відкладів, що мають високий вміст катіонів Ca^{2+}, Mg^{2+}. У Карпатах вид поширений у біогеоценозах дубових, дубово-букових, букових лісів низькогірського поясу. Дуже рідко трапляється в біогеоценозах мішаних лісів і відсутній у хвойних лісах. Структура комплексу ґрунтових олігохет, до якої входить *O. transpadanum,* представлена такими видами дощових черв'яків: *Dendrobaena byblica, Fitzingeria platyura montana, Lumbricus polyphemus, Octodrilus lissaense, Helodrilus cernosvitov*. Висотне поширення виду може сягати понад 1000 м н. р. м.

У зонах мішаних лісів (Поліссі), лісостеповій та степовій зонах *O. transpadanum* заселяє лучні біогеоценози, рідше заплавні луки. Зазначимо, що в зоні мішаних лісів у місцях виходу на поверхню крейдяних відкладів сформувалися дерново-карбонатні ґрунти. Вони виявилися найбільш

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

придатні для розвитку виду. Комплекси дощових черв'яків представлені двома видами *O. transpadanum, O. lacteum*. Перший у пробах становив 94,2 %. Важливим чинником формування цього комплексу дощових черв'яків слугує наявність високого вмісту катіонів Ca^{2+}, Mg^{2+} у ґрунтах та нейтральної або слаболужної актуальної кислотності.

Octodrilus transpadanum є типовим гідрофільним видом, тому його поширення залежить від глибини залягання ґрунтових вод або розміщення біотопів біля водойм.

Стосовно гранулометричного складу ґрунтів, то черви надають перевагу суглинковим ґрунтам. Рідко вони заселяють глинисті й піщані ґрунти. Щодо вибору типів ґрунтів, то їх можна віднести до еврибіонтних організмів. Вони заселяють лучні грунти, чорноземи, буроземи, дерново-підзолисті, дерново-карбонатні ґрунти. Найбільш сприятливі умови для їхнього поширення в західному регіоні, зокрема у Волинському та Малому Поліссі.

***Octodrilus lissaensis* (Michaelsen, 1891)**

Належить до середньоярусної нірникової морфо-екологічної групи. Малопоширений вид. Типовими біотопами виду є букові ліси, луки. Менш поширений у мішаних та ялино-смерекових лісах. Типовий калькофіл низькогірського поясу Карпат. З усіх відомих нам видів дощових черв'яків Правобережної України, зокрема Карпат, в *Octodrilus lissaensis* діапазон актуальної кислотності ґрунтів, у яких вони живуть, коливається в межах pH 6,0–8,1, тобто від слабокислої до лужної реакції.

Власне їхні біотопи відзначаються високим вмістом вуглекислого кальцію. Вид надає перевагу суглинковому ґрунту і заселяє свіжі, вологі та сирі ґрунти.

Вуленко Л. В. Іванців В. В.

Зазначимо, що *Octolasium lissaense* активний у гумусовому горизонті. Проте живиться й органічними рештками підстилки.

Octodrilus complanatum (Dugès, 1828)

Вид належить до морфо-екологічної групи верхньоярусних нірників. Малорухливі ґрунтові олігохети. Типовими біотопами виду є мішані ліси. В Карпатах трапляється в мішаних і хвойних лісах на висоті до 750 м н. р. м. А. І. Зражевський (1957) вказує домінування особин виду в лісостепових ґрунтах. Вид надає перевагу суглинковим ґрунтам, а в Карпатах домінує в суглинкових буроземах.

Спостерігається певна приуроченість його представників до легких суглинкових буроземів. Проте заселяють вони і важкі ґрунти. Вологолюбний вид.

А. І. Зражевський (1957) вважає, що ці черв'яки найбільше поширені в лісових біогеоценозах. Вони великі, рухливі. Особливо великі в Українських Карпатах. Частіше за інших виходять на поверхню і можуть пересуватися по поверхні ґрунтів. А. І. Зражевський (1957) відзначає значну локомоцію їх по поверхні ґрунту узлісся Тростянецького дендропарку.

Науковець вважає, що вид надає перевагу типам світлих лісів, де трапляється під дубово-ясенево-кленовими і грабовими насадженнями, під насадженнями берези, ялини (на чорноземах), вільхи чорної і в різних змішаних насадженнях, особливо, якщо в підліску наявна жовта акація. В Карпатах трапляється під мішаними і чистими насадженнями ялини на буроземах. Спостерігається приуроченість до легких ґрунтів, як і *A. caliginosa*, але розглядуваний нами вид зустрічається і на більш важких ґрунтах. Враховуючи його великі розміри та порівняно широкий діапазон

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

зустрічності, *Octodrilus complanatum* можна рекомендувати для проведення інтродукції, щоб підвищити продуктивність біоценозів.

Dendrodrilus subrubicundus (Eisen, 1874)

Вид належить до підстилкової морфо-екологічної групи. Біотопами слугують нагромадження гниючих решток: сміттєві кагати, органічне сміття трав'янистих, дерев'янистих рослин, добре згноєні городи та поля. Цей вид вперше в Україні знайшов і описав А. І. Зражевський (1952) у заплавах та поливних лісопаркових насадженнях Асканії-Нової. У Карпатах вид трапляється рідко. Найчастіше його можна побачити в мохах та гниючій деревині бука. За даними О. П. Атлавініте (1975), у Литві вид поширений на берегах великих водойм (озер). Можливе перебування виду поблизу жител у вологих і сирих біотопах, але він уникає відкритих ділянок. Надає перевагу ґрунтам з легким гранулометричним складом і заслуговує уваги як гумусоутворювач.

Вологолюбний вид.

Dendrodrilus rubidus rubidus (Savigny, Savigny, 1826)

Вид належить до ґрунтово-підстилкової морфо-екологічної групи і трапляється в різних біогеоценозах. За даними К. Каспчака (1986), вид поширений на луках, пасовищах, на берегах рік, озер, водосховищ, а також у підстилці листяних і хвойних лісів. У Словаччині вид поширений на полонинах, а також у підгірних районах Карпат.

В окремих популяціях їхня зустрічність сягала 17 %, а іноді – 19 %. *D. rubidus rubidus* заселяють листяні, мішані та хвойні ліси. Їхня зустрічність

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

у пробах сягала 17 %, 14 % і 12,3 % відповідно. Найменше їх виявлено в чорноземах.

У поширенні виду велике значення має вологість ґрунту. За ставленням до вологи його можна віднести до гідрофілів. *D. rubidus rubidus* поширений у біоценозах із мокрим, сирим, рідше вологим, свіжозволоженим ґрунтом. У свіжих ґрунтах їхня чисельність найвища, а в сухих вони відсутні. За гранулометричним складом вид надає перевагу легким ґрунтам. Висока зустрічність його припадає на зв'язнопіщаний, супіщаний, кам'янистий ґрунти, рідко трапляється у суглинкових та глинистих. Найвища зустрічність виду у підзолистих ґрунтах. Можна стверджувати, що цей вид притаманний до лісових біогеоценозів та передгірних лук.

Значною є роль *D. rubidus rubidus* у розщепленні високомолекулярних сполук (дерев, чагарників та трав'янистих рослин).

Dendrodrilus rubidus tenuis (Eis.)

Вид належить до підстилкової морфо-екологічної групи. Поширений далеко на північ. Трапляється на місці вирубаних лісових масивів, а також на луках. Рідко оселяється у верхньому ґрунтовому горизонті берегів річок, потоків та струмків. Трапляється під корою листяних порід, рідко сосни, у заплавних лісових насадженнях. А. І. Зражевський (1957) вказує, що типовими місцями поселення виду є гниючі рештки пеньків. Чисельність цього виду зростає на вирубках, але згодом у міру перегнивання зрубових решток поступово знижується. У спілих насадженнях листяних лісів *D. rubidus tenuis* трапляється рідко (Перель, 1979). У Правобережній Україні його поширення значною мірою залежить від вологості ґрунтів, гранулометричного складу, типів ґрунтів, біогеоценозів. Найбільш

Буценко Л. В. Іванців В. В.

сприятливі едафічні умови в західному регіоні України. Рідко трапляється в степовій зоні Правобережної України.

Типовими біотопами слугують підстилка листяних лісів, трухляві стовбури дерев та пеньків, органічні рештки, торфово-перегнійні рештки деревини, торфово-перегнійний ґрунт вільшаників. Можна вважати, що цей вид живиться дерев'янистими, рідко трав'янистими рештками. Окрім того, поширений на луках, пасовищах, рідше – на оброблюваних ґрунтах, утворених на місці лісових насаджень. Домінують олігохети на торфово-перегнійних ґрунтах вільшаників. Поселяється на ґрунтах з легким гранулометричним складом та багатих на органічні рештки, які не були піддані розщепленню тваринами-сапрофагами. Вид надає перевагу вологим та сирим ґрунтам, меншою мірою свіжим та мокрим, уникає сухого ґрунту.

Цей підстилковий вид приурочений безпосередньо до решток дерев'янистих рослин і є важливим чинником у синтезі гумусових сполук на лісосіках та старих лісових насадженнях (Зражевський, 1957).

Dendrobaena byblica (Rosa, 1893)

Вид належить до ґрунтово-підстилкової морфо-екологічної групи. За даними Омодео (1952), його віднесено до кавказько-альпійсько-сирійсько-егейського типу ареалу. Ареал диз'юнктивний. Типові біотопи *D. byblica* розміщені в низькогірському лісовому поясі – 400–600 м н. р. м. Часто біотопами слугують круті схили (до 30°). Заселяє суглинкові й глинисті буроземи, надаючи перевагу першим. Вологолюбний вид. Заселяє вологі та сирі буроземи.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

Dendrobaena octaedra (Savigny, 1826)

Вид належить до підстилкової морфо-екологічної групи. *D. octaedra* поширений на рівнинах, височинах та горах. Це перегринний вид, який після плейтоцену заселив території, охоплені льодовиками. Поширений далеко за Полярним колом. Поширення його відбулося по заплавних долинах річкових систем. В Україні виявлений у Карпатах, прилеглих до них рівнинах, Волино-Подільській, Придніпровській височинах, Правобережному Поліссі, Причорноморській низовині (Перель, 1979, Васильев, 1993; Пенев, Васильев, Головач и др., 1994; Іванців, 2007; Жуков, Пахомов, Кунах, 2007). У Карпатах *D. octaedra* заселяє п'ять термічних поясів: субальпійський, помірно холодний (лісовий), прохолодний (лісовий), помірно теплий (лісовий), теплий (лісовий) (Прикарпаття, Закарпаття) тобто охоплює всю вертикальну поясність (250–1500 м. н. р. м.).

За гранулометричним складом ґрунтів вид віддає перевагу глинистим і кам'янистим ґрунтам, поширений у середніх, важких суглинкам. Оселяється на різних типах ґрунтів, проте уникає чорноземів. Основною причиною цього є недостатня вологість ґрунтів. У степовій зоні вид заселяє інтразональні ґрунти, які простягаються вздовж річок і зазвичай розміщені в межах першої тераси. В агробіогеоценозах не трапляється.

Dendrobaena octaedra – типовий гігрофіл. Поширений у вологих, сирих, мокрих ґрунтах, рідко трапляється у свіжих.

Один з найбільш холодостійких видів дощових черв'яків, кокони якого можуть зберігати життєздатність при температурі – 8° С протягом трьох місяців і при –13,5° С протягом двох місяців (Holmstrup, Sinopsen, 1996). Черви цього виду переносять зниження температури ґрунту до –12…–14° С (Бергман, 2002). Мабуть, лімітуючим фактором для *D. octaedra* потрібно

Буценко Л. В. Іванців В. В.

вважати режим вологості. Несприятлива дія виявляється не тільки в періоди затоплення, а й у разі значної втрати вологи підстилкою і верхнім торфоперегнійним шаром. Слабка захищеність організму ґрунтових олігохет від втрати води є для них стимулом у формуванні фізіологічних особливостей і біологічних рис та поведінки, спрямованих на утримання вологи та підтримання водного балансу. Ґрунтові олігохети родини люмбрицидів мають здатність переносити засуху. Це складне явище зумовлене довгою і значною недостачею опадів при підвищеній температурі повітря в теплий період року. Наслідком цього є різке скорочення запасів вологи в ґрунті через випаровування і транспірації та формування несприятливих умов для тварин і рослин (Іванців, 2007).

Denrobaena attemsi Michaelsen, 1889

Вид належить до підстилкової морфо-екологічної групи. Поширений у гірсько-лісовому поясі, проте може підніматись до альпійського поясу – 1800 м н. р. м. (Царик,1975; Курчевої, 1972; Іванців, 1999). Типовими біотопами є букові, буково-ялицеві, ялино-букові та ялинові ліси. Добре адаптований до життя в підстилці та у верхньому гумусному горизонті. Його слід віднести до евригідробіонтів. Поширений у вологих, сирих та мокрих біотопах.

Перегринний вид, який заселив території, що були покриті плейстоценовими льодовиками. *D. attemsi* належать, за даними Омодео (1952), до люмбрицидів із кавказько-альпійсько-сирійсько-егейським типом ареалу, або, за Т. С. Перель (1979), трансегейським типом ареалу. Всі вони мають диз'юнктивні ареали, тому що в міоцені населяли давній материк Егеїду, яка в кінці третинного періоду частково опустилася в море.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

A. attemsi найчастіше трапляється в лісах верхньогірського поясу та може перебувати в субальпійській зоні.

Dendrobaena alpina (Rosa, 1884)

Вид належить до ґрунтово-підстилкової морфо-екологічної групи. Проте адаптований до життя і в ґрунті, і підстилці. Значно поширеий у гірсько-лісовій зоні Українських Карпат, а саме на полонинах, у листяних і мішаних лісах. Рідко трапляється у хвойних лісах, відсутній в оброблюваних ґрунтах. Вид поширений на різних висотах від 400 до 1350 м н. р. м. Як правило, особини виду перебувають у підстилці листяних порід, серед рештків трав'янистих рослин, між дрібним камінням, а також у гниючих стовбурах буків та їхніх пеньках. Вид гідрофільний, заселяє вологі або сирі ґрунти. Часте знаходження особин у джерелах та біля них дає підставу припустити, що цей вид холодолюбний. Підтвердженням цьому слугує знаходження особин виду в субальпійському поясі.

Рід *FITZINGERIA* Zicsi

Fitzingeria platyura montana (Cernosvitov, 1932)

Належить до нірникової морфо-екологічної групи. Малопоширений вид. Надає перевагу біогеоценозам листяних лісів. Рідко трапляється в мішаних і хвойних лісах низьких гірських Карпат. Спорадично трапляється на луках, пасовищах та оброблюваних ґрунтах. Із поширення виду в біогеоценозах Карпат можна зробити висновок, що вид властивий біоценозам листяних лісів.

Надає перевагу вологим та сирим ґрунтам, рідко трапляється в мокрих і вогких ґрунтам і відсутній у сухих.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

Важливе значення для цього виду має гранулометричний склад ґрунтів. Найвища зустрічність особин у глинистих ґрунтах, майже на половину менша – в суглинкових. *Fitzingeria platyura montana* у кам'янистих і піщаних типах ґрунтів трапляється рідко. Вид надає перевагу глинистим буроземам з високим вмістом гумусу та детриту, менше суглинковим ґрунтам.

У глинистих буроземах і суглинкових ґрунтах вони прокладають глибокі вертикальні нірки. Періодично перебувають у верхніх ґрунтових горизонтах ґрунтового профілю, що зв'язано з періодом розмноження, з динамікою водно-повітряного режиму. Олігохети добре реагують на механічні коливання ґрунту, що супроводжується активною локомоцією у нижні горизонти ґрунтового профілю Спорадично потрапляють у проби. Часто добуваємо лише їхні фрагменти. Активна локомоція цих черв'яків спричиняє певну трудність в отриманні достовірних якісних даних.

Fitzingeria platyura montana поширений у різних типах ґрунтів: буроземах кислих і дерново-буроземних кислих. Вони сформувались на лесоподібних відкладах, на елювії і делювії, флішових і ефузивних породах під лісовою рослинністю, в умовах інтенсивного сезонного промивного водного режиму і відносно високої вологості повітря.

З основних властивостей буроземів відзначимо високий вміст у них несилікатних форм сполук заліза та однорідне їх поширення в ґрунтовому профілі. Гранулометричний склад – відносно рівномірно поширений у межах ґрунтового профілю. Для карпатських буроземів властива кисла реакція ґрунтового розчину (pH 4,1–5,1), що зумовлено великим вмістом обмінного алюмінію і малою кількістю обмінно-поглинутих катіонів. Це спричинено вилуговуванням їх із дрібнозему. Найбільш поширена

Буценко Л. В. Іванців В. В.

F. platyura montana в буроземах кислих малогумусних теплого поясу, у дерново-буроземних ґрунтах помірно теплого і теплого поясів.

Fitzingeria platyura depresa (Rosa, 1893)

Належить до середньоярусної нірникової морфо-екологічної групи. Еврибіонтний вид. Представники цього виду заселяють ґрунти на глибину до 50 см і можуть перебувати під камінням, стовбурами дерев (Zajonc, 1981). Типовими біотопами виду є листяні, хвойні, мішані ліси, луки, оброблювані ґрунти. Найвища зустрічність виду в листяних лісах. У хвойних, мішаних лісах, луках, оброблюваних ґрунтах зустрічність *F. platyura depresa* в три – чотири рази менша. Вид вимогливий до вмісту вологи в ґрунті. Організми поширені в сирих і мокрих ґрунтах. Їх можна віднести до гідрофілів.

Щодо гранулометричного складу, то *F. platyura depresa* надає перевагу глинистим ґрунтам. Майже удвічі менша зустрічність особин виду в суглинкових і кам'янистим ґрунтах, а найнижча – в легких, тобто в піщаних ґрунтах. Можна припустити, що основною причиною цього є низька водоутримувальна здатність піщаних ґрунтів, а тому ґрунти можуть бути лише вогкими.

У поширенні *F. platyura depresa* в різних типах ґрунтів важливу роль відіграють: вологість, гранулометричний склад, різноманіття детриту (мортмаси), вміст гумусу. Вид надає перевагу чорноземним і підзолистим типам ґрунтів.

Зазначимо, що вид дуже активний з квітня до червня та з вересня до листопада. В цей період він відкладає на поверхню масивні копроліти, маса яких може сягати до 20–30 г та здійснює осіменіння й відкладання яйцевих коконів.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

Отже, можна константувати, що екобіологічна характеристика окремих видів має значні відмінності. Власне вони визначають характер їхнього поширення в природних біогеоценозах. Відмітимо значну екологічну пластичність дощових черв'яків родів *Aporrectodea, Eisenia*. Вони пристосувалися до життя в різних ґрунтово-кліматичних умовах.

Підвищеної уваги заслуговують диплоїдно-поліплоїдні надвидові групи, які представлені диплоїдними амфіміктичними та апоміктичними видами і можуть бути представлені різноплоїдними формами. В межах ареалу ці форми у своєму складі можуть мати до кількох сотень клонів (генотипів) одного рівня плоїдності. Явище походження клонів зумовлене гібридизацією різних батьківських видів. Формування клонів одного хромосомного рівня зумовлено спонтанними мутаційними процесами. Дощові черв'яки можна вважати групою тварин, у яких поліплоїдія і партеногенез – звичайне явище. Власне втрата мейозу зумовила значне збільшення генетичного різноманіття. Одночасно цей процес зупиняє процес репродукції.

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

РОЗДІЛ 7.

Кадастр дощових черв'яків Правобережної України

Дощові черв'яки трапляються в усіх ландшафтних зонах Голарктики. Ендемічні види поширені в регіонах, які не були піддані зледенінню. Окремі дощові черв'яки є космополітними видами. Більшість із них – поліплоїдні організми, окремі здатні до партеногенетичного розмноження.

Велика група космополітних видів широко розселилася за межі Європи. Ця група ґрунтових організмів доволі численна в помірному поясі. Без сумніву, серед ґрунтових сапрофагів дощові черв'яки домінують у трансформації органічної речовини. Крім того, вони беруть участь у ґрунтотворному процесі, регулюванні водно-повітряного режиму ґрунтів, актуальної кислотності, окисно-відновного процесу, міграції хімічних елементів, інактивацій важких металів та полютантів. Можна стверджувати, що дощові черв'яки викликають значне зацікавлення не тільки в зоологів і екологів, а й ґрунтознавців, агрономів, агрохіміків, лісівників.

З дощовими черв'яками пов'язаний комплекс питань, спрямованих на розроблення заходів реконструкції природних екосистем, що зазнали значного антропічного впливу. Дослідження структури і функцій комплексів дощових черв'яків дає велику надію на збереження біологічної різноманітності органічного світу біогеоценозів.

Кадастр дощових черв'яків Правобережної України значно полегшить дослідникам застосування відомостей про цих тварин під час проведення розвідок з окремих тем дослідження. У цьому розділі ми намагалися подати систематизовані відомості про поширення дощових черв'яків, відзначених у Правобережній Україні, та дати загальну характеристику ареалів, складену на

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

основі літературних джерел і власних досліджень. Для видів, які рідко трапляються в межах регіону дослідження, ми зазначили всі географічні місця, в яких вони були виявлені. Для інших дощових черв'яків окреслено межі їхнього поширення в Україні. В роботі є посилання на ці дослідження.

Зауважимо, що Т. С. Перель у 1979 році вперше для Східної Європи подала кадастр дощових черв'яків у монографії «Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР». Через 17 років Т. С. Всеволодова-Перель (1997) присвятила цьому питанню монографію «Дождевые черви России: Кадастр и определитель», у якій наведено дані про поширення та екологію 56 видів і п'яти підвидів дощових черв'яків, що належать до п'яти родин *Megadrili*.

Ці праці сприяли значному розвитку олігохетологічних досліджень в Україні, особливо її центральної і східної частин. В розділі подано характеристику ареалів видів, відзначених у Правобережній Україні. Наведено детальні відомості про їхнє поширення в межах регіону дослідження. Вперше наводяться найповніші відомості про фауністичний склад дощових черв'яків Правобережної України, який представлений 41 видом, а для України – 51 видом і підвидами. Уперше ми включили дані про ряд нових видів дощових черв'яків.

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

РОДИНА ***CRIODRILIDAE*** **Vejdovsky, 1884**

Criodrilus lacuum **Hoffmeister, 1845**

Значно поширені великі олігохети Центральної і Південної Європи. Вид поширений також у Північній Америці. Брінкхерст (Brinkhurst, 1971) вважає його голарктичним видом. Проте Г. І. Гейтс (G. E. Gates, 1972)

зазначає, що вид інтродукований. Поширення олігохет відоме для України, Білорусі, Литви, Молдови, Закавказзя, Туркменії та Далекого Сходу.

Гідрофільний вид. За Т. С. Перель (1979), він заселяє мулисті ґрунти прісноводних та солонуватих водойм, а також береги річок. Й. Й. Малевич (1956) вказує на знаходження *Criodrilus lacuum* у біоценозах європейської частини Росії (Приазов'я) – в нижній течії Дону і його притоках Вороніж, Деркул. О. В. Чекановська (1962) відзначає поширення виду на Далекому Сході по берегах річки Амур у зоні ріпалі (в мулистих ґрунтах).

У Правобережній Україні *Criodrilus lacuum* трапляється спорадично на Заході: Карпати (Поліщук, 1974; Поліщук, Гарасевич, 1986), Волино-Поділля (Іванців, 2007). У 1976 р. в пониззі Дніпра ми виявили його в зоні ріпалі Кардашинського лиману. Вид у регіоні дослідження приурочений до мокрих, сирих, рідше вологих ґрунтів, проте поширений і в мулистих ґрунтах річок та озер. Ми знаходили олігохет у потічках і струмках, а також у місцях виходу ґрунтових вод на поверхню ґрунтів. Т. С. Перель (1979) відзначає поширення його в солонуватих водоймах.

РОДИНА *LUMBRICIDAE* Claus, 1876

Рід *HELODRILUS*

(Hoffmeister, 1845 emed. Omodeo, 1953, emed. Perel, 1976)

***Helodrilus cernosvitovianus* (Zicsi, 1967)**

Ендемік Карпат. Малопоширений вид, який належить до ґрунтово-підстилкової морфо-екологічної групи дощових черв'яків. Відомий для Українських і Польських Карпат. Ареал виду розміщений за межею зони, яка не піддавалася максимальному зледенінню.

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

Поширений в Україні (в гірсько-лісовій зоні Карпат), Польщі (Бещадський національний парк). У Карпатах поширений біля підніжжя г. Манчур (у басейні р. М. Уголька; на хребтах Яворник і Вулканічний). Трапляється рідко в буковому, дубовому, буково-піхтовому біогеоценозах. Т. С. Перель (1979) відзначає поселення виду в гірсько-лісовій зоні на висоті 400–600 м н. р. м. Костецька, Розен (Kostecka, Rozen, 1988) відзначають знаходження в біогеоценозах Бещадського національного парку *Helodrilus cernosvitovianus* на висотах 650–960 м н. р. м.

Щодо гранулометричного складу ґрунтів, то *Helodrilus cernosvitovianus* надає перевагу суглинковим, рідше глинистим ґрунтам. Вони заселяють буроземи кислі прохолодні, помірно теплі, буроземи підзолисті, дерново-буреземні кислі прохолодні, помірно теплі, лучно-буроземи ґрунти.

Вид вимогливий до вологості підстилки, найчастіше заселяє вологий або сирий ґрунти та підстилку.

Рід *PROCTODRILUS* Zicsi, 1985

Proctodrilus tuberculatus (Cernosvitov, 1935)

Вид має трансегейський ареал. Східна межа його сягає Північно-Західного Кавказу, на заході – Франції, на півночі – Німеччини і на півдні – Балканського півострова (Csuzdi, Zicsi, 2003). *Proctodrilus tuberculatus* зареєстрований на території Чехії, Угорщини, Федеративної Республіки Німеччина, Австрії, Франції, Болгарії, Молдови та на Північно-Західному Кавказі. О. В. Жуков, О. Є. Пахомов, О. М. Кунах (2007) вказують на вірогідне знаходження виду в біоценозах Дніпропетровської області. Ареал *Proctodrilus tuberculatus* обіймає південно-східну частину Західної України (Csuzdi, Zicsi, 2003).

Буленко Л. В. Іванців В. В.

Вид належить до ґрунтової морфо-екологічної групи, тобто це типовий ґрунтовий черв'як.

Рід ***APORRECTODEA*** **Öerley, 1885**

Aporrectodea caliginosa **(Savigny, 1826)**

Космополіт. Палеарктичний диплоїдний вид. Т. С. Перель (1979) вважає його типовим європейським значно поширеним видом. Завдяки інтродукції поширений на всіх континентах. Без сумніву, він став космополітним. Північна межа його поширення в Європі проходить через Ірландію, Англію, Пінічно-Східну Норвегію, Північну Швецію, Фінляндію, Росію (Архангельськ) (Всеволодова-Перель, 1988; 158, 177, 179, 182, 192, 195, 208, 209, 213). У біогеоценозах Західної Європи (Португалії, Франції, Італії, Нідерландів, Польщі, Словаччини і Македонії) *Aporrectodea caliginosa* є домінантним видом (175, 180, 187, 196, 198, 199, 200, 204 207, 216, 218). У Східній Європі поширений від тайги до степу. В степовій зоні мешкає в азональних ґрунтах (1, 2, 3, 4, 7, 8, 9, 11, 15, 21, 23, 27, 29, 58, 67, 82, 81). Східна межа виду простягається вздовж басейну Волги. В Європі *Aporrectodea caliginosa* надає перевагу біогеоценозам мішаних і широколистяних лісів (Всеволодова-Перель, 1997; Іванців, 2007). У них він досягає найбільшої чисельності. В Україні відомий для всіх регіонів. Серед дощовикових є домінантним у біогеоценозах Волино-Подільської височини Західної України. У степовій зоні заселяє заплави річок, а також балки.

Вид належить до середньоярусної нірникової морфо-екологічної групи.

Aporrectodea caliginosa відзначається великою екологічною пластичністю. Виявлений у різних біотопах: листяних, мішаних та хвойних лісах, луках, пасовищах, оброблюваних ґрунтах (полях, городах, садах), парках, ботанічних садах, теплицях, а також у гниючих стовбурах дерев,

Буденко Л. В. Іванців В. В.

пеньках, на берегах річок, озер, каналів. Унаслідок постійного знаходження біля господарських будівель та в оброблюваних ґрунтах *A. caliginosa* отримав назву «нивний» (Соколов, 1926; Четыркина, 1930).

Вид поширений у різних за гранулометричним складом ґрунтах. Проте надає перевагу суглинкам. У глинистих і супіщаних ґрунтах трапляється рідше. Активно прокладає вертикальні ходи. Цей вид добре адаптований до ґрунтів агроценозів.

У степовій зоні особини виду уникають відкритих ділянок агроценозів, причиною цього є дуже мала вологість ґрунтів у вегетативний період.

Aporrectodea trapezoides Duges, 1826

Значно поширений вид, космополіт. Відомий на всіх континентах. Поширений на Східноєвропейській рівнині. Вид заселяє діброви, розташовані на плескатих і слабохвилястих вододільних ділянках південно-західних і південно-східних схилів Середньоруської височини та на півдні Приволзької височини (Всеволодова-Перель, 1997). Як зазначає Й. Й. Малевич (1976), *Aporrectodea trapezoides* здебільшого поширений на південь від лісової зони. В лісостеповій зоні заселяє широколистяні ліси луки, агроценози, яри, заплави. У степовій зоні поширений у заплавах річок, байраках, на плакорі під шатром лісової рослинності. Чисельність особин виду в Україні зростає з півночі на південь.

Aporrectodea trapezoides на території України має триплоїдну структуру геному. За даними Р. С. Власенко (2008), вид надає перевагу біоценозам степової зони, проте трапляється у всіх географічних зонах України.

Розмножуються особини виду партеногенетично. Омодео (Omodeo, 1951) встановив поширення *Aporrectodea trapezoides* в Італії, де виявлені три-

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

і тетраплоїди. Останньому поліплоїду властива псевдогамія. Згідно з останнім дослідженням Р. С. Власенко (2008), Р. П. Гарбар, Р. С. Власенко, А. В. Межжеріна (2007), *Aporrectodea trapezoides* доцільно вважати видом, а не підвидом *Aporrectodea caliginosa*. В Україні відомий для всіх регіонів.

Вид, на відміну від *Aporrectodea caliginosa*, надає перевагу легким (суглинковим) ґрунтам. За нормальних едафічних чинників ґрунтового середовища особини перебувають у верхньому шарі ґрунту. Дощові черв'яки здатні прокладати вертикальні й горизонтальні ходи. Заселяють ґрунти з легким гранулометричним складом. Надають перевагу вологим і сирим, рідше – свіжим ґрунтам.

Aporrectodea trapezoides є евриіонними організмами, які заселяють едафотопи з активною кислотністю pH 4,4–7,1. Дощові черв'яки уникають сильно кислої актуальної кислотності.

Aporrectodea georgii (Michaelsen, 1890)

Вид належить до кавказько-альпійсько-сирійсько-егейського типу ареалу. Ареал диз'юнктивний. Поширений у західних областях України. Поодинокі екземпляри трапляються в Житомирській, Вінницькій, Запорізькій областях (Іванців, 2007; Малевич, 1959), у Молдові, Польщі, Західній Європі, Сирії.

У третинному періоді вони населяли давній материк Егеїду, який частково занурився в море в кінці третинного періоду. Вид поширений у південній частині Європи (Португалії, Іспанії, Південній Франції, Італії, Румунії, Угорщині, Словаччині, Молдові, Польщі), Північній Африці, Передній Азії (Zajonc, 1981; Csuzdi, Zicsi (2003). Східна межа ареалу *Aporrectodea georgii* в Правобережній Україні простягається по лінії

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

населених пунктів – Царичанка, Кринички, Софіївка Дніпропетровської області (Жуков, Пахомов, Кунах, 2007), правобережній частині Запорізької області (Малевич, 1959).

В Україні він поширений локально. Східна межа ареалу *Aporrectodea georgii* простягається у Правобережній Україні вздовж правого берега Дніпра. Його було відзначено у Дніпропетровській і Запорізькій областях (Малевич, 1959; Жуков, Пахомов, Кунах, 2007). Локальні популяції виду відзначені в Житомирській, Вінницькій, Хмельницькій областях). У Західній Україні вид поширений у Львівській, Івано-Франківській, Тернопільській, Закарпатській областях (Перель, 1979; Іванців, 2007; Власенко, 2006, 2008). *Aporrectodea georgii* заселяє біоценози листяних лісів, лук, береги річок та озер.

В Івано-Франківській області вид виявлений в околиці м. Рогатин, у південній частині Тернопільської області (Бережанський район). Т. С. Перель (1979) відзначає знаходження виду в Закарпатській області. Вона вказує на його ендемічність.

Відповідно до екологічної характеристики М. В. Буше (Bouche, 1971, 1975, 1977) належить до нірникової морфо-екологічної групи.

У Західній Україні ми відзначили його в широколистяних лісах (букових, дубових). Вид надає перевагу суглинковим ґрунтам. Й. Зайонц (Zajonc, 1981) зазначає знаходження особин в алювіальних ґрунтах, а також по берегах річок та струмків.

Aporrectodea georgii поширений у ґрунтах різних типів: сірих лісових, темно-сірих опідзолених, чорноземах. Актуальна кислотність кисла, слабокисла.

Цих дощових черв'яків можна вважати гідрофілами. Вони поширені у

Буценко Л. В. Іванців В. В.

вологих і сирих ґрунтах.

Aporrectodea longa (Ude, 1826)

Космополітний вид. Поширений у Європі (країнах Балтії, Білорусі, Україні, Молдові, Польщі, Словаччині, Чехії, Німеччині, Франції, Бельгії, Італії, Швецарії, Великій Британії, Ірландії, Данії), на Кавказі (59, 60, 61), Північній та Південній Америці, Південній Африці (Zajonc, 1981; 82, 188, 192, 195,198, 199, 205, 209, 113, 117). У Російській Федерації виявлений у Московській та Івановській областях (113). Вид поширений у Західній (16, 55) та Східній Україні (80).

Вид нечисленний. Його відносять до середньоярусної морфо-екологічної нірникової групи (Балуев, 1950). Живиться на поверхні ґрунту. При несприятливих абіотичних чинниках *Aporrectodea longa* має здатність здійснювати локомоцію в нижні горизонти ґрунтового профілю.

Заселяє переважно агробіогеоценози (поля, городи, сіножаті, луки, заплави річок). Найвища чисельність їх відмічена на першій, рідше – другій терасах річкових долин. Найчастіше трапляється в біотопах біля населених пунктів. Особини виду надають перевагу добре освоєним ґрунтам, рідше ґрунтам листяних і мішаних лісів.

Я. Д. Пліско (Plisko, 1965, 1973) вказує на поширення *Aporrectodea longa* навіть у біогеоценозах передгір'їв та в горах. Цей вид надає перевагу сирим і вологим ґрунтам.

Aporrectodea jassyensis (Michaelsen, 1891)

Згідно з Омодео (1952), вид із кавказько-альпійсько-сирійсько-егейським типом ареалу. Поширений у Передній Азії, Середній Азії, Кавказі, Криму, південній і західній частинах України, Молдові, Польщі, Румунії, Угорщині, Словаччині, Австрії, Швейцарії, Єгипті. Попри значне

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

територіальне поширення виду, він рідко трапляється і ніколи не буває масовим (Поп. 47, 61, 82, 218, 220, 229).

Вид належить до морфо-екологічної групи нірників. Заселяє вологі луки, листяні ліси, оброблювані ґрунти. Поширений у балках, ярах, уздовж річкових долин. Т. С. Перель (1962) вказує, що *A. jassyensis* є ендеміком рівнинної лісостепової частини України і заселяє ґрунти понижених рельєфних елементів місцевості. Й. Зайонц (Zajonc, 1981) зазначає знаходження особин у вологих луках, а також по берегах річок та струмків. Й. Й. Малевич (1954) і А. І. Зражевський (1957) вказують на знаходження їх у листяних лісах України.

Загалом вид гідрофільний і надає перевагу вологим біотопам з алювіальними ґрунтами.

***Aporrectodea rosea* (Savigny, 1926)**

Космополітний вид, поширений у межах Європи, Кавказу, Середньої Азії, Сибіру і Далекого Сходу. В північному напрямку проникає далеко на північ по заплавах річок. В. Г. Матвєєва (1969) відзначає його оселення в заплавних луках пониззя р. Онеги. В Україні дощові черви були знайдені в усіх зонах, проте в степовій зоні їхнє перебування тісно пов'язане із заплавами великих річок. Вид заселяє рівнинні й гірські біогеоценози (Іванців, 1993).

Північна межа поширення виду в природних біотопах простягається до Ірландії та Норвегії.

Aporrectodea rosea найбільш поширена в зоні мішаних лісів та лісостепу, тобто в північній та західній частинах України. За даними Р. С. Власенко (2008), вид представлений різноплоїдними формами: диплоїдними (2 = 36), триплоїдними (3 = 54), гексаплоїдними (6 = 108) і октоплоїдними (8

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

= 144). Серед поліплоїдних форм явно домінують триплоїдні форми. Серед партеногенетичних дощових черв'яків вирізняється найбільшою генетичною різноманітністю, а клонова структура популяцій має чітку сезонну мінливість, що доводить не тільки морфологічні, а й екологічні особливості різних клонів.

Більшість дослідників відзначає велику екологічну пластичність виду (Перель, 1979; Перель, Малевич, 1987; Plisko, 1973). При зниженні вологості ґрунту нижче ніж 20 % переходить в інактивний стан. У засушливі періоди ці черви мають здатність звертатися клубком, попередьо звільнивши травну систему від вмісту кишечника. Далі вони утворюють діапаузні камери, у яких вони можуть перебувати досить тривалий час. За даними Е. Ш. Квавадзе (1985), *Aporrectodea rosea* можуть перебувати у стані діапаузи до 7–8 місяців. При оптимальних едафічних чинниках ґрунту дуже швидко розмножуються й іноді досягають високої чисельності. На сьогодні відомо сім представників поліплоїдного ряду (Gates, 1972). Спеціально це питання вивчала Я. Д. Пліско (Plisko, 1965), яка виділила на території Польщі три форми (Savigny, 1826) *f. typical, A. roseus f. dimastoides* (Cognetti, 1927), *A. roseus f. interposita* (Plisko, 1965). Авторка не подала каріологічної характеристики виділених форм. Лише для декількох з небагатьох описаних форм *A. rosea* встановлено хромосомне число.

*Aporrectodea dubiosa (*Öerley, 1880)

За класифікацією Омодео (Omodeo, 1961) його відносять до середньоєвропейського типу. Т. С. Перель (1979), К. Каспчак (Kasprzak, 1986) вказують на приналежність до третинних видів, що мають ілірійсько-карпатське походження. Й. Зайонц (Zajonc, 1965, 1981) відносить його до ендемічних видів.

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

Поширений *A. dubiosa* в придунайських країнах (Румунія, Молдова, Угорщина, Словаччина, Балканський півострів), Криму, Колхідській низовині, північній частині Малої Азії (Малевич, 1962). У Росії міститься північно-східна частина ареалу. Виявлений у нижній течії Дону та на березі Кубані в околицях м. Краснодара (Малевич, 1957).

Aporrectodea dubiosa поширений у південній частині Степової зони України по берегах річок, озер і водосховищ. Вид виявлений на берегах уздовж нижньої течії пониззя Дніпра і Каховського водосховища. Будівництво зрошувального Північно-Кримського каналу зумовило його інвазію в мережу каналів (береги зрошувальних каналів, струмків та ставків) (Квавадзе, 1985; Малевич, 1958, 1962; Михайлова, 1968; Попов, 2007; Стриганова, 1966). Ми виявили *Aporrectodea dubiosa* в пониззі Дніпра (береги Кардашинського лиману, Біле озеро). О. В. Жуков, О. Є. Пахомов, О. М. Кунах (2007) указують на знаходження особин виду в заплаві р. Інгул (басейн Південного Бугу), урочище Мар'ївське, в болотисто-лучному ґрунті (Миколаївська область). Західніше від степової зони України він виявлений у середній течії Дністра та Закарпатській низовині.

Aporrectodea dubiosa заселяє рівнинні (степові) зони з близьким залягання ґрунтових вод, береги річок і замкнутих водойм. Відзначимо поширення особин виду в суцільних заростях рогозу широколистого, комишу озерного й очерету першої тераси, піщано-мулистих ґрунтах, ріпалі.

Aporrectodea dubiosa – амфібіотичний вид. Його життєвий цикл пов'язаний з водним середовищем. Він досягає статевої зрілості тільки в ґрунті, який покритий шаром води (Zicsi, 1963). У воді відбувається відкладання яйцевих коконів, а також ембріональний та постембріональний розвиток.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

Рід *ALLOLOBOPHORA* Eisen, 1887

***Allolobophora leoni* (Michaelsen, 1891)**

Еврибіонтні організми. Й. Зайонц (Zajonc, 1981) вказує, що виду властиве коспополітне поширення. *Allolobophora chlorotica* заселяє біогеоценози Європи, материки Північної і Південної Америки, Азорські, Канарські, Бермудські, Канадські острови.

A. leoni належить до ендогенних дощових черв'яків. Ендемічний вид рівнинної території лісостепового району України (Перель, 1979). Вид відомий для України, Молдови, Румунії, Угорщини, Болгарії, Македонії, Італії, тобто його ареал займає південно-східну частину Європи. *Allolobophora leoni* має північно-егейське походження і його відносять до третинних видів. Омодео (Omodeo, 1961) відносить вид до середньоєвропейського типу. За даними Й. Зайонца (Zajonc, 1967), *A. leoni* в біогеоценозах Центральної Європи виявився найпоширенішим видом. В Україні поширений у рівнинних лісостепових і степових зонах, а саме в степовій південно-західній частині України та південній лісостеповій частині Західної України. Ми відзначили його у вологих, сирих ґрунтах на крутих схилах середньої течії Дністра, заплавних луках, берегах річок та водойм.

В Україні *A. leoni* виявлений у Закарпатській низовині, Одеській і Дніпропетовській областях (Перель, 1979, Васильев, 1993; Пенев, Васильев, Головач и др.,1994; Жуков, Пахомов, Кунах, 2007).

Для України його вважають ендеміком (Перель,1979). Вид надає перевагу ґрунтам легкого гранулометричного складу, переважно алювіальним відкладам, легким і середнім суглинкам, рідко важким. Він заселяє алювіально-лучні, темно-сірі, сірі лісові ґрунти, чорноземи.

Особини виду вимогливі до вологи й поширені у вологих і сирих

Буценко Л. В. Іванців В. В.

ґрунтах. Вид належить до нірникової морфо-екологічної групи дощових черв'яків.

Allolobophora carpathica Cognetti, 1927

Ендемік Східних Карпат (Зражевський, 1957; Перель, 1979). *Allolobophora carpathica* заселяє біотопи з різним рослинним покривом, що лежать на висоті 400–1500 м н. р. м. (Černosvitov, 1935; Перель, 1979).

Відомий для Румунії, Польщі (Польські Татри), у Словаччині поширений на захід до річок Попрад і Торус. Відзначений на Ондованському, Вигорлянському масивах, Карпатських полонинських горах (Зражевський, 1957; Zajonz, 1981; Moszynska, 1962; Перель, 1979). Цей вид найчастіше заселяє біогеоценози букових, рідше мішаних лісів, які містяться на вологих і сирих глинистих ґрунтах.

Вид уникає сухих ґрунтів. Надає перевагу біотопам по берегах річок та струмків. Часто особини виду перебувають під камінням, на відкритих ділянках першої і другої терас річок. Як типові нірники, вони можуть перебувати на різній глибині ґрунтового профілю. Мають здатність прокладати нірки до верхньої межі ґрунтових вод. В Українських Карпатах поширення виду має мозаїчний характер. Й. Зайонц (Zajonc, 1981) вказує на «гніздове» поширення дощових черв'яків у Словацьких Карпатах.

Вид поширений у прохолодному, помірно холодному термічних поясах, що в межах 500–1200 м н. р. м. Типовими біогеоценозами *Allolobophora carpathica* є букові та мішані ліси, полонини, похилі береги гірських струмків та ярів. Рідше заселяють ялинові ліси, старі гнилі стовбури дерев та пеньки. У разі перезволоження ґрунту вони тривалий час живуть у підстилці. Вид активно трансформує великі органічні рештки мортмаси та диспергований детрит ґрунтового профілю. Дощові черв'яки здійснюють вертикальну

Буценко Л. В. Іванців В. В.

міграцію серед уламків материнської породи і на певній висоті від її поверхні формують шар «висячого ґрунту» (Зражевський, 1957).

Allolobophora carpathica відіграє важливу роль у дренуванні та аерації важких суглинків та глини бороземів під час прокладання глибоких вертикальних ходів.

Allolobophora chlorotica (Savigny, 1826)

Еврибіонтні організми. Й. Зайонц (Zajonc, 1981) вказує, що виду властиве коспополітне поширення. *Allolobophora chlorotica* заселяє біогеоценози Європи, Західного Закавказзя, материки Північної і Південній Америки, Азорські, Канарські, Бермудські, Канадські острови. Поширений у всій Європі, Сирії, Гренландії, Північній і Південній Америці (Zajonz, 1981). Вид належить до нірникової морфо-екологічної групи. Вид поширений в біогеоценозах листяних лісів, рідко трапляється в мішаних лісах. Найчастіше домінує в біогеоценозах лук, рідше в оброблюваних ґрунтах. Проте поширений у ярах, балках та по берегах річок, озер, ставків, водосховищ. Й. Зайонц (Zajonc, 1981) відзначає його знаходження у печерах.

В основному заселяє гумусний горизонт ґрунтового профілю.

Щодо гранулометричного складу, то вид надає перевагу суглинковим і глинистим ґрунтам, рідко трапляється в піщаних і кам'янистих. Основними типами ґрунтів, у яких поширений *A. chlorotica*, є лучні ґрунти середньоглибокі, глибокоскипаючі їхні види, лучні намиті ґрунти, глибокоскипаючі та опідзолені їхні види, а також лучно-болотні карбонатні. Здебільшого вид заселяє луки, алювіально-лучні ґрунти, рідше – підзолисті та оброблювані ґрунти.

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

Відзначимо високу вимогливість *A. chlorotica* до вологості ґрунту. Особини виду поширені у вологих і сирих ґрунтах, уникають свіжих і мокрих.

Вид можна віднести до стеноіонних організмів. Поширений у ґрунтовому середовищі з актуальною кислотністю pH 4,6–6,5.

***Allolobophora sturanyi* (Roza, 1895)**

Європейський вид, відомий для Румунії (Pop, 1949), Молдови (Перель, 1962), Словаччини, Угорщини, Балканського півострова (Динарські гори) (Rosa, 1895).

Тип ареалу: ілірійсько-карпатський. Омодео відносить цей вид до найбільш давньої групи дощових черв'яків, які населяли Європу з палеогену.

Allolobophora sturanyi поширений у Східних Карпатах і Динарських горах. Вид відомий для України, Молдови, Румунії, Хорватії, Боснії, Герцеговини. Він домінує в Карпатах і Кодрах, які є відрогами Карпат, та на схилах Хотинської височини (Перель, 1962). Відсутній у Дністровських та Східних Бескидах (Польща) (Plisco, 1973).

Вид заселяє біогеоценози різних термічних поясів – верхню межу помірно теплого, прохолодного, помірно холодного, холодного, тобто від 400 до 1600 м н. р. м. Поширення його відзначено у Свидовецькому й Чорногорському масиві, хребті Яворник, гірському масиві Красному, низькогірних лісах Прикарпаття.

Вид численний у Східних Карпатах та його відрогах – Кодрах, схилах Хотинської височини (Cernosvitov, 1935; Зражевський, 1957; Перель, 1962). Підвищені ділянки Хотинської височини, як і Кодри, покриті широколистяними лісами західноєвропейського типу (Пачосский, 1914),

Буденко Л. В. Іванців В. В.

зв'язок яких із Карпатами встановлюється цілим рядом рослинних форм (Онишкевич, 1905).

Типовими біогеоценозами *Allolobophora sturanyi* є дубові, букові буково-піхтові, ялиново-букові, ялинові ліси, полонини, гірські луки.

Вид належить до нірникової морфо-екологічної групи дощових черв'яків. Щодо гранулометричного складу ґрунтів, то *Allolobophora sturanyi* надає перевагу глинистим і суглинковим ґрунтам, які містять велику кількість скелетних елементів (щебеню і каміння). Щодо типів ґрунтів, то він заселяє буроземи кислі, буроземи підзолисті, дерново-буроземні кислі грунти.

Рід *LUMBRICUS* Linnaeus, 1758

***Lumbricus rubellus* Hoffmeister, 1843**.

Космополітний вид. Поширений на всіх континентах. За даними С. А. Штеп-Бовіц (Stöp-Bowitz, 1969), найпівнічніше поширення виду сягає 70° 40″ північної широти і 23° 42″ східної довготи (околиці Хаммервеста, Норвегія). В Карпатах *Lumbricus rubellus* поширений до верхньої межі помірно холодного (лісового) термічного поясу. Поширення виду в таких північних широтах свідчить про вплив людини на довкілля. Велика зустрічність особин виду вказує на сприятливі для нього едафічні і кліматичні умови. *Lumbricus rubellus* належить до синантропних видів, в окремих регіонах – до інтродуцентів. У країнах Латинської Америки *Lumbricus rubellus* культивують для підвищення продуктивності агробіоценозів (Garcia, Rodrigues, 1990).

Серед дощових черв'яків вважається одним з найбільш поширених видів у підзоні мішаних і широколистяних лісів. У лісостепу і степу трапляється в заплавних луках річок та лісових ярах.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

Lumbricus rubellus належить до ґрунтово-підстилкової морфо-екологічної групи. Серед представників роду люмбрикус найбільш поширений у регіоні дослідження. Мешкає в біотопах листяних лісів, луках, рідше в мішаних і хвойних лісах, оброблюваних ґрунтах та компостних кагатах, по берегах річок, водосховищ, струмків, на підтоплених ґрунтах та мочарах. Щодо гранулометричного складу, то вид надає перевагу легким ґрунтам (супіщаним, легким суглинкам). Уникає піщаних і супіщаних ґрунтів. Це один із небагатьох видів, який має здатність заселяти кислі ґрунти.

Відзначимо його широку трофічну валентність та значну роль у розкладі рослинних решток. *Lumbricus rubellus* – один із найбільш активних ґрунтово-підстилкових видів, які беруть активну участь у розкладі підстилки та органічних решток верхнього горизонту ґрунтового профілю.

Приурочений до вологих і багатих гумусом ґрунтів, які є основними біотопами *Lumbricus rubellus*. Наявна певна приуроченість виду до підстилки вільшаників.

Вид вимогливий до вологості підстилки, найчастіше заселяє сиру або вологу, рідше мокру підстилку, уникає свіжої і сухої.

***Lumbricus castaneus* (Savigny, 1826)**

Космополітний вид. Відомий у Європі, Північній Азії, Північній Америці. Характерний для підзони мішаних і широколистяних лісів. Належить до підстилкової морфо-екологічної групи дощових черв'яків. У Правобережній Україні *Lumbricus castaneus* мозаїчно поширений у підзонах мішаних і широколистяних лісів. Дощові черв'яки уникають агробіоценозів. С. Н. Морін (1934) зауважує, що біотопами виду слугують природні луки. О. П. Атлавініте (1975) вказує на поширення особин цього виду в парках,

Буценко Л. В. Іванців В. В.

садах та на полях. Найчастіше ми знаходили представників виду в ґрунтах із незміненою структурою ґрунтового профілю. *Lumbricus castaneus* належить до підстилкової морфо-екологічної групи.

Трапляються олігохети виду в біогеоценозах мозаїчно (Plisko, 1973). Відомий ґрунтознавець і олігохетолог А. І. Зражевський (1957) вказує на спорадичне знаходження виду в лісових ґрунтах. Особини виду надають перевагу органічним рештkам трав'янистих рослин, меншою мірою листяному опаду дерев і кущів.

Щодо гранулометричного складу, то особини виду надають перевагу суглинковим, рідше – легким ґрунтам. Як усі представники роду люмбрикус, вид має добре розвинуті вапнякові залози і може споживати дуже кислу мортмасу з актуальною кислотністю pH 3,4. Ця адаптивна особливість виду відіграє важливу роль у швидкому розкладі органічних решток біотопу.

З біологічних особливостей виду відзначимо активну горизонтальну локомоцію. В екстремальних умовах *L. castaneus* здійснює вертикальну локомоцію, використовуючи готові ходи нірників.

***Lumbricus baicalensis* Michaelsen, 1900**

Європейський вид. Відомий у Польщі, Чехії, Словаччині, Угорщині, Німеччині, Австрії (Zicsi, 1965). Ми виявили його на Західному і Малому Поліссі, у Розточчі, Опіллі, на Волинській, Подільській височинах.

В Україні вид був зареєстрований А. І. Зражевським, С. М. Моріним, Й. Й. Малевичем (Морін, 1934; А. І. Зражевський, 1957; Малевич, 1970). Виявлений також на Західному Поділлі (Иванцив, 202 б), Волинському Поліссі (Бусленко, 2005), у лісостеповій зоні (С. М. Морін, 1934). У Лівобережній Україні, а саме в лісовій зоні Чернігівської області, вид

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

зареєстрував В. В. Попов (1994), а лісостеповій відзначений ним у межах Харківської області (1998, 2004).

Належить до підстилкової морфо-екологічної групи. Малопоширений вид, трапляється мозаїчно. Заселяє підмоклі луки, ліси, береги великих водосховищ, озер, заплавних боліт. Найвища чисельність у листяних лісах (вільшаниках).

Lumbricus baicalensis близький до амфібіотичної групи і заселяє біотопи із сирою і мокрою підстилкою (Зражевський, 1957; Морін, 1934). Це близький до амфібіотичної групи вид. Іноді заселяює прибережні ділянки водойм, які межують із зоною ріпалі (Plisko, 1973). Серед ґрунтів олігохети надають перевагу мулисто-піщаним, рідше глинисто-піщаним ґрунтам. Заселяють сирі і мокрі глинисті ґрунти з тонким шаром паводкового мулу.

Ці черви відіграють важливу роль у розпушуванні верхнього горизонту ґрунту заплав, особливо після затоплення їх весняними та осінніми мулистими паводковими водами. Завдяки життєдіяльності цих черв'яків після сходження води ґрунт швидко набуває сприятливого гідроповітряного режиму. Іноді *Lumbricus baicalensis* заселяють прибережні ділянки водойм, які межують із зоною ріпалі.

***Lumbricus terrestris* Linnaeus, 1758.**

Lumbricus terrestris є типовим європейським видом. Проте завдяки людині він був розселеним на всіх континентах. Еволюційно сформувався в широколистяних і мішаних лісах Європи. В цих біогеоценозах *L. terrestris* оселяється на лісових галявинах. У межах Європи виявлений в Англії, Ірландії, Фінляндії, Швеції, Португалії, Франції, Німеччині, Польщі, Чехії, Словаччині, Угорщині, Румунії і ін. (пв176, 179, 182, 190, 192, 197, 198, 200, 206, 207, 209, 213). У Східній Європі поширений у країнах Балтії, Білорусі,

Буденко Л. В. Іванців В. В.

Україні, Росії, Молдові. В. В. Попов (2009) указує, що південніше від лінії Київ–Брянськ–Нижній Новгород *L. terrestris* поширений лише в антропогенних біогеоценозах (пв 81, 94, 95, 101, 112, 147). Аналогічне поширення і в межах південної лісової зони України (пв 43, 51, 81, 101).

В Правобережній Україні найчастіше трапляється в зоні мішаних і широколистяних лісів. У степовій зоні поширений в азональних біогеоценозах.

Вид заселяє рівнинні, передгірні, рідко – гірські біотопи. За нашими даними, *L. terrestris* відмічений на полях і городах з добре структурованими ґрунтами, великим вмістом гумусу і органічних решток та глибоким заляганням ґрунтових вод (до 2–2,5 м). Рідко особини виду заселяють хвойні ліси. А. І. Зражевський (1957) вказує на відсутність селективності виду до листяної підстилки дерев. Трапляється в найрізноманітніших середовищах. Вид уникає лише болотних і торфових ґрунтів, у яких відбуваються глейові процеси.

Р. Бальтцер (Baltzer, 1956), вказує на те, що у Федеративній Республіці Німеччині в Нижньорейнській і Монетерській низовинах (Westfalen) популяція *L. terrestris* заселяє важкі ґрунти. Останніми роками там спостерігається зростання чисельності виду в господарських ґрунтах. Основною причиною цього є багата трофічна база агроценозів. Проте структурування ґрунту за їхньою участю йде повільно.

Вид поширений у різних типах ґрунтів, за винятком болотних. Піщаних ґрунтів вони уникають. Основною причиною цього є гранулометричний склад ґрунту: через низький вміст мулистих фракцій неможливо формувати вертикальні ходи, які використовуються особинами під час нічного живлення на поверхні ґрунту, та відсутність або мізерний вміст у дисперсному стані

Буценко Л. В. Іванців В. В.

органічних речовин.

Особливістю дощових черв'яків цього виду, який належить до нірникової морфо-екологічної групи, є здатність прокладати глибокі вертикальні і горизонтальні ходи в ґрунтовому профілі завдяки добре розвинутому шкірно-м'язовому мішку. Й. Зайонц (Zajonc, 1981) зазначає, що на території Словаччини окремі особини прокладають вертикальні ходи на глибину 215 см.

Особини виду дуже активні. Загалом *L. terrestris* надає перевагу суглинкам, легким глинам, які багаті на органічні рештки.

Lumbricus terrestris типовий сапрофаг, але здатний живитися слабо розкладеними рослинними рештками і навіть зеленими частинками трав'янистих рослин. Живляться особини в нічний період на поверхні ґрунту, а протягом дня перебувають в горизонтах ґрунтового профілю Н, НЕ, де живляться диспергованими органічними рештками і прокладають вертикальні ходи.

Lumbricus terrestris поширений у біогеоценозах з вогким, вологим, рідше сирим ґрунтом. У сухих ґрунтах вид відсутній. За нашими спостереженнями, особини можуть витримувати весняне паводкове затоплення лук, сіножатей, городів, полів за умови, коли температура води не перевищує +6 ... +10 °С. Lumbricus terrestris уникає мокрих ґрунтів.

Чисельність особин виду, за даними А. І. Зражевського (1957), в окремих біотопах може регулюватися паразитичними мухами (личинками *Pollenia rudis* F.). Значну роль відіграють олігохети як проміжні господарі в зараженні свиней личинками метастронгілід. В окремих біотопах інтенсивність їхньої інвазії може сягати 62,1 %. Високу інтенсивність інвазії личинками метастронгілід *L. terrestris* можна пояснити особливістю живлення на

Буценко Л. В. Іванців В. В.

поверхні ґрунту в нічний період.

Lumbricus polyphemus (Fitzinger, 1833)

Тип ареалу: альпійсько-ілірійсько-карпатський. Малопоширений вид. Заселяє гірські масиви Карпат та прилеглі до них гірські системи. *Lumbricus polyphemus* поширений в Україні, Румунії, Словаччині, Польщі (Татри, Бещади), Угорщині, Болгарії, Австрії та Північній Італії.

Дуже рідкісний вид, який належить до нірникової морфо-екологічної групи дощових черв'яків.

У Правобережній Україні вид поширений у низькогірному поясі Карпат. Заселяє біогеоценози грабових, букових, дубових, дубово-букових, мішаних та хвойних лісів. Особини заселяють підгірні полонини, а також агробіоценози. Поширення їх має мозаїчний характер.

Стосовно гранулометричного складу ґрунтів, то *Lumbricus polyphemus* надає перевагу глинистим і суглинковим ґрунтам. Щодо типів ґрунтів, то особини виду заселяють буроземи кислі прохолодні, помірно теплі, буроземи-підзолисті, дерново-буроземні кислі прохолодні, помірно теплі, лучно-буроземні.

Lumbricus polyphemus має здатність прокладати глибокі вертикальні нірки на глибину понад два метри. Діаметр їхній сягає до 10 мм. Поширений у вогких, вологих, рідше в сирих ґрунтах.

Рід *EISENIELLA* Michaelsen, 1900

Eiseniella tetraedra tetraedra (Savigy, 1926)

Космополітний вид. Поширений у Європі, Азії, Північній Америці (61, 82, 175, 187, 193 203, 207, 213, 221). *E. tetraedra tetraedra* серед усіх підвидів найбільш поширений у біогеоценозах. У порівнянні з іншими підвидами йому притаманне найпівнічніше поширення. У Східній Європі він

Буценко Л. В. Іванців В. В.

поширений у підзоні тайги по берегах р. Онеги (Попов, 93). *E. tetraedra tetraedra* заселяє береги річок, озер, боліт (62, 78). Й. Й. Малевич (1955) відзначає поширення по берегах різних водойм Молдови (82). Е. Ш. Квавадзе (1985) зауважує поширення підвиду в береговій зоні, а також у водоймах різних типів.

В Україні відомий у біогеоценозах рівнин, передгір'їв та гір. Поширений у всіх зонах: мішаних лісів, лісостеповій, степовій, у передгір'ї Карпат. Підвид виявлений у Голосіївському, Великоанадольському лісах та на Волинському Поліссі (47, 81). 16, 51) .

Вид відносять до амфібіотичної морфо-екологічної групи. Типовими біотопами підвиду є береги річок, струмків, озер, заболочені заплави, болотні й проточні торфово-болотні ґрунти. *E. tetraedra tetraedra* здатна живитися на поверхні ґрунту та під водою.

Eiseniella tetraedra tetraedra партеногенетичний поліплоїдний вид.

В затопленому водою ґрунті відбувається перехресне осіменіння сперматофорами та відкладання яйцевих коконів. У водному середовищі розмножуються також особини, заселені у прибережних частинах водойм. Цей підвид деякий час може жити і в ґрунті, який не залитий водою.

E. tetraedra tetraedra заселяє мокрі, сирі, рідко вологі ґрунти. При зниженні вологості ґрунту вони можуть мігрувати в нижні горизонти грунтового профілю до 70 см (Зражевський, 1957).

Eiseniella tetraedra intermedia Černosvitov, 1934

Космополітний вид. В Україні відомий у рівнинних, передгірних і гірських біоценозах. Підвид рідко трапляється на території України. В. В. Попов (134) виявив його на одному з островів пониззя Дніпра біля м. Каховки Херсонської області. Автор вказує, що підвид заселяє мулисті

Буценко Л. В. Іванців В. В.

береги. В Криму підвид виявлено на північному схилі основної гряди Кримських гір біля населеного пункту Синапне. За даними Й. Зайонца (1981), вид заселяє буроземні рівнинні й підгірні території Словаччини (1981). У Російській Федерації підвид трапляється на півдні Руської рівнини (Малевич, 1954 а). Е. Ш. Квавадзе відзначає поширення *E. tetraedra intermedia* на Кавказі (Закавказзі).

***Eiseniella tetraedra hercynia* Michaelsen, 1890**

Космополітний підвид. Наявні відомості про поширення підвиду на півдні Західної Європи та в Центральній Азії (кі 61, 145, 175, 179, 207). Він виявлений також у Східній Європі (Молдові (кі82 , Кавказі, 61).

Л. Черносвітов (1935) вказує на знаходження підвиду в Німеччині, Швейцарії, Франції, Португалії, Іспанії, Югославії, Північній Америці (Каліфорнія, Іллінойс). Е. Ш. Квавадзе (1985) відзначає наявність підвиду в Грузії та Краснодарському краї, а Й. Й. Малевич (1955) – у Молдові. Й. Й. Малевич, А. А. Качанова, С. П. Саприкіна (1954) відзначають підвид у Голосіївському і Великоандольському лісництвах. У межах Правобережної України підвид виявлений у Волинському Поліссі (Бусленко, 2005; Іванців, Бусленко, 2004). Для лівобережної лісостепової зони України В. В. Попов (131, 136, 138, 139) виявив *E. tetraedra hercynia* в заплаві р. Сіверський Донець (м. Зміїв Харківської області), а в степовій зоні – в м. Міловому Луганської області, Новій Каховці Херсонської області.

Внаслідок інтродукції став значно поширеним видом. Біологічна й екологічна характеристика *E. tetraedra hercynia* близька до попередньо описаного підвиду.

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

Біотопами підвиду слугують береги водойм, мочаристі ліси та вологі луки. Особини підвиду надають перевагу таким типам ґрунтів: підзолистим, лучним, рідше буроземам.

Рід *EISENIA* (Malm, emend. 1877, Michaelsen, 1900)

***Eisenia fetida* (Savigny, 1826)**

Космополітний вид. Е межах Східної Європи поширений до Кольського півострова (Всеволодова-Перель, 1997). Його можна вважати синантропним видом. Поширений у компостах, у гною та в ґрунтах з великим вмістом органічних решток поблизу господарських будівель. На півночі Європи *Eisenia fetida* поширений лише в антропічних біоценозах. Широко вирощують його на верміфермах, для утилізації рослинних решток, отримання біогумусу та повноцінного корму для сільськогосподарських тварин і живлення риб у ставках. У природних умовах трапляється в низькогір'ї Карпат (у гниючій деревині), в заплавах Південного Бугу, пониззі Дніпра, у Великоанадольському лісі і на території Кримського півострова (Поп, 34, 47, 81, 91, 162, 174). Може перебувати в нагромадженнях рослинних решток ярів, берегах струмків і річок. Вид належить до підстилкової морфо-екологічної групи.

Загалом вид гідрофільний і надає перевагу вологим, сирим та мокрим біотопам і уникає сухих. У поширенні виду важливу роль відіграє підвищена температура субстрату (підстилка, купи побутового сміття, гній і ін.). Первинна трансформація органічного субстрату бактеріями, грибами спричиняє виділення теплової енергії й заселення біотопу *Eisenia fetida.*

У природних умовах фертильні особини відкладають 1–2 кокони. Через три тижні виходять 2–20 черв'яків. Через три місяці вони стають

Буценко Л. В. Іванців В. В.

фертильними. Загалом, за весь період життєвого циклу одна особина продукує 200–400 особин за один рік.

Eisenia Andrei (Bouche, 1972)

Отриманий у наукових лабораторія гібрид за пів століття отримав поширення на всіх континентах. Цей триплоїдний вид, культивований у господарствах США, повсюдно використовується для перероблення органічних відходів сільськогосподарського і промислового виробництва з 60-х років XX століття. В нинішній час у країні є близько 1500 центрів та багато вермибоксів з утилізації органічних відходів у малих домашніх господарствах. Технологію вермикультури з перероблення органічних відходів зараз використовують понад 100 країн світу.

Нині найбільш продуктивним вважається «червоний каліфорнійський черв'як» *Eisenia andrei* (Bouche, 1972), виведений у результаті гібридизації в університеті штату Каліфорнія в 1959 р. Без сумніву, його потрібно трактувати як вид. У США та Євразії проводяться селекційні роботи з підвищення продуктивності цього триплоїда – *Eisenia andrei*. Селекціонери досягнули значних успіхів в отриманні штамів зі скороченням тривалості постембріонального розвитку, швидкості росту, збільшення біомаси. Крім того, збільшили плодючість та вихід молоді з яйцевих коконів. Без сумніву, селективні штами продуктивніші, ніж дикі. Зауважимо, що селективні штами *Eisenia andrei* мають здатність переробляти більше органічних відходів, можуть переносити нижчі температурні умови, відзначаються вищою плодючістю. Їхня плодючість упродовж року сягає 1500 молодих особин. Популяція може подвоюватися протягом 40 днів.

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

Eisenia submontana (Vejdowskys, 1875)

Тип ареалу: альпійсько-ілірійсько-карпатський. Відомий для України (Карпати), Румунії, Словаччини, Чехії, Болгарії, Боснії, Герцоговини та Північної Угорщини. Поширений вид у Карпатах. Гірський дощовий черв'як, який заселяє біоценози прохолодного (лісового), помірно холодного (лісового), холодного (субальпійського) термічних поясів. У горах ці черви сягають висоти 1450–1500 м н. р. м. і поширені не тільки в підстилці, а й у гниючій деревині. Майже повсюдно трапляються в гірсько-лісовій зоні. На відміну від інших дощових черв'яків Карпат особини виду мають здатність повзати по стовбурах дерев і гілляках. *Eisenia submontana* розмножуються на деревах під корою та в розщілинах гілляк, куди вони наносять ґрунт. Рідше плодяться у підстилці або верхньому гумусовому горизонті ґрунтового профілю. Заселяють ґрунти переважно мішаних і хвойних лісів.

Вологолюбний вид. Заселяє мокру або сиру, гниючу деревину. *Eisenia submontana* є важливим компонентом у ґрунтоутворенні в лісових масивах Карпат. Особини активно заповнюють чорноземом пустоти щебневого й пісковикового горизонтів, які утворилися після ерозії ґрунтового покриву. Ці організми мають здатність переносити дрібнозем і формувати структурований перегнійний шар ґрунту на поверхні оголених кам'янистих схилів та сприяють формуванню рослинних асоціацій. *Eisenia submontana* бере участь у формуванні ялинових насаджень.

Eisenia spelaea (Rosa, 1901)

Тип ареалу: альпійсько-ілірійсько-карпатський. Відомий для Румунії, України, Словаччини (високі Татри) (Перель, 1979; Zajonc, 1981). Вид

Буденко Л. В. Іванців В. В.

малопоширений у Карпатах і Придунайських країнах. *Eisenia spelaea* – гірський дощовий черв'як, який заселяє біоценози прохолодного (лісового), помірно холодного (лісового), холодного (субальпійського) термічних поясів. Має здатність заселяти біогеоценози до 1600 м н. р. м. Вид відносять до верхньоярусної нірникової морфо-екологічної групи дощових черв'яків.

Щодо гранулометричного складу ґрунтів, то *Eisenia spelaea* надає перевагу середнім і важким суглинковим ґрунтам, з доброю водопроникністю.

У Карпатах дощові черв'яки поширені в різних типах грунтів: дерново-буроземних, буроземах кислих (прохолодних, помірно холодних).

Цих дощових черв'яків можна вважати гідрофілами. Вони поширені у вологих і сирих ґрунтах. Л. Черносвітов (1935) вказує, що цей вид ґрунтових олігохет надає перевагу вологим та сирим ґрунтам і займає кореневий шар трав'янистих рослин. Належить до підстилкової морфо-екологічної групи.

Eisenia lucens (Waga, 1857)

Тип ареалу: альпійсько-ілірійсько-карпатський. Відомий для України (Карпати), Польщі, Словаччини, Чехії, Угорщини, Австрії, Німеччини, Румунії, Угорщини, Болгарії, Греції, Швейцарії, Італії. *Eisenia lucens* поширений у гірсько-лісовій та субальпійській зонах.

Ці тварини належать до підстилкової морфо-екологічної групи і поширені в підстилці та гниючій деревині. Майже повсюдно трапляються в гірсько-лісовій зоні.

Вид заселяє біогеоценози лук, листяних, хвойних та мішаних лісів. Проте віддає перевагу лукам, листяним лісам. Значно нижча чисельність виду в хвойних лісах. *Eisenia lucens* відсутній в агробіогеоценозах і в

Буденко Л. В. Іванців В. В.

печерах.

Поширений у різних за гранулометричним складом ґрунтах. Проте надає перевагу глинистим ґрунтам, рідше кам'янистим, піщаним та суглинковим.

Гідрофільний вид. Відіграє важливу роль в утворенні ґрунту в лісових масивах Карпат. Має здатність транспортувати дрібнозем, чим сприяє формуванню верхнього горизонту ґрунтового профілю і його родючості.

Eisenia lucens заселяє біогеоценози, багаті на органічні рештки – гниючі стовбури дерев, пеньки, мохи, а також органічні рештки, які містяться біля стовбурів дерев. Має здатність повзати по деревах і мешкати в розщілинах гілляк.

***Eisenia nordenskioldi* (Eisenia, 1879)**

Азійський вид, поширений у Сибіру, на Уралі і частково в східних та південно-східних районах Руської рівнини. Західною межею поширення виду є Дніпропетровська область (Жуков, 2009). Ареал виду обіймає арктичну тундру на Таймирі (18) та східні райони Магаданської області й Камчатки (27, 122). У комплексах дощових черв'яків *Eisenia nordenskioldi* домінує в біогеоценозах Середнього й Південного Уралу, а також Середнього Поволжя (1, 2, 40, 87) та південного лісостепу (69, 70). Вид поширений у біогеоценозах Центрально-Чорноземного (Воронезького) заповідника. В. С. Петров (1947) вказує на його знаходження в лісових насадженнях у середній частині р. Дон (126).

У Правобережній Україні є малопоширеним видом. На виявлення виду вказують Й. Й. Малевич (1954), А. І. Зражевський (1957), Злотін (1969,

Буценко Л. В. Іванців В. В.

Хохлоєва (1986). Відзначимо знаходження В. В. Поповим (135, 138) виду в Харківській та Донецькій областях.

У степовій зоні Правобережної України цей вид виявлений у байраках і заплавах річок у населених пунктах Кринички, Солоне, Софіївка Дніпропетровської області (Жуков, 2009).

Eisenia nordenskioldi відносять до нірникової морфо-екологічної групи. Вид невибагливий до вологості ґрунту.

Eisenia balatonica (Pop, 1943)

Eisenia balatonica – ґрунтово-підстилковий амфібіотичний вид. Поширений у ґрунтах, які можуть бути покриті шаром води (Всеволодова-Перель, 1997). Типовими місцями оселення особин є заболочені ґрунти заплав річок, береги ставів, озер. У літній період верхні шари водойм добре прогріваються і концентрація розчиненого кисню у воді зменшується. Це призводить до його дефіциту. Як біологічна адаптація до нестачі кисню у середовищі оселення дощового черв'яка сформувалася морфо-анатомічна організація хвостового кінця тіла, що дає змогу забезпечити організм належною кількістю кисню під час його коливальних рухів (Перель, 1975).

За літературними даними, *Eisenia balatonica* поширена в болотистих ґрунтах з важким суглинковим складом (46, 47, 81, 90). Особини виду можуть перебувати в шарі гниючої трави, у вологому глинистому ґрунті серед коріння трав'янистих і дерев'янистих рослин.

Вид поширений у Сибіру, на Далекому Сході, у Північному Казахстані, на півдні Російської рівнини, Передкавказзі (Всеволодова-Перель, 1997). Виявлений у Центральному Передкавказзі в гирлі р. Великий Зеленчук (Проконова, 2005). *Eisenia balatonica* поширена в Поволжі, Ростовській

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

області, Україні та Центральній Європі (2, 61, 111, 118). Знайдена також у заплаві Дніпра. Ми виявили вид у межах Волинського і Малого Полісся. Особини виду рідко трапляються в типових для них біоценозах.

Зауважимо, що цей вид (один екземпляр) виявив біля м. Новогеоргіївка Кіровоградської області в 1950 р. Й. Й. Малевич і описав його як новий вид – *Eisenia ukraina*. В. В. Попов, порівнявши опис виду за Й. Й. Малевичем з описом В. Попа, зазначив, що *Eisenia ukraina* є синонімом виду *Eisenia balatonica*.

Рід *OCTOLASION* Örley, 1885

***Octolasion lacteum* Öerley, 1885**

Космополітний вид. Відомий далеко за межами Палеарктики. В Західній Європі *O. lacteum* значно поширений у Польщі, Словаччині, Чехії, Македонії, Італії, Німеччині, Франції, Португалії, Великобританії (47, 61, 175, 182, 200, 203, 217, 219). У Східній Європі східна межа ареалу сягає Татарстану (1). У Середній Азії поширений тільки в агробіогеоценозах (154).

Один із поширених видів у Правобережній Україні. У західному регіоні України дощові черв'яки заселяють біогеоценози зони мішаних лісів – у Волинському і Малому Поліссі; Лісостепової зони (Західноукраїнська лісостепова провінція) – Волинської височини, Розточчя, Опілля, Західноподільського і Прут-Дністровського лісостепу; Українських Карпат, Передкарпаття, Закарпаття (16, 17, 51).

В Українському Поліссі дощові черв'яки виявлені в різних біотопах: листяних і мішаних лісах, пасовищах, меліоративних каналах, лучних заплавах річок, по периметру боліт, у заростях верболозу, вільшаників. У Лісостеповій зоні дощові черв'яки поширені в дібровах, заплавних дібровах (у понижених вологих ділянках лісу у верхньому шарі ґрунту), ярах, балках,

Буценко Л. В. Іванців В. В.

глибоких річкових долинах, густих заростях верболозу, болотистих ділянках заплавних лук, агроценозах, а в Степовій – у заплавах річок, у ярах, покритих лісом.

У Карпатах *Octolasium lacteum* поширений в улоговинах, по берегах струмків, біля мочарів до 600 м н. р. м.

Вид належить до верхньоярусної морфо-екологічної групи, живиться перегноєм. *Octolasium lacteum* заселяє найрізноманітніші біогеоценози рівнинних та гірських ландшафтів.

Організми надають перевагу біогеоценозам листяних, мішаних лісів, луків і агробіогеоценозам. Рідко заселяють хвойні ліси. Мають здатність оселяти густі верболози, які ростуть на легких супіщаних ґрунтах, на лучно-болотних заплавних долинах річок. Має місце оселення їх у заплавних дібровах (у понижених вологих ділянках лісів у верхніх ґрунтових горизонтах).

Рід *OCTODRILUS* Omodeo, 1956

***Octodrilus transpadanus* (Rosa, 1884)**

Тип ареалу: альпійсько-сирійсько-егейський, диз'юнктивний. Вид відомий для України, Російської Федерації, Польщі, Словаччини, Чехії, Угорщини, Молдови, Румунії, Болгарії, Австрії, Швейцарії, Італії, Іспанії та Балканського півострова. У Східній Європі поширений до середньої течії р. Дону і на Кавказі. У Передкавказзі відзначений в околицях м. Краснодара, у долині р. Кубані (Всеволодова-Перель, 1997; Прокопова, 2004, 2005). *Octodrilus transpadanus* відомий у біоценозах від Причорномор'я до північно-західних схилів Середньоруської височини (Прокопова. 2003, 2004, 2005).

Вид поширений на півдні і в центральній частині Західної Європи (46, 61, 216). Північною межею ареалу в Західній Європі є лучні ділянки Малих

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

Карпат (Попов, 219). У Східній Європі поширений від Карпат і Молдови на заході та на сході до середньої течії р. Дону і Кавказу (16, 42,47, 55, 59, 60, 61, 82, 125, 126, 155, 161, 164, 165, 174). Що стосується північної межі ареалу, то В. В. Попов (137) вказує на знаходження виду в біоценозах гирла р. Свиги (Сумська область) та р. Десни (кордон Чернігівської області з Росією).

Octodrilus transpadanum поширений в Україні на рівнинах у широколистяних лісах, лісостепу та північній частині степу (Малевич и др., 1954; Зражевський, 1957; Іванців, 2007). О. В. Жуков, О. Є. Пахомов, О. М. Кунах (2007) вказують на знаходження цього виду в північній частині Дніпропетровської області. В західному регіоні України ці дощові черв'яки поширені в зоні Мішаних лісів – Волинському і Малому Поліссі; Лісостеповій зоні – Волинській височині, Опіллі, Західному Поділлі, Північному Поділлі; Українських Карпатах, Передкарпатті та Закарпатті.

Трапляється вид у листяних лісах, луках та на полонинах. *Octolasium transpadanus* уникає мішаних та хвойних лісів.

В Українському Поліссі ми виявили цих дощових черв'яків в урочищах, пасовищах, меліоративних каналах, лучних заплавах річок, по периметру боліт, у заростях верболозу, вільшаників. У межах Лісостепової зони вони поширені в дібровах, ярах, балках, глибоких річкових долинах. У степовій зоні знайдені в заплавах річок, у ярах, покритих лісом.

У Карпатах поширення *O. transpadanus* зумовлено виходом на денну поверхню карбонатних осадових порід. Вид виявлений в околицях м. Рахова, м. Великий Бичків, с. Богдан, с. Луги і на хребтах Свидовець, Чорногора. У Степовій зоні часто приурочений до інтразональних ґрунтів.

Octodrilus transpadanus є типовим гідрофільним видом, тому його

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

поширення залежить від глибини залягання ґрунтових вод або розміщення біотопів біля водойм.

Вид відносять до нірникової морфо-екологічної групи дощових черв'яків. Щодо гранулометричного складу ґрунтів, то організми надають перевагу суглинковим ґрунтам. Рідко заселяють глинисті й піщані ґрунти.

***Octodrilus lissaensis* (Michaelsen, 1891)**

Тип ареалу: альпійсько-ілірійсько-карпатський, диз'юнктивний. Відомий для Словаччини, України, Польщі (Татри, Бещади), Румунії, Угорщини, Австрії, Швейцарії, Греції, Іспанії. Вид належить до ґрунтово-підстилкової морфо-екологічної групи дощових черв'яків.

У Правобережній Україні *Octodrilus lissaensis* поширений у біогеоценозах Карпат. Вид заселяє дубові, дубово-букові, букові й лучні біогеоценози, які добре зволожені та мають розвинутий трав'яний покрив. Трапляється в біогеоценозах мішаних лісів під товстим шаром листяної підстилки і відсутній у хвойних. Поширення цих червів має мозаїчний характер, що зумовлено високим вмістом катіонів Ca^{2+}, Mg^{2+} у ґрунтах, які сформувалися на флішових відкладах. Організми надають перевагу вологим і сирим ґрунтам.

Вид в Україні поширений у низькогірному поясі. Ми виявили його у с. Яблунів (550–600 н. р. м.), Зовнішніх Карпатах (околиця м. Болехова, г. Кам'яний Копець (634 м н. р. м.). Т. С. Перель (1979) вказує на знаходження виду на Вулканічному хребті, у районі м. Ужгорода, Передкарпатті (Печеніжинське, Дубенецьке лісництва).

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

А. Зічі (Zicsi, 1965) вказує на те, що вид поширений у високогірних вологих луках Карпат. Його біотопи містяться у вологих ґрунтах з високим вмістом детриту на різних стадіях трансформації.

Щодо гранулометричного складу ґрунтів, то організми надають перевагу суглинковим і глинистим ґрунтам. Рідко заселяють поверхнево-глейові ґрунти.

Octodrilus lissaensis заселяють лучні буроземи підзолисті, дерново-буроземні типи ґрунтів.

Octodrilus complanatus (Dugès, 1828)

Вид малопоширений і належить до егейського типу ареалу (Plisco,1973). Відомий для небагатьох країн Європи: України, Молдови, Польщі, Словаччини, Португалії, Іспанії, Південної Франції, Румунії, Італії (Сицилія), а також Північної Африки (Алжир, Марокко) та країнах Балканського півострова. В Україні виявлений у біогеоценозах Карпат. У Польщі поширений в ґрунтах мішаних лісів.

З огляду на те, що наявні тривалі дискусії щодо систематичної самостійності цього виду, важко дати їхню біологічну й екологічну характеристику. Автор відзначає, що черви живуть у ґрунті, в підстилці, на берегах потоків мішаних лісів.

Рід *DENDRODRILUS* Omodeo, 1956

Dendrodrilus subrubicundus (Eis., 1874)

Космополітний вид. Поширений у всій Голарктиці. В XV, XVI століттях був розселений людиною в Австралію, Південну та Північну Америку. В Україні відомий для всіх регіонів.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

Т. С. Перель (1979) вважає *D. rubidus subrubicundus* синантропною амфіміктичною формою *D. rubidus.*

Систематичне положення *D. rubidus і D. subrubicundus* завжди було дискусійне. Ці види різняться між собою багатьма морфо-анатомічними ознаками. Переважно вони зумовлені екологічними відмінностями та різними екологічними нішами. У нинішній час виділено два види: *D. subrubicundus і D. rubidus*. Останній представлений двома підвидами: *D. rubidus rubidus* (Sav.), *D. rubidus tenuis* (Eis.)

Dendrodrilus subrubicundus заселяє біотопи з товстим шаром мортмаси (підстилки), а також компостні нагромадження, гнойові кагати і ями. Трапляються у великій кількості біля господарських будівель у ґрунтах з великим вмістом гумусу. Часто його чисельність чимала по берегах водойм, стічних каналів, на городах, а також на добре угноєних полях. Рідко трапляється в ґрунтах листяних, мішаних і хвойних лісів.

А. І. Зражевський (1957) вказує на знаходження виду у вологих біоценозах під гниючим листям, у гниючих стовбурах дерев, мохах. Автор вказує на спорідненість біології *D. subrubicundus* з *Eiseniella tetraedra*. Причому вони були віднесені до одного «екологічного угруповання видів дощових черв'яків в УССР». Вони оселяються в рослинних рештках, гумусо-мулистому горизонті та «висячих ґрунтах». Г. Фюллер (Füller, 1952) знаходив *D. subrubicundus* у гниючих букових деревах.

Вид можна віднести до евриіонних організмів, які оселяють едафотопи з актуальною кислотністю pH 4,2–6,5.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

Dendrodrilus rubidus rubidus (Savigny, 1826)

Поширений вид у Європі. В Україні виявлений у біогеоценозах західного регіону, зокрема в Карпатах. Вид належить до ґрунтово-підстилкової морфо-екологічної групи дощових черв'яків.

Dendrodrilus rubidus rubidus надає перевагу біогеоценозам лук, листяним, мішаним і хвойним лісам. Рідко оселяється на полях.

Щодо гранулометричного складу ґрунтів, то організми надають перевагу глинистим ґрунтам. Проте вони рідко заселяють кам'янисті й піщані ґрунти. Щодо типів ґрунтів, то їх можна віднести до еврибіонтних організмів. Вони заселяють лучні, дерново-підзолисті, буроземні й оброблювані ґрунти. Заслуговує на увагу той факт, що їхня чисельність найвища в оброблюваних ґрунтах (городах). Рідко оселяються в чорноземах, буроземах.

Типовий гігрофіл. Поширений у вологих, сирих ґрунтах, рідко трапляється у свіжих.

Dendrodrilus rubidus tenuis (Eisen, 1874)

Космополітний вид. Поширений у всій Голарктиці. Занесений людиною на всі континенти, а також у Нову Зеландію і на острови поблизу Антарктиди.

В Україні відомий для всіх регіонів. Вид широко розповсюджений у біогеоценозах природно-географічних зон. *D. rubidus tenuis* належить до ґрунтово-підстилкової морфо-екологічної групи дощових черв'яків.

Типовими біотопами виду є гниюча деревина. Вид поширений у листяних, мішаних, рідше у хвойний лісах. Домінує в біогеоценозах листяних лісів. В агробіогеоценозах відсутній. Поширення виду тісно пов'язане з

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

інтразональними ґрунтами річок, потоків та струмків.

Типові едафотопи – лісова підстилка, кора гниючих пеньків і стовбури. Відзначено домінування виду на лісових вирубках. У міру зменшення гниючої деревини їхня чисельні у біотопах різко зменшується. Надалі *D. rubidus tenuis* трапляється рідко. Т. С. Перель (1979) зазначає, що в спілих лісах цей вид під час розкопок трапляється поодиноко.

Вид надає перевагу сирим і мокрим ґрунтам. У сухих ґрунтах відсутній. Що стосується гранулометричного складу, то особини віддають перевагу суглинковим, легким і середнім глинистим ґрунтам. Рідко заселяють ґрунти з великим вмістом хрящу. Щодо типів ґрунтів, то вони надають перевагу дерново-підзолистим, лучним та буроземим ґрунтам.

Рід *DENDROBAENA* Eisen, 1879 emed. Pop, 1941

Dendrobaena byblica (Rosa, 1893)

Вид належить до кавказько-альпійсько-сирійсько-егейського типу ареалу. Ареал диз'юнктивний. На теперішній час відомий для Карпат, Середньої та Малої Азії, Кавказу, Балканського півострова.

У Російській Федерації виявлений на Кавказі, в околиці Горячого Ключа, у заболоченому вільшанику на лівому березі р. Псекупс (Перель, 1966). У Краснодарському краї вид поширений у районі Туапсе (Всеволодова-Перель, 1997).

Крім того, вид трапляється на Кавказі на відрогах Аджаро-Імеретинського, Тріалетського й Сагурамо-Ялноського хребтів і на Джавахетськім плоскогір'ї (Квавадзе, 1985); у Південному Казахстані і Середній Азії, а саме – в горах Гіссаро-Дарваза і Копетдага, у ґрунтах високотравних лук і під шатром дерев'янистих і чагарникових рослин

Буценко Л. В. Іванців В. В.

(Перель, 1979).

Dendrobaena byblica належить до ґрунтово-підстилкової морфо-екологічної групи дощових черв'яків.

У Правобережній Україні відомий для Карпат, де заселяє нижньогірний пояс Полонинсько-Чорногорських Карпат (Полонинського хребта) на висоті 400–500 м н. р. м. Типовими біогеоценозами є букові ліси. Щодо гранулометричного складу, то віддає перевагу важким суглинкам. *Dendrobaena byblica* як підстилковий вид заселяє бурі гірсько-лісові щебенюваті ґрунти.

***Denrobaena attemsi* Michaelsen, 1889**

Рідкісний вид. Належить до кавказько-альпійсько-сирійсько-егейського типу ареалу. Поширений в Україні, Росії (Передкавказзі), Румунії, Словаччині, Чехії, Австрії, Німеччині, Криті, Сирії, Туреччині, рідкісний вид у Передкавказзі.

У Правобережній Україні виявлений лише в Карпатах. Він належить до підстилкової морфо-екологічної групи дощових черв'яків. Крім підстилки, оселяється під корою сухих дерев або в гниючій деревині.

Dendrobaena attemsi заселяє біогеоценози низькогірного поясу вологих букових, ялицево-букових та ялиново-букових лісів, а також – верхнього гірського поясу лісових біогеоценозів. Діапазон висотного поширення – у межах 600–2000 м н. р. м.

Типовий гігрофіл. Поширений у вологих, сирих ґрунтах, рідко трапляється у свіжих. Щодо гранулометричного складу ґрунтів, то вид надає перевагу середнім і важким суглинкам із хрящем.

Адаптований до життя в підстилці. Екологічною особливістю цього

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

виду є те, що він трапляється на Кавказі тільки в гниючій деревині або під корою сухих дерев (Квавадзе, 1985). У Передкавказзі виявлений у гниючій деревині граба на горі Бештау (Проконова, 2004).

Dendrobaena attemsi поширений у субальпійській зоні гірського масиву Чорногори (Сергієнко,1969; Царик, 1975). Г. Ф. Курчева (1972) вказує на знаходження виду на г. Побита гірського масиву Чорногора. Діапазон висотного поширення *D. attemsi* – від 600 до 1300 м н. р. м. В альпійській зоні на висоті 2000 м і більше вид не виявлений.

***Dendrobaena alpina* (Rosa, 1884)**

Dendrobaena alpina належить до люмбрицидів з кавказько-альпійсько-сирійсько-егейським типом ареалу. Поширений в Україні, Румунії, Угорщині, Словаччині, Чехії, Польщі, Греції, Словенії, Італії, Швейцарії, Австрії, на Криті, в Сирії, Грузії, Азербайджані, Вірменії, Туреччині.

Dendrobaena alpina заселяє передгір'я (Сколе – Любенецьке і Дубенецьке лісництва) та низькогірні ліси Прикарпаття (Печеніжське лісництво) (Перель, 1979), а також передгір'я (Циганівці) і низькогір'я (Вулканічний хребет) Закарпаття. Ми відзначили оселення виду в різних біогеоценозах на Свидовець-Кобилецькій поляні, г. Близниця, г. Петрос, г. Меннул Угорська Прибуй, нижньогірному поясі Полонинсько-Чорногорських Карпат (Полонинський хребет) на висоті 400–500 м н. р. м.

Dendrobaena alpina – ґрунтово-підстилковий вид. Він може не тільки заселяти верхній шар ґрунту, але й лісову і лучну підстилку.

Серед дощових черв'яків є декілька видів, які мають здатність заселяти різні температурні пояси Карпат. Тобто його можна віднести до евритермних організмів, які здатні заселяти біогеоценози з різним температурним

Буценко Л. В. Іванців В. В.

діапазоном.

У Карпатах він заселяє різні гірські лісові масиви та полонини (субальпійські луки). Типовими біогеоценозами є вологі грабові, букові та буково-ялицеві ліси, субальпійські луки. Часто ми знаходили особини виду на берегах гірських потоків.

Щодо гранулометричного складу, то вид віддає перевагу середнім і важким суглинкам. *Dendrobaena alpina* як ґрунтово-підстилковий вид заселяє бурі гірсько-лісові щебенюваті ґрунти.

Вид вимогливий до вологості підстилки, найчастіше заселяє вологий або сирий ґрунт та підстилку. Здатність *Dendrobaena alpina* займати помірно холодний та субальпійський пояс зумовлена особливостями термічного режиму підстилки та верхнього шару ґрунту.

Ми відзначили поширення *Dendrobaena alpina* у таких поясах: помірно-теплому (350–500 м н. р. м.), прохолодному (лісовому, 500 м н. р. м.), помірно холодному (лісовому, 800–1200 м. н. р. м.), верхній межі холодного (верхній межі субальпійського, 1200–1300 м н. р. м.). Проте Т. С. Перель (1979) вказує, що цей вид поширений на Вірменському нагір'ї на висоті 2000 м н. р. м.

Dendrobaena alpina заселяє ґрунти з різним гранулометричним складом Майже однакове поширення особин виду у глинистих, супіщаних та кам'янистих ґрунтах, рідко трапляється у суглинкових ґрунтах, але поширені в підзолистому типі ґрунтів.

Dendrobaena octaedra (Savigny, 1826)

Космополітний вид. Поширений у європейській тундрі, Північній Америці (193), Західному Сибіру (47) та на Далекому Сході (84). У своєму

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

поширенні на північ досягає Північного Льодовитого океану. Вид зареєстрований в арктичному поясі та в субарктиці, у тундрі, відзначений на Кольському півострові (Канін, Колгуев), на Новій Землі і Югорському півострові (Ude, 1902; Michaelsen, 1900, 1910; Вселолодова-Перель, 1988). Знайдений на півночі Скандинавського півострова, в Ісландії, на півдні Гренландії на півострові Лабрадор і на Алясці (Michaelsen, 1900, Karpinen, 1964; Stop-Bowitz, 1969; Gates, 1974). Є одним з небагатьох видів дощових черв'яків, який трапляється в тайгових лісах і на Кавказі, хоча досить рідко (Перель, 1979). Найбільше поширений в європейській частині.

У східній Європі *Dendrobaena octaedra* поширений у лісових масивах. Особини виду оселяють підстилку хвойних і листяних дерев (14, 46, 85, 105).

У Правобережній Україні *Dendrobaena octaedra* поширений у різних біогеоценозах Карпат, а саме: у вологих грабових дібровах, вологих чистих бучинах, вологих буково-ялицевих лісах. Займає різну висотність – від 400 до 1300 м н. р. м.

У зоні мішаних лісів (Волинського, Житомирського, Київського Полісся) *D. octaedra* трапляється в біогеоценозах вологих та сирих листяних і мішаних лісів. Біогеоценози розміщені на дерново-підзолистих ґрунтах.

У Західноукраїнській, Дністровсько-Дніпровській лісостеповій провінції *D. octaedra* трапляється в сирих і вологих листяних, мішаних і хвойних біогеоценозах. Проте відзначимо його поширення в заплавах річок, листяних і мішаних лісах. У степовій зоні знайдений у байрачних лісах і заплавах річок.

Dendrobaena octaedra належить до підстилкової морфо-екологічної групи дощових черв'яків. Населяє підстилку біогеоценозів листяних, мішаних і хвойних лісів, а також лук, торфово-болотних низинних боліт.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

Знайдений у листяному лісі, у надзаплавній терасі середньої течії Дністра (155).

Рід *FITZINGERIA* Zicsi, 1978

Fitzingeria platyura montana (Cernosvitov, 1932)

А. Зічі (Zicsi, 1978) виділив з роду *Dendrobaena* рід Fitzingeria (Zicsi, 1978). Власне до нього було віднесено два види: *Fitzingeria platyura montana* і *Fitzingeria platyura depressa*. Зазначимо, що основною підставою виділення окремого виду є розміщення у цих черв'яків чоловічих статевих отворів не на 15-му сегменті, а біля початку пояска, у ділянці 23–27 сегментів. Вид поширений у Південній Польщі, Україні, Чехії, Словаччині, Румунії, Угорщині, Австрії.

У Кодрах Т. С. Перель (1962) виявила *Fitzingeria platyura montana*. Вид має диз'юнктивний ареал і знайдений на Балканському півострові. В гірсько-лісовій зоні Українських Карпат поширеними є гірські види, які не виходять на рівнини.

Отже, дощові черв'яки можна віднести до найчисленнішої і важливої у функціональному відношенні групи представників ґрунтової фауни екосистем помірного і тропічного поясів Земної кулі. Ця група тварин неоднорідна з екологічного й морфо-фізіологічного поглядів, оскільки є великі відмінності в біології та екології видів. Дощові черв'яки оселяють ґрунти з різними мінеральними горизонтами. Вони живляться рослинними рештками ґрунту і на поверхні верхнього горизонту.

У розділі, присвяченому кадастру дощових черв'яків Правобережної України, наведено характеристику їхніх ареалів. Подано відомості про їхнє

Буценко Л. В. Іванців В. В.

поширення в межах досліджуваного регіону та прилеглих територій. Також представлено цілий спектр відомостей про географічне поширення видів, їхню чисельність, біомасу, стан, біологічну активність, тривалість літньо-осінньої та зимової діапауз. Наведено характеристику типів і видів ґрунтів, у яких вони здійснюють метаболічні процеси, зокрема сприяють розвитку ґрунтового профілю, формують структуру ґрунту та здійснюють педотурбацію органічних і мінеральних компонентів.

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Агрохимическая характеристика почв СССР: Украинская ССР / Под. ред. А. В. Соколова, Н. К. Крупского.– М.: Наука, 1973.– 341 с.
2. Аксенов С. М., Кузнецов Л. М., Федоров А. С. Рекультивация выработаных торфяников северо-запада РСФСР // Рекультивация земель РСФСР.– Л.: ЛГУ, 1973.– С. 284–290.
3. Алисов Б. П., Дроздов Б. П., Рубинштейн Е. С. Курс климатологии.– Л.: Гидрометеоиздат, 1952.– 487 с.
4. Андрианов П. И. Теплота смачивания и удельная поверхность почвы.– ВАСХНИЛ, 1937.– 71 с.
5. Андрианов М. С. О циркуляционных факторах климата западных областей УССР // Учен. зап. Львов. ун-та.– 1951.– Т. 18, вып. 1.– С. 20–36.
6. Андрианов М. С. Вертикальная термическая зональность Советских Карпат // Науч. зап. Львов. ун-та.– 1957.– Т. 40, вып. 4.– С. 189–198.
7. Андрущенко Г. О. Грунти Західних областей УРСР.– Л.; Дубляни: ЛСГІ, б. в., 1970а.– Т. 1.– 114 с.
8. Андрущенко Г. О. Грунти Західних областей УРСР.– Л.; Дубляни: ЛСГІ, б. в., 1970б.– Т. 2.– 118 с.
9. Антипов-Каратаев И. Н., Антипова-Каратаева Т. Ф., Ясиновский А. Н. Физико-химические свойства в зависимости от состава и соотношения обменных катиомических свойств почв в зависимости от состава и соотношения обменных катионов // Коллоидный журн.– 1935.– Вып. 4.– С. 319–339.
10. Аристовская Т. В. Микроорганизмы как особый компонент экосистемы // Труды X Междунар. конгресса почвоведов.– Т. 3.– 1974.– С. 15–21.

Буєнко Л. В. Іванців В. В.

11. Арманд Д. Л. Наука о ландшафте.– М.: Мысль, 1975.– 286 с.
12. Артемьева Т. И. Комплексы почвенных животных и вопросы рекультивации техногенных территорий.– М.: Наука, 1989.– 111 с.
13. Атлавините О. Промежуточные хазяева метастронгилегза свиней в Литовской ССР // Тез. докл. конф. и Весоюзн. общества гельминтологов.– М., 1958.– С. 8.
14. Атлавините О. Распространение дождевых червей (Lumbricidae), зараженых нематодами Porrocaecum ensicaudatum Zeder, 1800 на территории Литовской ССР // Проблемы паразитологии.– К., 1963.– 152 с.
15. Атлавините О. Распространение личинок нематод (Porrocaecum ensicaudatum Zeder, 1800 и Metastrongylus) в Литовской ССР // Тр. АН ЛитССР. Серия: Зоология.– 1964.– Т. 1, № 33.– С. 63–68.
16. Атлавините О. П. Экология дождевых червей // Тр. АН ЛитССР. Сер. В.– 1966.– Т. 2 (40).– С. 177–187.
17. Атлавините О. П. Распределение дождевых червей, моллюсков и многоножек // Тр. АН ЛитССР. Сер. В.– 1973.– Т. 1 (61).– С. 93–108.
18. Атлавините О. П. Экология дождевых червей и их влияние на плодородие почвы в Литовской ССР.– Вильнюс: Мокслас, 1975.– 201 с.
19. Атлавините О. Влияние дождевых червей на агроценозы.– Вильнюс: Мокслас, 1990.– 179 с.
20. Атлас почв Украинской ССР / Под. ред. Н. К. Крупского и Н. И. Полупана.– К.: Урожай, 1979.– 74 с.
21. Атлас природных условий и естественных ресурсов Украинской ССР, 1978.– 183 с.

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

22. Афанасьева Т. В., Терешина Т. В., Чайковская Н. Р. Почвы поймы среднего течения р. Оби и их марганцовисто-железистых образований // Вестник МГУ. Биология, почвоведение.– 1974.– № 2.– С. 94–102.
23. Бабанин Б. Ф., Воронин А. Д., Карпачевский Л. О. и др. О некоторых путях превращения Fe в почвах // Почвоведение.– 1975.– № 2.– С. 35–40.
24. Бабанин Б. Ф., Карпачевский Л. О., Опаленео А. А., Шоба С. А. О формах Fe-соединений в конкрециях из разных почв // Почвоведение.– 1976.– № 5.– С. 132–138.
25. Бабиченко В. Н. Термический режим / Природа Украинской ССР. Климат.– К.: Наук. думка, 1984.– 232 с.
26. Бабиченко В. И., Лоева И. Д. О термических особенностях территории Украинских Карпат // Тр. Укр. НИТМИ.– 1967.– Вып. 65.– С. 131–139.
27. Бабурина Е. А. Строение и гистогенез мускулатуры Lumbricidae // Рефераты научного исследования работ за 1945 г. Отд. биол. наук АН ССР.– М.: Изд-во АН ССР, 1945.– С. 239–242.
28. Бабурина Е. А. Гистогенез мускулатуры дождевого червя Eisenia foetida // Докл. АН ССР. LXXIV.– 1950.– № 3.– С. 611–614.
29. Бабурина Е. А. Мускульные клетки дождевых червей // Докл. АН СССР.– 1972.– № 1.– С. 133–136.
30. Бабьева И. П., Зенова Г. М. Биология почв.– М.: Изд-во Моск. ун-та, 1989.– 336 с.
31. Балуев В. К. Дождевые черви основных почвенных разностей Ивановской области // Почвоведение.– 1950.– № 4.– С. 219–227.
32. Барабаш М. Б. Режим увлажнения // Природа Украинской ССР. Климат.– К.: Наук. думка, 1984.– С. 77–103.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

33. Барцевич В. В. Опыты по разложению листового опада дождевыми червями // Проблемы почвенной зоологии: Матер. IV Всесоюз. совещ.– М.: Наука, 1972.– С. 20.

34. Беклемишев В. Н. Основные понятия биоценологии в приложении к животным компонентам наземных сообществ // Тр. по защите растений, 1931.– Т. 1, вып. 2.– С. 278–355.

35. Беклемишев В. Н. Пространственная и функциональная структура популяций // Тр. Всесоюз. гидробиол. общ-ва, 1956.– Т. 65, вып. 2.– С. 41–50.

36. Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных.– М.: Наука, 1964 а.– Т. 1.– 432 с.

37. Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных.– М.: Наука, 1964 б.– Т. 2.– 446 с.

38. Беклемишев В. Н., Четыркина И. А. К биологии половодья. О судьбе дождевых червей во время весеннего половодья // Вопросы экологии и биоценологии.– М.; Л.: ОТИЗ, 1935.– Вып. 2.– С. 120–136.

39. Белковский В. И. Улучшение свойств торфяных почв.– Минск: Урожай, 1982.– 119 с.

40. Белковский В. И., Горошко В. М. Плодородие и использование торфяных почв.– Минск: Урожай, 1991.– 295 с.

41. Белова Н. А. Экологическая роль животного покрова в микростроении почв дубовых насаждений Комиссаровского степного массива на Днепропетровщине // Вопр. степного лесоведения и лесной рекультивации земель: Межвуз. сб. науч. тр.– Д.: Изд-во Днепропетр. гос. ун-та, 1996.– С. 43–53.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

42. Белова Н. А. Экология, микроморфология, антропогенез лесных почв степной зоны Украины.– Д.: Изд-во Днепропетр. гос. ун-та, 1997.– 264 с.
43. Белова Н. А., Травлеев А. П. Естественные леса и степные почвы (экология, микроморфология, генезис).– Д.: Изд-во Днепропетр. гос. ун-та, 1999.– 344 с.
44. Бельгард А. Л. Лесная растительность юго-востока УССР.– К.: КГУ, 1950.– 263 с.
45. Березанцев Ю. А. Формирование капсул вокруг личинок паразитичесуих червей // Вопросы патологической анатомии (Тр. Ленинград. сан.-гигиен. мед. ин-та).– Л., 1963, а.– № 83.– С. 180–184.
46. Березанцев Ю. А. Новое в изучении миграции и инкапсуляции личинок трихинел в организме хозяина // Мед. паразитология и паразитар. болезни.– 1963, б.– 32, № 2.– С. 171–176.
47. Березанцев Ю. А. Инкапсуляция личинок нематоды Pysocephalus sexalatus (Molin, 1980) в тканях резервуарных хозяев (позвоночных) // Гельминты человека, животных и растений и меры борьбы с ними.– М.: Наука, 1968.– С. 79–83.
48. Березанцев Ю. А. Влияние восприимчивости и возрастной резистентности хозяина на развитие стробилоцерков Hidatigera taeniaeformis (Blatch, 1978) // Проблемы общей и прикладной гельминтологии.– М.: Наука, 1973.– С. 22–28.
49. Березанцев Ю. А. Трихинеллез.– Л.: Медицина, 1974.– 160 с.
50. Березанцев Ю. А. Подавление воспалительной клеточной реакции личинками гельминтов и специфичность их инкапсуляции в тканях хозяев // Доклады АН СССР.– 1975.– 220, № 1.– С. 227–229.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

51. Березанцев Ю. А. Проблемы тканевого паразитизма // Паразитология.– 1982.– 16, № 4.– С. 265–273.
52. Березанцев Ю. А., Борщуков Д. В. Капсулы тканевых личинок гельминтов – биологический барьер между паразитом и хозяином // Резюмета 3-й Нац. конф. по паразитологии.– Албена, 1977.– С. 118–119.
53. Березанцев Ю. А., Борщуков Д. В. Трофическая роль капсул, индуцированных личинками гельминтов в тканях хозяина // Матер. науч. конф. Всесоюз. общ-ва гельминтологов.– М.: Наука, 1978.– Вып. 30.– С. 18–25.
54. Березанцев Ю. А., Борщуков Д. В., Чеснокова М. В. Экологические особенности взаимоотношений паразита и хозяина при тканевом паразитизме // Паразитоценология. Теоретические и прикладные проблемы.– К.: Наук. думка, 1985.– С. 56–64.
55. Берман Д. И., Лейрих А. И. О способности дождевого червя Eisenia nordenskioldi (Eisen) (Lumbricidae, Oligochaeta) переносить отрицательные температуры // Докл. АН СССР.– 1985.– 285, 5.– С. 1258–1261.
56. Биологический энциклопедический словарь / Под ред. М. С. Гилярова.– М.: Сов. энциклопедия, 1986.– 831 с.
57. Благовидов Н. Л., Рабинович В. А., Селль-Бекман И. Я. К характеристике изменения окислительного потенциала по профилю некоторых почв Ленинградской области // Почвоведение.– 1957.– № 6.– С. 81–85.
58. Богатырь Л. Ф., Ромов А. И. Влияние орографии на распределение осадков в Украинских Карпатах и предгорьях в теплое время года // Тр. Укр. НИГМИ.– 1971.– Вып. 108.– С. 26–40.
59. Божков Д. К. О некоторых закономерностях при вторичном упрощении жизненных циклов гельминтов // Паразитология.– 1976.– 10, № 5.– С.
Буценко Л. В. Іванців В. В.

428–433.

60. Бондар О. І. Особливості окисно-відновних процесів в оглеєних ґрунтах Полісся України // Агрохімія і ґрунтознавство.– К.: Урожай, 1992.– № 54.– С. 45–48.

61. Бондарев А. Г. О воздушном режиме дерново-подзолистых почв: Сб. трудов по агроном. физике.– М., 1965.– Вып. 11.– С. 30–36.

62. Бондарчук В. Г. Основы геоморфологии.– М.: Учпедгиз, 1949.– 320 с.

63. Бондарчук В. Г. Геологія України.– К.: Вид-во АН УРСР.– 1959.– 830 с.

64. Бреус Н. М., Шевякова Э. И., Ковалишин Д. И. Минералогический состав серых лесных почв Украинской Лесостепи // Почвоведение.– 1984.– № 6.– С. 72–83.

65. Брадіс Є. М., Бачуріна Г. С. Болота УРСР.– К.: Наук. думка, 1969.– 241 с.

66. Брудасов А. Н. Мир паразитов и некоторые вопросы теории паразитизма // Паразитоценология, теоретические и прикладные проблемы.– К.: Наук. думка, 1985.– С. 5–15.

67. Булавинцев В. И. Формирование почвенной макрофауны и животного населения травянисто-кустарникового яруса // Экологические основы рекультивации земель.– М.: Наука, 1985.– С. 98–107.

68. Булатова Н. М., Викторов А. Г., Перель Т. С. Экологическая неоднородность полиплоидных видов дождевых червей (Oligochaeta Lumbricidae) на примере Eisenia nordenskioldi (Eisen) // Докл. АН СССР.– 1984.– Т. 278, № 4.– С. 1020–1023.

69. Булигін С. Ю. Формування екологічно сталих агроландшафтів.– Х., 2001.– 116 с.

70. Бурман Э. А. Местные ветры.– Л.: Гидрометеоиздат, 1969.– 344 с.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

71. Бусленко Л. В. Люмбріціди (Annelida: Oligochaeta: Lumbricidae) біоценозів Західного Полісся // Наук. зап. Терноп. держ. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Серія: Біологія.– 2003.– № 2 (21).– С. 9–14.

72. Бусленко Л. В. Динаміка карбон діоксиду ґрунтів Західного Полісся і його вплив на життєдіяльність люмбріцід (Oligochaeta, Lumbricidae) // Наук. зап. Терноп. держ. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Серія: Біологія.– 2003. – № 3 – 4 (22).– С. 39–44.

73. Бутин И. А. Исследование теплоты смачивания и удельной теплоемкости некоторых почв европейской части СССР // Проблемы советского почвоведения.– М.; Л., 1940.– Сб. 10.– С. 157–178.

74. Бучинский И. Е. О вертикальном температурном градиенте на Украине // Тр. Укр. НИГМИ.– 1955.– Вып. 4.– С. 45–51.

75. Бучинский И. Е. Климат Украины.– Л.: Гидрометеоиздат, 1960.– 130 с.

76. Бучинський І. О., Волеваха М. М., Коржов В. О. Клімат Українських Карпат.– К.: Наук. думка, 1971.– 172 с.

77. Бызова Ю. Б. Зависимость потребления кислорода от образа жизни и размера тела на примере дождевых червей (Lumbricidae, Oligohaeta) // Журн. общей биологии.– 1965.– F. XX VII, № 5.– С. 555–561.

78. Бызова Ю. Б. Условия дыхания беспозвоночных в почвах разных зон // Успехи современной биологии.– 1968.– Т. 66, № 2 (5).– С. 267–275.

79. Бызова Ю. Б. Дыхание почвенных беспозвоночных // Экология почвенных беспозвоночных.– М.: Наука, 1973.– С. 3–39.

80. Бызова Ю. Б. Температурние условия обитания и интенсивность газообмена почвенных беспозвоночных // Адаптации почвенных животных к условиям среды.– М.: Наука, 1977.– С. 3–44.

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

81. Бызова Ю Б. Роль беспозвоночных животных в формировании состава почвенного воздуха // Роль организмов в газообмене почв.– М.: Изд-во МГУ, 1986.– С. 27–40.
82. Бызова Ю. Б., Бызов А. Л. Полярографическое измерение потребления кислорода у почвенных беспозвоночных // Зоолог. журн.– 1973.– Т. 52, № 9.– С. 1393–1396.
83. Вадюнина А. Ф., Корчагина З. А. Методы исследования физических свойств почв.– М.: Агропромиздат, 1986.– 416 с.
84. Веремеєнко С. І. Еволюція та управління продуктивністю ґрунтів Полісся України.– Луцьк: Надстир'я, 1997.– 190 с.
85. Вернадский В. И. К вопросу о химическом составе почв и о необходимости анализа газов почв // Собр. соч.– М.: Изд-во АН СССР, 1960.– Т. 5.– С. 303–308.
86. Вернандер Н. Б., Годлин М. М., Самбур Г. Н., Скорина С. А. Почвы УСС.– К.; Х.: Госсельхозиздат УССР, 1951.– 314 с.
87. Вершинин П. В., Поясов Н. П. Метод определения почвенного воздуха // Сб. тр. по агроном. физике.– М., 1952.– Вып. 5.– С. 25–28.
88. Вернандер Н. Б., Тютюнник Д. А., Ковалишин Д. И. Генезис и свойства основных типов почв Украины // Природа Украинской ССР. Почвы.– К.: Наук. думка, 1986.– С. 56–72.
89. Викторов А. Г. Разнообразие полиплоидных рас в семействе дождевых червей *Lumbricidae* // Успехи современной биологии.– 1993.– Т. 113, вып. 3.– С. 304–312.
90. Викторов-Набоков О. В., Вервес Ю. Г. К изучению мух (Diptera: Calliphoreidae, Sarcophagidae), паразитирующих в дождевых червях

Буценко Л. В. Іванців В. В.

(Oligochaeta, Lumbricidae) // Проблемы почвенной зоологии: Матер. V Всесоюз. совещ.– Вильнюс, 1975.– С. 97–98.

91. Виноградов М. П. Опыты над дождевыми червями // Зап. Ленингр. с.-х. ин-та.– 1923.– Т. 1.– С. 27–30.

92. Возбуцкая А. Е. Химия почвы.– М.: Высш. шк., 1964.– 398 с.

93. Вознюк С. Т., Клименко Н. А. Окислительно-восстановительный режим осушаемых торфяных почв Полесья УССР // Почвоведение.– 1983.– № 3.– С. 237–133.

94. Всеволодова-Перель Т. С. Дождевые черви фауны России, кадастр и определитель.– М.: Наука, 1997.– 103 с.

95. Веремеєнко С. І. Еволюція та управління продуктивністю ґрунтів Полісся України.– Луцьк: Надстир'я, 1997.– 190 с.

96. Властов Б. В., Догель В. А., Зенкевич Л. А. и др. Руководство по зоологии беспозвоночных.– М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940.– Т. 2.– С. 157–204.

97. Вялов О. С., Гавура С. П., Даниш В. В. и др. История геологического развития Украинских Карпат.– К.: Наук. думка, 1981.– 178 с.

98. Гантимуров И. И. Главные свойства Москворецких полей фильтрации в связи с окислительно-восстановительными условиями в них // Почвоведение.– 1939.– № 9.– С. 54–59.

99. Гиляров М. С. Методы количественного учета почвенной фауны // Почвоведение.– 1941.– № 4.– С. 48–77.

100. Гиляров М. С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых.– М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949.– 280 с.

101. Гиляров М. С. Роль почвенных животных в формировании гумусного слоя почвы // Успехи совр. биологии.– 1951.– Т. XXXI, вып. 2.– С. 161–169.

Буленко Л. В. Іванців В. В.

102. Гиляров М. С. Вид, популяция и биоценоз // Зоолог. журн.– 1954.– № 6.– С. 769–778.

103. Гиляров М. С. Зоологический метод диагностики почв.– М.: Наука, 1965.– 279 с.

104. Гиляров М. С., Почвенный ярус биоценозов суши // Успехи соврем. биологии.– 1968.– Т. 66, 1 (4).– С. 121–135.

105. Гиляров М. С. Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше.– М.: Наука, 1970.– 275 с.

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

107. Гиляров М. С. Зоологическая мелиорация почв // Природа.– 1976.– № 10.– С. 18–20.

108. Гиляров М. С. Экологическое значение партеногенеза // Успехи соврем. биологии.– 1982.– Т. 93, вып. 1.– С. 10.

109. Гиляров М. С. Почему так много видов и так много особей может сосуществовать в почве // Почвенная фауна северной Европы.– М.: Наука, 1987.– С. 6–10.

110. Гиляров М. С. Животные и почвообразование // Биология почв Северной Европы.– М.: Наука, 1988.– С. 7–16.

111. Гиляров М. С., Криволуцкий Д. А. Жизнь в почве.– М.: Молодая гвардия, 1985.– 192 с.

112. Гиляров М. С., Стриганова Б. Р. Роль почвенных беспозвоночных в разложении растительных остатков и круговороте веществ // Итоги науки, зоология беспозвоночных, 5 (почвенная зоология).– 1978.– С. 8–69.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

113. Гиляров М. С., Чернов Б. И. Некоторые итоги почвенно-зоологических исследований в СССР в плане международной биологической программы // Изв. АН СССР. Сер. биолог.– 1974.– С. 563–579.

114. Гинецинская Т. А., Добровольский А. А. Частная паразитология.– М.: Высш. шк., 1978.– Т. 1.– 303 с.

115. Гоголев И. Н. Почвы Украинских Карпат // Природа Украинской ССР. Почвы.– К.: Наук. думка, 1986.– С. 145–160.

116. Голодяев Г. П. К характеристике биологических процессов в буро-подзолистых почвах.– Владивосток, 1972.– Т. 10, № 113.– С. 147–150.

117. Голодяев Г. П. О микробиологических процессах в почвах равнин Приморья // Вопросы численности, биомассы и продуктивности почвенных микроорганизмов.– Л.: Наука, 1972, а.– С. 247–251.

118. Горбунов Н. И. Минералогия и коллоидная химия.– М.: Наука, 1974.– 314 с.

119. Гордеева Л. М. Гостально-паразитоценотические отношения простейших в эксперименте и клинике // Паразитоценология, теоретические и прикладные проблемы.– К.: Наук. думка, 1985.– С. 5–15.

120. Гороновский И. Т., Назаренко Ю. П., Некроч Е. Ф. Краткий справочник по химии.– К.: Наук. думка, 1987.– 829 с.

121. Графодатский А. С., Перель Т. С., Раджаби С. С. Хромосомные наборы двух форм Eisenia nordenskioldi (Eisen) [Oligochaeta, Lumbricidae] // Докл. АН СРСР.– 1982.– Т. 262, № 6.– С. 1514–1516.

122. Гречанин И. П., Чэн-Юнь-Шен Динамика O_2 и CO_2 почвенного воздуха в дерново-подзолистой почве // Изв. ТСХА.– 1960.– Вып. 6.– С. 68–79.

123. Шевчук М. Й., Зінчук П. Й., Колошко та ін. Ґрунти Волинської області.– Луцьк: Вежа, 1999.– 164 с.

Буденко Л. В. Іванців В. В.

124. Гудзон Н. Охрана почв и борьба с эрозией.– М.: Колос, 1974.– 304.с.

125. Гусев А. В., Полянський Ю. И. Экологическая сущность паразитизма // Вестн. Ленингр. ун-та.– 1978.– № 3.– С. 5–14.

126. Дарвин Ч. Образование растительного слоя деятельностью дождевых червей.– М., 1882.– 186 с.

127. Демшин Н. И. Олигохеты и пиявки как промежуточные хозяева гельминтов.– Новосибирск: Наука, 1975.– 190 с.

128. Дзердзеевский Б. Л. Циркуляционные схемы сезонов года в Северном полушарии.– М.: Изд-во АН СССР, 1957.– № 1.– С. 17–25.

129. Димо В. Н. К вопросу о теплоте смачивания почв, минералов и пород и связи поверхностными свойствами // Почвоведение.– 1946.– № 5.– С. 301–308.

130. Димо В. Н., Уткаева В. Ф. Теплота смачивания как одно из енергетических свойств почвы // Почвоведение.– 1984.– № 2.– С. 37–46.

131. Димо Н. А. Земляные черви в почвах Средней Азии // Почвоведение.– 1938.– № 4.– С. 444–526.

132. Дилкова Р. Воздушный режим выщелоченного чернозема-смолницы в зависимости от его структуры // Почвознание и агрохимия.– 1971.– № 5.– С. 36–45.

133. Догель В. А. Общая паразитология.– Л.: Изд-во Ленинград. ун-та, 1962.– 464 с.

134. Дідух Я. П. Популяційна екологія.– К.: Фітосоціоценр, 1998.– 191 с.

135. Дудкін О. В. і ін. Оцінка і напрямки зменшення загроз біорізноманіттю України.– К.: Хімджест, 2003.– 400 с.

136. Емцев В. Т., Березнева С. А., Тарарина Л. Ф. Влияние растительных остатков на развитие микроорганизмов и уровень окислительно-

Буценко Л. В. Іванців В. В.

восстановительного потенциала в серой лесной почве.– М.: Изд-во ТСХА, 1975.– № 3.– С. 128–136.

137. Ерми Т. О. О некоторых теоретических вопросах биоценотических исследований в прикладной энтомологии // Журн. общ. биологии.– 1975.– Т. 18, № 4.– С. 298–303.

138. Ефремова Т. Т. Биологические и окислительно-восстановительные процессы на осушенных болотах юга Краснодарского края // Почвоведение.– 1977.– № 9.– С. 103–113.

139. Зайдельман Ф. Р. Режим и условия мелиорации заболоченных почв.– М.: Колос, 1975.– 317 с.

140. Зайдельман Ф. Р. Естественное и антропогенное переувлажнение почв.– СПб: Гидромедиздат, 1993.– 286 с.

141. Залевская Н. Т. Фауна энхитреид (O1igochaeta, Enchytreidae) Московской области // Почвенные беспозвоночные Московской области.– М.: Наука, 1982.– С. 119–133.

142. Захаров П. С. Эрозия почв и меры борьбы с ней.– М.: Колос, 1978.– 176 с.

143. Зборищук Н. Г. Изменение воздушного режима почв при сельськохозяйственном использовании // Взаимодействие почвенного и атмосферного воздуха.– М.: Изд-во МГУ, 1985.– С. 75–81.

144. Звягинцев Д. Г. Почва и микроорганизмы.– М.: Изд-во Моск. ун-та, 1987.– 256 с.

145. Зимбалевская Л. Н. Структурно-функциональная организация литоральных биоценозов // Структура и сукцессии литоральных биоценозов днепровских водохранилищ.– К.: Наук. думка, 1987.– С. 23–68.

Буценко Ю. І. Іванців В. В.

146. Зонн С. В. О бурых лесных и бурых псевдоподзолистых почвах Советского Союза // Генезис и география почв.– М.: Наука, 1966.– С. 17–42.

147. Зонн С. В. Железо в почвах.– М.: Наука, 1982.– 267 с.

148. Зражевський А. І. Нейтралізуюча діяльність дощовиків (Lumbricidae) у лісовому ґрунті // Праці ін-ту лісівн. АН УРСР, 1949.– Т. 1.– С. 144–151.

149. Зражевский А. И. Характер распределения дождевых червей в лесной почве // Тр. II эколог. конф. “Массовое размножение животных”.– 1950.– Т. 1.– С. 32.

150. Зражевський А. І. Поширення дощовиків у лісових ґрунтах // Праці Ін-ту лісівн. АН УРСР.– 1952.– Т. 3.– С. 165–179.

151. Зражевский А. И. Подвесны почвы каменистых россыпей Карпат, их генезис и плодородие // Совещ. по лесному почвоведению при Ин-те леса АН УССР: Тез. докл.– К.: Изд-во АН УССР, 1956.– С. 74–75.

152. Зражевский А. И. Дождевые черви как фактор плодородия лесных почв.– К.: Изд-во АН УССР, 1957.– 271 с.

153. Зырин Н. Г., Орлов Д. С. Физико-химические методы исследования почв.– М.: Изд-во МГУ, 1964.– 221 с.

154. Иванова-Казас О. М. Бесполое размножение животных.– Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1977.– 239 с.

155. Иванцив В. В. Материалы к эколого-паразитологическому изучению дождевых червей Oligochaeta. Lumbricidae) // Матер. X конф. Укр. общ-ва паразитологов.– К.: Наук., думка, 1986.– С. 238.

156. Иванцив В. В. Щетинковый аппарат дождевых червей (Oligochaeta: Lumbricidae) и его использование в диагностике таксонов видовой группы // Вестн. зоологии.– 1989.– Вып. 3.– С. 76–77.

Куценко Л. В. Іванців В. В.

157. Іванців В. В. Сперматофори ґрунтових олігохет // Матер. XLI наук. конф. проф.-викл. складу і студ. Волин. держ. ун-ту ім. Лесі Українки.– Луцьк: Вид-во “Вежа” Волин. держ. ун-ту, 1995.– С. 13–14.

158. Іванців В. Екологічні сукцесії ґрунтових олігохет на рекультивованих торфових виробках // Наук. вісн. Волин. держ. ун-ту ім. Лесі Українки.– 1998.– № 4.– С. 69–71.

159. Іванців В. В. Ранні етапи рекультивації торфових розробок західних областей України та формування фауни ґрунтових олігохет // Наук. вісн. Волин. держ. ун-ту ім. Лесі Українки.– 1999.– № 4.– С. 96–98.

160. Іванців В. В. Сезонна вертикальна міграція олігохет (Lumbricidae, Oligochaeta) в дерново-підзолистих ґрунтах Західного Полісся // Наук. зап. Терноп. держ. ун-ту ім. В. Гнатюка. Серія: Біологія.– 2000.– № 3(10).– С. 50–53.

161. Іванців В. В. Тотальні мікропрепарати і колекції безхребетних тварин.– Луцьк: Вид-во “Вежа” Волин. держ. ун-ту, 2001.– 163 с.

162. Іванців В. В. Поверхнева локомоція люмбріцід західних областей України // Наук. зап. Терноп. держ. ун-ту ім. В. Гнатюка. Серія: Біологія.– 2002– № 2 (17).– С. 38–41.

163. Іванців В. В. Гіпобіоз люмбріцід західних областей України // Вісн. Черкас. держ. ун-ту. Серія: Біолог. науки.– 2002 а.– Вип. 32.– С. 53–5

164. Іванців В. В. Стратегія виживання ґрунтових олігохет при флуктуації едафічних факторів біоценозів західних областей України // Наук. вісн. Ужгород. держ. ун-ту. Серія: Біологія.– 2002 б.– № 11.– С. 85–88.

165. Іванців В. В. Особливості осіменіння ґрунтових олігохет (Annelida: Oligochaeta: Lumbericidae) західних областей України // Наук. зап. Терноп. держ. ун-ту ім. В. Гнатюка. Серія: Біологія.– 2003.– № 2 (21).– С. 14–18.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

166. Іванців В. В. Активна кислотність ґрунтів як регулюючий фактор поширення люмбріцід (Annelida: Oligochaeta: Lumbricidae) // Наук. зап. Терноп. держ. ун-ту ім. В. Гнатюка. Серія: Біологія.– 2003 а.– № 3–4 (22).– С. 49–53.

167. Іванців В. В. Продукування яйцевих коконів люмбріцидами і енхитреїдами (Annelida: Oligochaeta: Lumbricidae, Enchytracidae) Західних областей України // Вісн. Львів. нац. ун-ту ім. Івана Франка.– Вип. 34. Серія: Екологія.– 2003 б.– С. 165–172.

168. Іванців В. В. Симбіотичні зв'язки ґрунтових олігохет родини Lumbricidae західних областей України // Вестник зоологии. Актуальные проблемы паразитологии.– 2004.– Вып. 18.– С. 59–61.

169. Іванців В. В., Бусленко Л. В. Особливості біології Cognettia sphagnetorum (Vejdovsk, 1888 [Enchytraeidae, Oligochaeta] у біоценозах західних областей України // Наук. зап. Терноп. держ. ун-ту ім. В. Гнатюка. Серія: Біологія.– 2001.– № 1 (12).– С. 35–37.

170. Іванців В. В., Бусленко Л. В. Динаміка популяцій Cognettia sphagnetorum (Vejdovsk, 1888 [Enchytraeidae, Oligochaeta] у біоценозах західних областей України // Наук. зап. Терноп. держ. ун-ту ім. В. Гнатюка. Серія: Біологія.– 2002– № 1 (16).– С. 87–91.

171. Іванців В. В., Бусленко Л. В. Біорізноманіття олігохет (Lumbricidae, Enchytraeidae: Oligochaeta: Annelida) в ґрунтах західних областей України // Наук. вісн. Волин. держ. ун-ту ім. Лесі Українки.– 2004.– № 1.– С. 53–55.

172. Іванців В. В., Бусленко Л. В. Вплив перебігу температури на вертикальну локомоцію ґрунтових олігохет // Наук. вісн. Волин. держ. ун-ту ім. Лесі Українки.– 2006.– № 5.– С. 168–173.

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

173. Іванців В. В., Бусленко Л. В. Вплив актуальної кислотності ґрунтів Волинського Полісся на поширення люмбріцід // Наук. вісн. Волин. держ. ун-ту ім. Лесі Українки.– 2006.– № 1.– С. 78–82.

174. Іванців В. В., Бусленко Л. В., Щепна Л. В. Вплив ґрунтових олігохет на реструктурування ущільнених ґрунтів Західних областей України // Наук. вісн. Волин. держ. ун-ту ім. Лесі Українки.– 2002.– № 6.– С. 87–90.

175. Искандеров И. Т. Теплота смачивания и ее связь с некоторыми физико-химическими свойствами почв // Изв. АН АзССР. Сер. биол. Наук.– 1966.– № 3.– С. 62–66.

176. Канивец В. И. О современных глеевых процессах в почвах Украинского Предкарпатья // Почвоведение.– 1977.– № 10.– С. 45–54.

177. Канивец В. И., Полупан Н. И. Бурувато-подзолистые поверхностно-оглеенные почвы // Почвы Украины и повышение их плодородия.– К.: Урожай, 1988 а.– Т. 1.– С. 283–288.

178. Канивец В. И., Полупан Н. И. Лугово-буроземные кислые оглеенные почвы // Почвы Украины и повышение их плодородия.– К.: Урожай, 1988 б.– Т. 1.– С. 282–283.

179. Кардашов А. Т. Динамическая связь температуры и режима влажности осушаемых земель // Актуальные проблемы водохозяйственного строительства.– Львов, 1975.– С. 9–12.

180. Кауп Ю. Ю. О годичной динамике состава почвенного воздуха в корнеобитаемой зоне почв // Тр. ВНИИ.– С.; Х.: Метеорол.– 1983.– № 11.– С. 80–84.

181. Кауричев И. С. Типы окислительно-восстановительного режима почв // Почвоведение.– 1979.– № 3.– С. 35–45.

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

182. Кауричев И. С., Карпухин А. И., Степанова Л. П. Изучение состава и устойчивости водно-растительных железо-органических комплексов // Почвоведение.– 1979.– № 2.– С. 39–52.

183. Кауричев И. С., Ноздрунова Е. М. Характеристика окислительно-восстановительных процессов в почвах под различными типами насаждений // Изв. ТСХА.– 1958.– № 5.– С. 161–176.

184. Кауричев И. С., Орлов Д. С. Окислительно-восстановительные процессы и их роль в генезисе и плодородии почв.– М.: Колос, 1982.– 247 с.

185. Кауричев И. С., Тарарина А. Ф. Влияние различных органических добавок на величину окислительно-восстановительного потенциала серой лесной почвы // Изв. ТСХА.– 1973.– № 5.– С. 100–107.

186. Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных.– М.; Л.: Медгиз, 1938.– 601 с.

187. Кеннеди К. Экологическая паразитология: Пер. с англ.– М.: Мир, 1978.– 230 с.

188. Кин Б. А. Физические свойства почвы.– М.; Л.: Гостехтеориздат, 1933.– 363 с.

189. Кириенко Т. М. Рисовые поля Украины и пути оптимизации почвообразовательных процессов.– Л.: Вища шк., 1985.– 183 с.

190. Кінаш Р. І., Бурнаєв О. М. Стихійні гідрометеорологічні явища в Україні.– Л.: Вид-во науково-техн. л-ри, 2000.– 190 с.

191. Кінаш Р., Бурнаев О. Температурний режим повітря і ґрунту в Україні.– Л.: Вид-во науково-техн. л-ри, 2001.– 800 с.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

192. Кирюшин Б. Д. Эльтер Ф., Крюк С. и др. Роль дождевых червей в качестве индикатора почвенного плодородия при разной интенсивности землепользования // Изв. ТСХА.– 1999.– № 4.– С. 20–32.

193. Кисель В. Д. Аллювиальные почвы // Полевой определитель почв.– К.: Урожай, 1981.– С. 205–222.

194. Климат. Природа Украинской ССР / Бабиченко В. Н., Барабаш М. Б., Логвинов К. Т. и др.– К.: Наук. думка, 1984.– 232 с.

195. Клименко Н. А. Окислительно-восстановительный режим осушаемых дерново-подзолистых почв Полесья УССР // Почвоведение.– 1988.– № 4.– С. 31–37.

196. Клименко Н. А. Почвенные режимы гидроморфных почв Полесья УССР.– К.: Изд-во УСХА, 1990.– 174 с.

197. Клименко Н. А., Веремеенко С. И. Окислительно-восстановительный режим осушаемых дерново-подзолистых почв Полесья УССР // Почвоведение.– 1988.– № 4.– С. 31–37.

198. Ковалева А. Е., Булаткин Г. А. Основные закономерности режима CO_2 серых лесных почв // Тез. докл. V делегатного съезда Всесоюзн. общ-ва почвоведов. Почвоведение и агрохимия.– Пущено, 1977.

199. Ковалева А. Е., Булаткин Г. А. Динамика CO_2 серых лесных почв (Южного Подмосковья) // Почвоведение.– 1987.– № 5.– С. 111–114.

200. Ковалишин Д. И. Направленность современного почвообразования и почвы Украинского Полесья // Почвенно-мелиоративные проблемы и пути повышения плодородия почв нечерноземной зоны УССР.– М.: Колос, 1979.– С. 149–163.

201. Ковалишин Д. И. Почвы Украинского Полесья // Почвы. Природа Украинской ССР.– К.: Наук. думка, 1986.– С. 73–88.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

202. Ковалишин Д. И., Вернандер Н. Б. Дерново-подзолистые почвы // Полевой определитель почв.– К.: Урожай, 1981.– С. 39–72.

203. Ковда В. А. Основы учения о почвах. Общая теория почво-образовательного процесса.– М.: Наука, 1973, а.– Т. 1.– 452 с.

204. Ковда В. А. Основы учения о почвах. Общая теория почво-образовательного процесса.– М.: Наука, 1973, б.– Т. 2.– 467 с.

205. Ковда В. А. Биогеохимия почвенного покрова.– М.: Наука, 1985.– 261 с.

206. Кожанчиков И. В. К вопросу о жизненном тмпературном оптимуме. VIII. О лабильности процессов развития насекомых в отношении термических влияний // Зоолог. журн.– 1946.– Т. 25(1).– С. 27–35.

207. Кожанчиков И. В. О нижнем температурном пределе процессов развития насекомых ДАН СССР, 1946.– Т. 51, вып. 3.– С. 237–240.

208. Козловская Л. С. Характеристика фауны заболоченных лесных почв средней тайги // Почвоведение.– 1959.– № 8.– С. 35–39.

209. Козловская Л. С. Роль почвенных беспозвоночных в трансформации органического вещества болотных почв.– Л.: Наука, 1976.– 211 с.

210. Колеватова М. И. Взаимоотношения метастронгилов с хозяевами как выражение адаптаций в системе паразит–хозяин: Автореф. дис. … д-ра мед. наук.– М., 1979.– 48 с.

211. Константинов Н. С. Инструкция по разведению енхитреид – корма для молодняка рыб.– М.: Пищепроиздат, 1955.– 28 с.

212. Костенков Н. М. Окислительно-восстановительные режимы в почвах периодического переувлажнения (Дальний Восток).– М.: Наука, 1987.– 150 с.

Буєленко Л. В. Іванців В. В.

213. Костенков Н. М., Стрельченко Н. Е. Окислительно-восстановительное состояние переувлажненных почв и трансформация некоторых элементов.– Владивосток: Дальнаука, 1992.– 94 с.

214. Криволуцкий Д. А. Основные направления современной почвенной зоологии // Почвенная фауна северной Европы.– М.: Наука, 1987.– С. 10–18.

215. Кривошеина Н. П. Личинки двукрылых, питающихся дождевыми червями // Экология.– 1961.– Т. 40, № 5.– С. 715–718.

216. Крок Б. А. Радиационный и тепловой режимы // Биогеоценотический покров Бескид и его динамические тенденции.– К.: Наук. думка, 1983.– С. 104–126.

217. Круппа Д. К. Особенности динамики окислительно-восстановительных условий в дерново-луговой почве Колхидской низменности // Почвоведение.– 1979.– № 7.– С. 129–133.

218. Круппа Д. К. Динамика окислительно-восстановительных процессов и подвижного железа в подзолисто-глеевых почвах Колхиды.– М.: Апасеули, 1983.– С. 69–82.

219. Кудряшева И. В. Жизненный цикл Eisenia nordencioldi (Eisen) в дубравах южной лесостепи // Проблемы почвенной зоологии: Тез. докл. VII Всесоюз. совещ.– К., 1981.– 113 с.

220. Кураев В. Н. О влиянии восстановительных процессов на свойства почвы и рост растений // Агрохимия.– 1967.– № 7.– С. 98–108.

221. Курчева Г. Ф. Роль почвенных беспозвоночных в разложении и гумификации растительных остатков.– М.: Наука, 1971.– 157 с.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

222. Кузьмич П. Н., Веремеєнко С. І., Трофимчук О. М. Особливості формування газового режиму меліорованих чорноземів // Гідромеліорація та гідротехнічне будівництво.– Л.: Світ, 1992.– С. 6–9.

223. Лакин Г. Ф. Биометрия.– М.: Высш. шк., 1980.– 293 с.

224. Ландина М. М. Физические свойства и биологическая активность почв.– Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1986.– 143 с.

225. Ландина М. М. Почвенный воздух.– Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1992.– 169 с.

226. Лейкина Е. С. Иммунологический аспект взаимоотношений в системе хозяин-паразит // Паразитоценология, теоретические и прикладные проблемы.– К.: Наук. думка, 1985.– С. 64–83.

227. Леме Ж. Основы биогеографии.– М.: Прогресс, 1976.– 300 с.

228. Лыков А. М., Туликов А. М. Практикум по земледелию с основами почвоведения.– М.: Агропромиздат, 1985.– С. 26–27.

229. Леуто И. Э., Стельмах М. М., Афанасик Г. И. Технология освоения и сельскохозяйственного использования выработанных торфяных месторождений и земель, нарушенных добычей нерудных ископаемых.– Минск: Ураджай, 1988.– 33 с.

230. Лобашев М. Е. Генетика.– Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1969.– 751 с.

231. Мазанцева Г. П. Весовой рост Nicodrilus caliginosus // Проб. почвен. зоологии: Тез. докл. VII Всесоюз. совещ.– К., 1981.– С. 126.

232. Мазанцева Г. П. Рост, развитие и размножение Dendrobaena octaedra (Sav.), (Lumbricidae, Oligochaeta) // Проблемы почвенной зоологии.– Тбилиси: Мецниереба, 1987.– С. 175–176.

233. Майр Э. Принципи зоологической систематики: Пер. с англ.– М.: Мир, 1971.– 454 с.

Буденко Л. В. Іванців В. В.

234. Майр Э. Популяции, виды и эволюция: Пер. с. англ.– М.: Мир, 1974.– 460 с.

235. Макаров Б. Н. Газообмен между почвой и атмосферой на различных угодьях дерново-подзолистых почв и влияние удобрения пахотного слоя на этот процесс // Тр. Почв. ин-та им. В. В. Докучаева.– Т. 49.– 1956.– С. 152–181.

236. Макаров Б. Н. О причинах более высокой концентрации CO_2 в почвенном воздухе нижних слоев почвы по сравнению с верхним // Докл. АН СССР, 1959.– Т. 128, № 5.

237. Макаров Б. Н. Содержание воздуха и аэрации перегнойно-торфяных почв // Почвоведение.– 1962.– № 2.– С. 87–92.

238. Макаров Б. Н. Воздушный режим дерново-подзолистой почвы // Почвоведение.– 1966.– № 11.– С. 98–107.

239. Макаров Б. Н. Методы изучения газового режима почв // Методы стационарного изучения почв.– М., 1977.– С. 55–87.

240. Макаров Б. Н. Газовый режим почв.– М.: Агропромиздат, 1988.– 105 с.

241. Малевич И. И. Дождевые черви как промежуточные хозяева метастронгилид // Бюлл. МОИП. Отд. биологии.– 1940.– XLIX, № 1.– С. 33–36.

242. Малевич И. И. Собирание и изучение дождевых червей-почвообразователей.– М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950.– 39 с.

243. Малевич И. И. Дождевые черви лесной зоны ССР // Животный мир СРСР.– М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953.– Т. 4.– С. 577–588.

244. Малевич И. И. Обзор дождевых червей Allolobophora Европейской части СССР и описание нового вида этого рода // Зоолог. журн.– 1953 а.– Вып. 3.– С. 405–408.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

245. Малевич И. И. Материалы по фауне и экологии дождевых червей Белоруссии // Бюл. МОИП. Отд. биологии.– 1953 б.– 58, вып. 5.– С. 39–49.

246. Маринич О. М. Українське Полісся.– К.: Рад. шк., 1962.– 162 с.

247. Маринич А. М. Геоморфология Южного Полесья.– К.: Изд-во Киев. ун-та, 1963.– 252 с.

248. Маринич О. М., Ланько А. І., Щербань М. І., Тищенко П. Г. Фізична географія Української РСР.– К.: Вища шк., 1982.– 208 с.

249. Маринич А. М., Пащенко В. М., Шищенко П. Г. Ландшафты и физико-географическое районирование.– К.: Наук. думка, 1985.– 222 с.

250. Маркевич А. П. Паразитоценология: становление, предмет, теоретические основы и задачи // Паразитоценология, теоретические и прикладные проблемы.– К.: Наук. думка, 1985.– С. 16–36.

251. Медведев В. В. и др. Почвенно-экологические условия возделывания сельскохозяйственных культур.– К.: Урожай, 1991.– 174 с.

252. Медведєв В. В. Деградація ґрунтів – пріоритетна проблема // Вісн. аграрної науки.– 2001.– № 9.– С. 82–84.

253. Мейнард Смит Дж. Эволюция полового размножения.– М.: Мир, 1981.– 269 с.

254. Мельник В. І. Острівні ялинники Українського Полісся.– К.: Наук. думка, 1993.– 102.

255. Милкина Л. И. Почвы // Украинские Карпаты, природа.– К.: Наук. думка, 1988.– С. 44–51.

256. Назаренко І. І., Польчина С. М., Нікорич В. А. Ґрунтознавство.–

Бусленко Л. В. Іванців В. В.

Чернівці, 2003.– 400 с.

257. Нейланд Я. А. Метастронгилез свиней в условиях Латвийской ССР // Тр. Латв. научно-исслед. ин-та животноводства и ветеринарии.– Т. 13.– Рига, 1962.– С. 215–225.

258. Неунылов Б. А. Окислительно-восстановительные процессы в почвах рисовых полей Дальнего Востока и значение их для питания риса // Докл. советских почвоведов в США к VI Междунар. конгрессу в США.– М.: Наука, 1960.– С. 208–214.

259. Неунылов Б. А. Повышение плодородия почв рисовых полей Дальнего Востока.– Владивосток: Примиздат, 1961.– 239 с.

260. Николаева И. Н. Воздушный режим дерново-подзолистых почв.– М.: Колос, 1970.– 159 с.

261. Оболенський В. Н. Курс метерологии.– М.; Свердловск: Гидрометеоиздат, 1944.– 684 с.

262. Одум Ю. Экология.– М.: Мир, 1986.– Т. 1.– 328 с.

263. Одум Ю. Экология.– М.: Мир, 1986.– Т. 2.– 376 с.

264. Одум Ю. Основы экологии.– М.: Мир, 1975.– 740 с.

265. Олейник В. С. Проблемы мелиоративной географии Припятского Полесья.– Л., 1987.– С. 55–63.

266. Орельская Н. Г. Марганцово-железистые конкреции дерново-сильноподзолистых глееватых почв // Почвоведение.– 1974.– № 2.– С. 11–18.

267. Орлов Д. С. Варьирование содержания органического вещества и окислительно-восстановительного потенциала в пахотном горизонте

Буценко Л. В. Іванців В. В.

дерново-подзолистой почвы // Науч. докл. высш. шк. Биолог. науки.– 1969.– № 3.– С. 195–198.

268. Орлов Д. С. Окислительно-восстановительный режим некоторых почв дерново-подзолистой зоны // Агрохимия.– 1974.– № 3.– С. 63–72.

269. Орлов Д. С., Джиндил А. Р. Окислительно-восстановительный режим некоторых почв дерново-подзолистой зоны // Агрохимия.– 1974.– № 3.– С. 63–72.

270. Падейский С. М. О биологическом генезисе марганцовисто-железистых новообразований в почвах южной тайги // Вестник МГУ. Биология, почвоведение.– 1976.– № 3.– С. 78–87.

271. Пахомов О. Є., Кунах О. М. Функціональне різноманіття ґрунтової мезофауни заплавних степових лісів в умовах штучного забруднення середовища.– Дп.: Вид-во Дніпропетр. нац. ун-ту, 2005.– 324 с.

272. Перель Т. С. Почвенное население ельников южной тайги и его изменение в связи с рубкой леса и при смене пород // Pedobiologia.– 1964.– Bd. 4.– S. 92–110.

273. Перель Т. С. Жизненные формы Lumbricidae // Журн. общ. биологии.– 1975.– Т. 36, № 2.– С. 189–202.

274. Перель Т. С. Различия организации разных представителей дождевых червей (Lumbricidae, Oligochaeta) в связи с особенностями их экологии // Адаптация почвенных животных к условиям среды.– М.: Наука, 1977.– С. 129–144.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

275. Перель Т. С. Обмен сперматофорами как исходный способ осеменения у Lumbricidae (Oligochaeta) // Докл. АН СССР.– 1978.– Т. 238, № 5.– С. 240–243.

276. Перель Т. С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР.– М.: Наука, 1979.– 272 с.

277. Перель Т. С. Особенности строения половой системы Lumbricidae, связанных с различиями в способе осеменения // Зоолог. журн.– 1980.– Т. 59, № 4.– С. 507–517.

278. Перель Т. С. Региональные особенности размножения дождевых червей сем. Lumbricidae // Проблемы почвенной зоологии: Тез. докл. Всесоюз. совещ.– К., 1981.– 180 с.

279. Перель Т. С. Географические особенности размножения дождевых червей семейства Lumbricidae // Журн. общ. биологии.– 1982.– Т. XLIII, № 5.– С. 649–658.

280. Перель Т. С., Карпачевский Л. С. О некоторых особенностях разложения опада в широколиственно-еловых лесах // Pedobiolodia.– 1968.– Bd 8, Hft. 3.– S. 306–312.

281. Перель Т. С., Семенова Л. М. Расположение мышечных волокон у дождевых червей (Lumbricidae) как систематический и филогенетический признак // Зоолог. журн.– 1968.– Т. 47, № 2.– С. 200–211.

282. Перель Т. С., Соколова Д. Ф. Количественная оценка участия дождевых червей Lumdricus terrestris (Lumbricidae, Oligochaeta) в переработке лесного опада // Зоолог. журн.– 1964.– Т. 43, вып. 11.– С. 1618–1625.

283. Перельман А. И. Геохимия.– М.: Высш. шк., 1979.– 423 с.

Буленко Л. В. Іванців В. В.

284. Петров В. С. Активная реакция почвы (pH) как фактор распространения дождевых червей (Lumbricidae – Oligochaeta) // Зоолог. журн.– 1946.–Т. 25, № 2.– С. 107–110.

285. Піндрус О. М., Яворівський П. П., Лукаш О. В. Біологічні процеси та чинники розкладання листового опаду як основа методики його компостування в зеленому господарстві міста.– К.: Ін-т зоології НАНУ, 2004.– 108 с.

286. Пивоваров Л. П. Редокс процессы в почвах рисовых полей.– Алма-Ата: Наука, 1984.– 165 с.

287. Пивоваров Л. П., Корниенко В. А., Боровский В. М. Окислительно-восстановительные условия и биоэлектрические характеристики почв рисовых полей // Генезис и мелиорация засоленных почв Казахстана.– Алма-Ата: Наука, 1979.– С. 75–89.

288. Полішвайко М. З. Ґрунти Волинської області.– Л.: Каменяр, 1969.– 71 с.

289. Полтева Р. Н., Соколова Т. А. Исследование конкреций из сильноподзолистой почвы // Почвоведение.– 1967.– № 7.– С. 37–48.

290. Полупан Н. И. Черноземы обыкновенные // Полевой определитель почв.– К.: Урожай, 1981.– С. 118–119.

291. Полупана Н. И. Почвы Украины и повышение их плодородия.– К.: Урожай, 1988.– Т. 1.– 294 с.

292. Полянский Ю. И. Внутриклеточный паразитизм – особая форма хозяино-паразитарных отношений // Паразитоценология. теоретические и прикладные проблемы.– К.: Наук. думка, 1985.– С. 48–55.

Вусленко Л. В. Іванців В. В.

293. Пономарева С. И. Влияние деятельности дождевых червей на создание устойчивой в эрозионном отношении структуры почв // Тр. юбил. сессии, посвящ. столетию со дня рождения В. В. Докучаева.– М.; Л., 1949.– С. 475–483.

294. Попов В. П., Маринин А. М., Ланько А. И. Физико-географическое районирование Украинской ССР.– К.: Изд-во Киев. ун-та, 1968.– 683 с.

295. Почвы УССР / Н. Б. Вернандер, М. М. Годлин, Г. Н. Самбур, С. А. Скарина.– К.; Х.: Госсельхозиздат УССР, 1951.– 319 с.

296. Проссер Л. Сравнительная физиология животных.– М.: Мир, 1977 а.– Т. 1.– 708 с.

297. Проссер Л. Сравнительная физиология животных.– М.: Мир, 1977 б.– Т. 2.– 571 с.

298. Рабинович В. А. О зависимости окислительного потенциала почвы от жизнедеятельности почвенной микрофлоры // Докл. АН СССР, 1955.– Т. 103, № 2.– С. 305–309.

299. Ревут И. Б. Физика почв. Почвенный воздух.– Л.: Колос, Ленингр. отд-ние, 1972.– С. 172–205.

300. Реймерс Н. Ф. Экология: теории, законы, правила, принципы и гипотезы.– М.: Россия молодая, 1994.– 336 с.

301. Рекультивация выработанных торфяников под сельскохозяйственное использование / Суханов В. А., Соколов Н. В., Гущин А. И. и др.– М.: Россельхозиздат, 1986.– 39 с.

302. Рессель Э. Дж. Почвенные условия и рост растений.– М.; Л: Гостиздат, 1933.– 278 с.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

303. Риклефс Р. Основы экологии.– М.: Мир, 1979.– 424 с.

304. Роде А. А. Почвоведение.– М.; Л.: Гослесбумиздат, 1955.– 524 с.

305. Роднянская И. С. К вопросу о способности дождевых червей переносить высыхание // Учен. зап. МГПИ им. Потемкина, 1957.– Т. 65, вып. 6.– С. 131–149.

306. Рубцов И. А. Антагонистические и мутуалистические отношения между хозяином и паразитом в природе // Журн. общ. биологии.– 1965.– Т. 26, № 2.– С. 166–175.

307. Руднева Е. Н. Почвенный покров Закарпатской области.– М.: Изд-во АН СССР, 1960.– 228 с.

308. Руководство по зоологии беспозвоночных / Властов Б. В., Догель В. А., Зенкевич Л. А. и др.– М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940.– Т. 2.– С. 157–204.

309. Рыжиков К. М. Сингамиды домашних и диких животных // Основы нематодологии.– Т. 1.– М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949.– 164 с.

310. Савич В. И., Сидоренко О. Д., Трубицина Е. В. и др. Оценка окислительно-восстановительного состояния в системе почва– растения.– М.: Наука, 1984.– 93 с.

311. Савич В. И., Драман К. Н., Кошманова Л. М. Оценка и регулирование окислительно-восстановительного состояния почв // Докл. ТСХА.– 1978.– № 238.– С. 38–42.

312. Светлов П. Г. К фауне Oligochaeta Самарской губернии // Изв. биологии Науч.-исслед. ин-та при Пермской час. ун-та.– 1926.– Т. 4, вып. 6.– С. 249–256.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

313. Светлов П. Г. Исследования над развитием дождевых червей // Тр. особой зоолог. лаборатории Севастоп. исслед. станции АН СССР.– 1928.– Т. 2, № 13.– С. 6.

314. Северцов А. С. Введение в теорию эволюции.– М.: Изд-во Моск. ун-та.– 1981.– 318 с.

315. Сель-Бекман И. Я., Рабинович В. А., Куровская О. В. Профильные кривые окислительно-восстановительного потенциала в связи с условиями почвообразования // Почвоведение.– 1960.– № 6.– С. 66–70.

316. Семенова Л. М. Зависимость строения пищеварительной системы дождевых червей (Lumbricida, Oligochaeta) от характера питания // Зоолог. журн.– 1966.– Т. 45, № 7.– С. 986–997.

317. Семенова Л. М. Морфо-физиологические особенности покровов дождевых червей (Lumbricida, Oligochaeta) в связи с их образом жизни // Зоолог. журн.– 1968.– Т. 47, № 11.– С. 1621–1627.

318. Семко А. П. Гидротермический режим почв лесной зоны Кольского полуострова.– Апатиты: Кольский филиал АНСССР, 1982.– 142 с.

319. Сердобольский И. П. Влияние влажности на окислительно-восстановительные процессы в подзолистых почвах // Почвоведение.– 1940.– № 7.– С. 47–59.

320. Сердобольский И. П. Окислительно-восстановительные и щелочно-кислотные условия глееобразования // Тр. Почвен. ин-та им. В. В. Докучаева.– 1950.–Т. 31.– С. 73–81.

321. Сизова М. Г., Бызова Ю. Б. Интенсивность потребления кислорода личинками майского хруща (Melolontha hippocastani F) при различном

Буценко Л. В. Іванців В. В.

содержании углекислого газа в воздухе // Адаптации почвенных животных к условиям среды.– М.: Наука, 1977.– С. 45–48.

322. Скабалланович И. А. Грунтовые воды.– К.: Урожай, 1979.– 173 с.

323. Скворцов А. А. Цикл развития метастронгилид свиней в промежуточном хозяине // Зоолог. журн.– 1940.– Т. 19 (5).– С. 751–765.

324. Скринникова И. Н. Влияние регулирования водного режима окультуренных торфяно-болотных почв на направление почвенных процессов в них // Почвоведение.– 1959.– № 1.– С. 30–39.

325. Скрынникова И. Н. Методы определения окислительно-восстановительных условий в почве // Методы стационарного изучения почв.– М.: Наука, 1977.– С. 41–54.

326. Слюсарев А. А. Биохимические основы взаимодействия сочленов микропаразитоценоза // Паразитоценология. Теоретические и практические проблемы.– К.: Наук. думка, 1985.– С. 103–107.

327. Смольянинов И. И. Биологический круговорот химических єлементов между подвой и растениями в лесу и проблема его интенсификации: Автореф. дис. … докт. с.-х. наук.– Х., 1989.– 33 с.

328. Созінов О. О. та ін. Сучасні деградаційні процеси, еколого-агрономічний стан та оцінка придатності сільськогосподарських земель для створення екологічно чистих сировинних зон і господарств // Агроекологія і біотехнологія.– К., 1998.– С. 54–65.

329. Соколов А. А. Значение дождевых червей в почвообразовании.– Алма-Ата: Изд-во АН Казахской ССР, 1956.– 262 с.

Буленко Л. В. Іванців В. В.

330. Стебаев И. В. Зоомикробиологические комплексы в биогеоценозах // Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза.– М.: Наука, 1984.– С. 40–52.

331. Стриганова Б. Р. Исследование роли мокриц и дождевых червей в процессах гумификации разлагающейся древесины // Почвоведение.– М.: Наука, 1968.– С. 85–90.

332. Стриганова Б. Р. Роль почвообитающих беспозвоночных в деструкционных процессах // Роль животных в функционировании экосистем.– М.: Наука, 1976.– С. 58–61.

333. Стриганова Б. Р. Питание почвенных сапрофагов.– М.: Наука, 1980.– 244 с.

334. Стриганова Б. Р. Функциональная характеристика сапрофильного комплекса почвенных беспозвоночних // Разложение растительных остатков в почве.– М.: Наука, 1985.– С. 24–37.

335. Сукачев В. Н. Динамика лесных биогеоценозов // Основы лесной биогеоценологии.– М.: Наука, 1964 а.– С. 458–487.

336. Сукачев В. Н. Основы лесной биогеоценологии.– М.: Наука, 1964 б.– 574 с.

337. Талько С. М. Окислительно-восстановительные свойства почв Украинского Полесья.– К., 1974.– 37 с.

338. Тараріко О. Г. Організація та завдання агроекологічного моніторингу // Агроекологічний журн.– 2002.– № 2.– С. 19–23.

Буленко Л. В. Іванів В. В.

339. Терезина Т. В. Минералогический и химический состав илистых фракций и марганцовисто-железистых конкреций // Вестн. МГУ. Биология, почвоведение.– 1973.– № 1.– С. 101–168.

340. Тимофеева А. Ф., Бусыгина Е. А. Сукцессия высших растений и почвенных водорослей на землях после торфоразработок // Развитие водорослей в почвах нечерноземной зоны.– Киров; Пермь, 1977.– С. 50–52.

341. Тиунов В. И. Опыт ликвидации метастронгилеза свиней в хозяйстве // Тез. докл. науч. конф. Всесоюзн. общ-ва гельминтологов.– 1958.– С. 153–155.

342. Тиунов В. И. Зараженность дождевого червя Eisenia foetida личинками метастронгилид и сохраняемость в нем личинок Metastrongelus elongatus // Тр. Моск. ветеринар. академии.– 1960.– Т. 31.– С. 118–119.

343. Тихоненко Д. Г. Окислительно-восстановительный режим в почвогрунтах боровой террассы р. Северный Донец в условиях лесостепи // Тр. Харьков. сельхоз. ин-та.– 1972.– Т. 161.

344. Травлеев А. П., Белова Н. А. Мониторинг элементарных почвенных процессов, их влияние на микроморфологическое состояние лесных почв в степи // Мониторинговые исследования биогеоценотических катен степной зоны.– Д., 1995.– С. 4–12.

345. Троян П. Экологическая биоклиматология.– М.: Высш. шк., 1988.– 207 с.

346. Троян П. Факториальная экология.– К.: Высш. шк., 1989.– 231 с.

347. Трускавецкий Р. С. Болотные почвы // Полевой определитель почв.–

Буценко Л. В. Іванців В. В.

К.: Урожай, 1981.– С. 223–228.

348. Трускавецкий Р. С. Торфообразование и его эволюция в культуре земледелия // Почвы Украины и повышение их плодородия.– К.: Урожай, 1988.– Т. 1.– С. 23–29.

349. Трускавецький Р. С., Пащенко Я. В., Накисько С.Г. Екологічні функції та комплексне використання торфових ґрунтів // Тр. Межгосуд. науч. конф.– К.: СОПС, 1997.– Ч. 1.– С. 240–242.

350. Уваров Ф. В. Регуляция выбора индивидуальной стратегии у дождевого червя Dendrobaena octaedra // Проблемы почвенной зоологии: Биоразнообразие и жизнь почвенной системы: Матер. 2-го Всеросс. совещ. по почв. зоол.– М., 1999.– С. 165–166.

351. Устинов И. Д. Продолжительность жизни яиц метастронгилид во внешней среде и устойчивость их к действию различных температур // Тр. Моск. ветеринар. академии.– М., 1963.– Т. 10.– С. 56–63.

352. Устинов И. Д. Роль различных видов дождевых червей в заражении свиней метастронгилезом в условиях Удмурдской АССР // Тез. докл. научн. конф. Всесоюзн. общ-ва гельминтологов.– 1963 а.– 2.– С. 142–144.

353. Устинов И. Д. Зараженость различных видов дождевых червей личинками метастронгилид в хозяйствах, неблагополучных по метастронгилезу свиней // Тр. Всесоюз. ин-та гельмитологии.– 1963 б.– 10.– С. 68–81.

354. Устинов И. Д. Источники заражения свиней метастронгилидами // Тр. Всесоюз. ин-та гельмитологии.– 1963 в.– Т. 10.– С. 64–68.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

355. Ушатинская Р. С. Основы холодостойкости насекомых.– М.: Изд-во АН СССР, 1957.– 314 с.

356. Ушатинская Р. С. Скрытая жизнь и анабиоз // Будущее науки.– М., 1972.– № 5.– С. 237–248.

357. Ушатинская Р. С. Летний покой (эстивация) у насекомых // Вопросы экологической физиологии насекомых.– М.: Наука, 1987.– С. 140–173.

358. Фролов А. О. Фауна и особенности жизненных циклов моноцистид Северо-запада СССР // Тр. Зоолог. ин-та АН СССР.– 1985.– Т. 129.– С. 67–73.

359. Хромов С. П. Метеорологическая климатология для географических факультетов.– Л.: Гидрометеоиздат, 1984.– 449 с.

360. Царик И. В. Разложение растительных остатков как показатель стабильности биогеоценозов // Разложение растительных остатков в почве.– М.: Наука, 1985.– С. 68–74.

361. Царенко П. Н. Особенности геологического строения // Украинские Карпаты. Природа.– К.: Наук. думка, 1988 а.– С. 21–24.

362. Царенко П. Н. Стратиграфический очерк // Украинские Карпаты. Природа.– К.: Наук. думка, 1988, б.– С. 24–30.

363. Циганова А. Н. Окислительно-восстановительные процессы в поверхностно-глеевых почвах южной тукары // Почвоведение.– 1978.– № 5.

364. Чаповский Е. Г. Лабораторные работы по грунтоведению и механике грунтов.– М.: Госгеолтехиздат, 1958.– 272 с.

365. Чеботарев Р. С. К эпизоотологии метастронгилезов свиней на

Буценко Л. В. Іванів В. В.

территории Украинского Полесья и Лесостепи УССР // Тез. докл. научн. конф. Всесоюзн. общ-ва гельминтологов.– 1957.– Т. 2.– С. 127.

366. Чекановская Я. В. Водные малощетинковые черви фауны СССР.– М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962.– 441 с.

367. Чернова Н. М. Экологические сукцессии при разложении растительных остатков.– М.: Наука, 1977.– 197 с.

368. Четыркина И. А. Распределение Lumbricidae по почвам Троицкого округа Уральской области // Тр. Биолог. науч.-исслед. ин-та при Пермской час. ун-та.– 1930.– Т. 2, вып. 4.– Ч. 1.– С. 433–468.

369. Чорнобай Ю. М. Трансформація рослинного детриту в природних екосистемах.– Л.: Вид-во ДПМ НАН України, 2000.– 352 с.

370. Чопик В. І. Високогірна флора Українських Карпат.– К.: Наук. думка, 1976.– 268 с.

371. Шаврыгин П. И. Физические свойства почв в зависимости от состава поглощенных оснований // Тр. Почвенного ин-та им. В. В. Докучаева.– М.; Л., 1936.– Т. 13.– С. 51–99.

372. Шарпило В. Л. Экспериментальное изучение продолжительности жизни инвазионных личинок гельминтов в резервуарных хозяев // Проблемы паразитологии: Матер. 8-й научн. конф. паразитологов УССР.– К.: Наук. думка, 1975.– Т. 42.– С. 264–266.

373. Шарпило В. П., Сонин М. Д., Шенцина О. И. Паратенический паразитизм: распространение и закономерности проявления // Вестн. зоологии.– 1996.– № 6.– С. 3–12.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

374. Швер Ц. А. Атмосферные осадки на территории СССР.– Л.: Гидрометеоиздат, 1976.– 302 с.

375. Шикула Н. К. Почвозащитная система земледелия.– Х.: Прапор, 1987.– 199 с.

376. Шикула М. К., Таріко О. Г. Ерозія ґрунтів і ґрунтозахисне землеробство.– К.: Урожай, 1976.– 84 с.

377. Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса: Избр. труды.– М.: Наука, 1983.– 360 с.

378. Шмидт П. Ю. Анабиоз дождевых червей // Тр. Петрогр. общ-ва естествоиспытателей.– 1920.– Вып. 1.– С. 1–19.

379. Шмидт П. Ю. Анабиоз.– 4-е изд.– М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955.– 436 с.

380. Шпак И. С. Влияние леса на водный баланс водосборов.– К.: Наук. думка, 1968.– 203 с.

381. Шульгин О. М. Климат почв и его регулирование.– Л.: Гидрометеоиздат, 1972.– 340 с.

382. Шульгин А. М. Агрометеорология и агроклиматология. – Л.: Гидрометеоиздат, 1978.– 200 с.

383. Шульман С. С. Специфичность паразитов рыб // Основные проблемы паразитологии рыб.– Л.: Изд-во ЛГУ, 1958.– С. 109–121.

384. Элтон Ч. Экология животных.– М.: Биомедгиз, 1934.– 78 с.

385. Янголь А. П. Двустороннее регулирование влажности при осушении.– М.: Колос, 1970.– 135 с.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

386. Ястребов М. Т. Газовый режим почв в пойме р. Клязьмы // Пойменные почвы Русской равнины.– М., 1963.– № 2.– С. 102–123.

387. Abrahamsen G. Ecological study of Enchytraeidae (Oligochaeta) in Norwegian coniferous forest soil // Pedobiologia.– 1972.– Vol. 12.– P. 26–82.

388. Abrahamsen G. Biomas and body-surface area of populations of Enchytraeidae and Lumbricidae (Oligachaeta) in Norwegian coniferouns forest soils // Pedobiologia.– 1973.– Vol. 13.– P. 28–39.

389. Anava M. G., Stolzy L. H. Wheat response to different soll water aeration conditions // Soil Sei. Soc. Amer. Proc.– 1972.– Vol. 36, № 3.– P. 485–489.

390. Anderson J. V. Inter- and intrahabitat relationships between woodland Cryptostigmata species divtrsity of soil and litter microhabitats // Oecologia.– 1978.– Vol. 32.– P. 341–348.

391. Anderson J. V. Spatiotemporal effects of invertebraten on soil processes // Biology and Fertility of Soils.– 1988.– Vol. 6.– P. 216–227.

392. André F. Démonstration expérimentale de l'autofertilité chez le Lombricien Eisenia foetida Sav. // C. R Akad. Sci.– 1961.– Vol. 253.– P. 3096.

393. André F. Contribution á l'analyse expérimentale de la reproduction des Lombricien // Bull. Biol. Fr. Belg.– 1963.– 97.– P. 3–101.

394. Arrhenius O. Influence of soil reaction on earthworms // Ecology.– 1921.– Vol. 2, № 4.– P. 255–257.

395. Avel M. Classe des Annélides Oligochaetes (Oligochaeta. Huxley, 1975) // Traite de Zool.– 1959, 5.– P. 224–271.

Буценко Л. В. Іванцив В.

396. Baldzer R. Die Regenwürmer Westfalens. Eine tiergeographische, ekologische und sinnesphysiologische Untersuchung // Zool. Jahrb. Syst.– 1956.– Abt. 3, B. 85.– S. 355–414.

397. Beare M. H. A Hierarchical approach to evaluating the significance of soil biodiversity to biogeochemical cycling // Plant and Soil.– 1995.– Vol. 170.– P. 5–22.

398. Berlin H. Untersuchungen über Monocystideen in den Vesiculae der schwedischen Oligochaeten / Arch. für protist.– 1924.– Bd. 48.– S. 1–124.

399. Bouché M. B. Observations sur les Lombricidés. VII. Une Adaptation à la vie amphibie: la réspiration caudale aquatique // Rev. écol. et biol.– 1970.– 7, № 4.– P. 533–536.

400. Bouché M. B. Lombriciens de France Ecologie et systematique.– Paris: Inst. Recherche. Agron.– 1972.– 762 p.

401. Bouché M. B. La reproduction de Spermophorodrilus albanlanus nov. gen., nov. sp. (Lumbricidae), explique-t-elle la fonction des spermatophores // Zool. Jahrb.– 1975.– Abt. 3, № 102.– P. 1–11.

402. Bouyoucos G. J. The heat of wetting as a new means of estimating the colloidal material in soils // Soil Sci.– 1925.– Vol. 19, № 2.– P. 153–162.

403. Bozkov D. Conclusions from the coparison of some biological characteristics of trematodes, cestodes, acanthocephalans and nematodes // Angew. Parasitol.– 1986.– 27.– P. 79–85.

404. Byzova J. B. The dinamics of some blood indices in earthowoms (Oligochaeta, Lumbricidae) / Rev écol. et biol. so.– 1974.– 11, № 3.– P. 325.

Буденко Л. В. Іванів В. В.

405. Callebaut F., Gabriesls D., Minjauw W., Boodt M. De Redox potential oxygen diffusion rate and soil gas composition in relation to water table level in to soils // Soil Sci.– 1982.– Vol. 134, № 3.– P. 149–157.

406. Cameron T. Parasites and Parasitism.– London; New York, 1958.– 280 p.

407. Casellato S. On poluploidy in oligochaetes witti particular referense to lumbricids in On Earthwarms (eds A. M. Bonvicini-Paglial and P. Omodeo) Mucchi Editare, Modena Italy.– P. 75–87.

408. Chernov E. L., Schaffer W. M. Life-history cosequences of natural selection: Cole's result re-visited // Am. Nat.– 1973.– 107.– P. 791.

409. Christensen B. Constant differential distribution of genetic variants in poliploid parthenogenetic form of Lumbricillus lincatus (Enchytraeida, Oligochaeta) // Hereditas, 1980.– Vol. 92.– 193 p.

410. Christian E., Zicsi A. Ein synoptischer Bestimmungsschlüssel der Regenwürmer Ostterreichs (Oligochaeta: Lumbricidae) // Bodenkultur.– 1999.– 50, № 2.– S. 121–131.

411. Cody M. L. A general theory of clutch size // Evolution, 1966.– 20.– P. 17–184.

412. Cole La Mont. Some features of random cycles // J. Wildl. Mgmt.– 1954.– 18.– P. 107–109.

413. Dozsa-Farkas K. Some preliminary data on the frost tolerance of Enchytraeidae II Opusc. Zool. Budapest.– 1973.– Vol. 11.– P. 95–96.

414. Dranke J. The effect of soil activity on the chemistry of carbonate ground natures // Water Resour. Res., 1980.– Vol. 16, № 2.– P. 381–386.

Гуслєнко Л. В. Іванців В. В.

415. Durand R. Variatione saisonnieres de la concentration des solutions et des gaz du solen milien crayeux // Bull. Assoc. Franc étude.– Sol.– 1980.– № 3.– P. 217–229.

416. Edwards C. A. and Bohlen P. J. Biology and Ecology of Earthworms.– London: Chapman and Hall, 1996.– 426 p.

417. Ewing S. A., Todd A. C. Association among mtmber of the genus Metastrongylus Molin, 1861 (Nematoda, Metastrongylidae) // Amer. J. Veterin Res.– 1961.– 22 (91).– P. 1077–1080.

418. Evans A. C. Distribution of numbers of segments earthworms and its significance // Nature, Lond.– 1946.– 158.– P. 98.

419. Evans A. C. A method of studying the burrowing activities of earthworms // Ann. and Mag. Natur., Hist., 1947.– 14, Vol. 117.– P. 634–650.

420. Evans A. C. and Guild W. J. Some notes on reproduction in Britssh earthworms // Ann Mag. Nat. Hist.– 1947 a.– 654 p.

421. Evans A. C. and Guild W. J. Cocoons of somt Dritish Lumbricidae // Ann Mag. Nat. Hist.– 1947 b.– P. 714–719.

422. Evans A. C., Guild W. J. Studies on the relationship between earthworms and soil fertility. IV. On the life cycles of some British Lumbricidae // Ann. Appl. Biol., 1948.– 35.– P. 474–484.

423. Fraisse P. Über Spermatophoren bei Rerenwürmen. // Arb. Zool. Inst.– Würzburg.– 1879.– 5.– S. 38–55.

424. Fuhrman F. A., Farr D. A. Oxygen diffussion in rat diaphragm // Helg. wiss. Meeresunters.– 1964.– 9.– P. 324–329.

425. Füller H. Tiergeographische-ökologische Untersuchung über die

Буценко Л. В. Іванців В. В.

Lumbricidae des mittleren Saaletales // Wiss. Z. Früdrich-Schiller Univ.– Jena, 1953.– S. 51–60.

426. Füller H. Die Regenwürmer.– Wittenbrg; Luthertadt: Die neue Brehm-Bücherei, 1954.– 56 s.

427. Gadgil M., Bossert W. H. Life historical consequences of natural selection // Am. Nat., 1970.– 104.– P. 1–24.

428. Garrilov K. Sobre la reproduccion de los Oligoquetos // Acta Zool. Lill Tucuman., 1948.– 5.– P. 221–311.

429. Gates G. E. Miscellanea Megadrilogica // Am. Nat., 1949.– 83.– P. 139–152.

430. Gates G. E. Burmese earthworms.– Trans. Amer. Phil. Soc. (Philadelphia) N.S., 1972.– 62, pt. 7.– P. 1–326.

431. Gavrilov K. Sobre la reproducción uni- y biparental de los Oligaquetos // Acta Zool. Lill. Tucuman. – 1948. – 5.– P. 221–311.

432. Grant W. C. Studies on moisture relationships in earthworms // Ecology., 1955 a. – 36 (3).– P. 400–407.

433. Grant W. C. An ecological study of the peregrine earthworm, Pheretima hupeiensis in the Eastern United States // Tcology, 1956. – 36 (3).– P. 412–417.

434. Grove A. J. On the reproductive processes of the earthworm Lumbricus terrestris // Quart. J. Microscop. Sci., 1925.– 69.– P. 245–290.

435. Guild W. L. Eartyworms in Agriculture // Scot. Agric., 1951. – 30(4). – P. 220–223.

436. Guild W. J. Variation in earthworm numbers within field populations // J. Anim. Ekol. – 1952.–21 (2).– 169 p.

Буденко Л. В. Іванцив В. В.

437. Hall F. The vital limit of exsiccation of certain animals // Biolog. Bull. – 1922.– Vol. XI, № 1.– P. 26–27.

438. Herlant-Meewis H. Croissance et reproduction du Lumbricien Eisenia foetida // Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique. – 1954.– 85.– P. 119–151.

439. Hesse E. Contribution a létude des monocystides des oligochettes. Arch. Zool. Exp. ET gen.–1909. – 9, ser. 5.– P. 27–307.

440. Hobmaier A. und Hobmaier M. Die Entwicklung der Larve des Lungenwurmes, Metastrongylus elongatus (STrongylus paradoxus) des Scheints und ihr Invasionsweg, sowie vorläufige Mitteilung über die Entwiclung von Choerostrongylus brevivaginatus // München. Tierärztl. Wochenschrift.– 1929.– 80 (26).– S. 365–369.

441. Hochachka P. W., Somero G. N. Strategies of biochimical adaptation.– Saunder, 1973.– 483 p.

442. Holmstrup M. Physiology of cold hardiness in cocoons of five earthworm taxa (Lumbricidae: Oligochaeta) // J. Comp. Physiol. B.– 1994.– 164.– P. 222–228.

443. Holmstrup M., Westh P. Eftecfs of degydration on water relations and sulvival of lumbricid earthworn egg. Cansules // J. Comp. Physiol. B. V.– 1995.– 165.– P. 377–383.

444. Holmstrup M. Cold hardiness in earthworms // Cryo-Lett.– 1997.– 18.– № 1б.– P. 9.

445. Holmstrup M. B., Ostergaard I. K., Nielsen A., Hansen B. T. The relationship between temperature and cocon incubation time for some lumbricid earthworms species // Pedobiologia.– 1991.– Bd. 35.– P. 179–184.

Буслєнко Л. В. Іваніщ В. В.

446. Hyman L. H. Aspects of regeneratijn in annelids // Am. Nat.–1940.– 74.– P. 513–527.

447. Janda V. Gavrilov K. Untersuchungen über die Vermchrungsfähigkeit von Individuen einiger Oligochaeten – Arten die schon vor Erreichung der geschlectsreife isoliert wurden // Véstn. čs. Zool. Společnosti v Praze, 1939.– 7.– S. 254–258.

448. Janert H. Untersuchungen über die Benetzungswarme der Bodens // Z. Pflanzen, Düng. Bodenk.– 1931.– B. 19, H. 5.– S. 281–309.

449. Jensen K.S., Holmstrup M. Estimation of earthworm cocon development time and its use in studies of in situ reproduction rates // Applied soil ecology.– 1997.– Vol. 7.– P. 73–82.

450. Kasprzak K. Skaposzczety glebowe, III, Podzina: Dźdżownice (Lumricidae). Warszawa: Państowe wydavnictwo Naukowe.–1986.– 186 p.

451. Klimanek E. M., Greilich I. Untersuchengen zum CO_2 und O_2-gehalt in der Bodenluft bei under schiedlichen Lagerungsdichten der Askerrume // Arch. Acker. und Pflanzenbfu und Bodenk.– 1981.– Bd. 25, № 9.– S. 525–530.

452. Kollmannsperger F. Lumbricidae of humid and regions and their effect on soil fertility // VI Congr. Int. Sci. Sol. Rapp. C.– 1956.– P. 293–297.

453. Kühn S. Über Beziohung zwischen Hydroskopizität, absorbierten Basen und einigen physikalischen Eigenschaften bei Boden // Z. Pflanzen, Düng. Bodenk., 1932.– B. 26, H. 5.– S. 357–370.

454. Laek D. L. Tit niches in two worlds; or homage to Evelyn Hutchison // Am. Nat., 1969.– 103.– P. 43–49.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

455. Laek D. L. Population studies of Birds.– Oxford: Clarendon Press, 1966.– P. 341.

456. Latter P. M., Howson G. Studies on the microfauna of blanket bog with particular refence to Enchytraeidae Growth and survival of Cognettia sphagnetorum on various substrates // J. Anim. Ecol. 1978.– Vol. 47.– P. 425–448.

457. Lawrence C. Kapp the approximate size of soil particles at which the heat of wetting is mfnifested.– Soil Sci., 1930.– Vol. 24, № 5.– P. 401–412.

458. Levins R. Evolution in Changing Environments. Princeton N. J., Princeton Universiti Pres., 1968.

459. Licoeta A. et al. Immunohisto to chemical localization of bioactive substances in the epidermis of the earthworm, umbricus terrestris (Annelida, Oligochaeta) // Eur. J. Histochem.– 1998.– 42, № 4.– P. 303–308.

460. Ljunström P. O. Spermatophores in three species of Swedish Lumbricids (Oligochaeta) // Zool. Anz.– 1968.– B. 181, № 1/2.– S. 53.

461. Lundkvist H. A technique for determining individual fresh weights of live small animals, with special reference Enchytraeidae // Oecologia (Berl.).– 1978.– 35.– P. 365–367.

462. Lundkvist H. Population dynamics of Cognettia sphagnetorum (Enchytraeidae) in a Scots pine forest soil in Central Sweden // Pedobiologia.– 1982.– 23.– P. 21–41.

463. Macarthur R. H. Geografical Ecology: Patherns in the Distributions of species.– New York: Harper and Row., 1972.– 269 p.

464. Mellanby K. The measure the humidity of the soil atmosphere.– Bull.

ленко Л. У

Entom. Res., 1936.– P. 36–37.

465. Michaelsen W. Zur Kenntnis der Lumbriciden und ihrer Verbreitung // Ежегодник Зоолог. музея Импер. Академии наук.– СПб., 1910.– № 15.– С. 1–74.

466. Moment G. B. The relation of body Level, temperature and nutrition to regenerative growth // Physiol. Zool.– 1953 a.– 26.– P. 108–117.

467. Moment G. B. A theory of growth limination // Am. Nat.– 1953 b.– 88 (834).– P. 139–153.

468. Moore H. F. On the stucture of Bimastus palustris, a new Oligochaete // J. Morph.– 1895.– 10.– P. 473–496.

469. Muldal S. The chromosome of the earthworms. I. The evolution of polyploidy // Heredity.– 1952.– 6.– P. 55–76.

470. Murchie W. R. Biology of the oligochaete Eisenia rosea (Savigny) in an uplang forest soil of Southern Michigan // Am. Midl. Nat.– 1958.– 66 (1).– P. 113–131.

471. Murchie W. R. Production of spermatofores by Dendrobaena samarigera Rosa 1893 // Anat. Rec.– 1960.– P. 138–373.

472. Nair G. Achuthan, Bennour Suaad Ali Termal reactionsof the earthworm Aporrectodea caliginosa (Savigny, 1826) (Oligochaeta^ Lumbricidae) // Proc.Indian Sci Acad. B.– 1997.– 63.– № 1–2.– P. 53–62.

473. Nielson R. L. Effect of soil minerals on earthworms // Organic Garden.– 1954.– 21, № 6.– P. 30–33.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

474. Neuhauser E. F., Hartenstein R., Kaplan D. L. Grouth of earthworms Eisenia foetida in relation to population density and food rationing // Oikos.– 1979.– 35, № 1.– 93 p.

475. Nielson R. L. Effect of soil minerals on earthworm // Organic Garden.– 1954.– 21.– № 6.– P. 30–33.

476. Nowak E. Population density of earthworms and some elements of their production in several grassland environment // Ekol. Pol.– 1957.– 23.– P. 459–491.

477. Nördström S., Rundgren S. Associations of lumbricids in Southern Sweden // Pedobiologia– 1973.– 13.– S. 301–326.

478. Nördström S., Rundgren S. Environmental factor and lumbricid associations in Southerm Sweden // Pedobiologia.– 1975.– 14.– P. 1–27.

479. Nurminen M. Ecology of enchytraeids (Oligochaeta) in Finnish coniferous forest soil // Ann. Zool. Fennici.– 1967.– Vol. 4.– P. 147–157.

480. O'Connor F. B. The extaction of Enchytraeidae from soil // Progress in soil zoology.– 1962.– P. 279–285.

481. Olson H. W. The earthworms of Ohio // Ohio Biol. Sull.– 1928.– № 17.– P. 47–90.

482. Omodeo P. Gametogenesis e sistematica come problemi connessi con la poliploidia nei Lumbricidae // Atti della Societa Toscana di Scienze Natural, Pisa.– 1951.– 58, Ser B.– 61 p.

483. Omodeo P. Cariologia dei Lumbricidae II // Caryologia.– 1955.– 8.– P. 135–178.

Іванців В. В.
Буслен

484. Omodeo P. Contributo alla revisione Lumbricidae // Arch. Zool. Hal.– 1956.– 41.– P. 129–212.

485. Perel T. S. The shape of nephridial Bladders as a taxonomic character in the systematics of Lumbricidae // Zool. Anz., 1973.– 191, 5/6.– S. 310–317.

486. Phillipson J. and Bolnon P. J. Growth and cocoon production by Alolobophora rosea (Oligochaeta, Lumdricidae) // Pedobiologia.– 1977.– 17.– P. 70–82.

487. Plisko J. D. Die in Polen auftretenden morphologischen Formen der Art. Allolobophora roska (Sarigny, 1826) // Bull. de l'Acad. Pol. Sci Cl.– 1965.– II. 13.– P. 409–416.

488. Plisko J. D. Fauna Polski, Lumbricidae Dźdźownice (Annelida: Oligochaeta).– Warszawa: I. D. W. N., 1973.– 156 p.

489. Reynolds J. W. Are oligochaetes realy hermaphroditic amphimictic organism. The Biologist.– 1974.– 56, 2.– P. 90–99.

490. Ribaucourt E. Etude sur la faune lombricides de la Suisse // Rev. Suisse Zool.– 1896.– 4.– P. 1–111.

491. Rose J. H. Metastrongylus apri the pig lundworm observation on the Freeliving embryonated egg and the larva in the intermediate host // Parasitology.– 1959.– 49 (3–4).– P. 439–447.

492. Sanderson E. D. The relation of temperature to the hibernation of insects // J. Econ. Entomol.– 1908.– Vol. 1.– P. 56–65.

493. Satchnell J. E. Lumbricidae. // Soil Biology Academic Press, London, 1967.– P. 259–322.

Буценко Л. В. Іванців В. В.

494. Satchell J. E. Sone aspects of earthorm ecology // Soil zoology / Ed. D.K. McE Kevan.– London, 1955.– P.180–201.

495. Schwartz B. and Alicata J. E. The development of Metastrongylus elongatus and M. pudendotektus in their intermediate host // J. Parasitol.– 1929.– 16.– P. 105.

496. Schwartz B. and Alicata J. E. Concerning the life-history of lungworms of swine // J. Parasitol.– 1931.– 18 (1).– P. 21–27.

497. Schwartz B. and Alicata J. E. Life-history of lungworms parasitic in swine // Techn. Bull. U. S. Dept Agric.– 1934.– 456.– P. 41.

498. Segun A. O. Acephalina Gregarines of Eartthworms. Additions to the British Recordds // J. Protozool.– 1971.– Vol. 18, № 2.– P. 313–317.

499. Shiraishi K. On the chemotaxis of the earhworm to carbon dioxide // Sci. Rep. Töhohu Univ.– 1954.– 20(4).– P. 356–361.

500. Sims R. W. Internal Fertilization and the functional relationship of the female and spermathecal systems in new earthworms from Ghana (Eudrilidae; Oligochaeta) // Proc. Zool. Soc.– London, 1964.– 143.– P. 587–608.

501. Standen V. The production and respiration of an enchytraeid population in blanket bog // J. Anim. Ecol.– 1973.– Vol. 42.– P. 219–245.

502. Standen V., Latter P. M. Distribution of a population of Cognettia sphagnetorum Enchytraeidae) in relation to microhabitats in a blanket bog // J. Anim. Ecol.– 1977.–Vol. 46.– P. 213.

503. Stearns S. C. Life-history lactics: a review of ideas // Quart. Rev. Biol., 1976.– 51.– P. 3–47.

Бусько І. В. Іваниів В. В.

504. Stearns S. C. The evolutionof life history trains // Arn. Rev. Ekol. Syst.– 1967.– 8.– P. 145-172.

505. Stephenson J. The Oligochaeta: Oxford Univ., 1930.– 978 p.

506. Stolte H. A. Oligochaeta. Klassen und Ordnungen des Tierreichs.– Leipzig; Vierber, 1962.– Bd III.– Abt. 3.– Buch. 6.– S. 891–982.

507. Sun K. H. and Pratt K. C. Do earthworms grow by adding segments // Am. Nat.– 1931.– P. 31–48.

508. Taylor E. L. Syngamus trachea, the longevity of the infective larve in the earthworms. slungs and snails as intermediale hosts // J. Comp. Path.– 48 (2).– P. 149–156.

509. Uvarov B. P. Insects and climate // Trans. Entomol. Soc. London.– 1931.– P. 1–132.

510. Vail V. A. Observations on the hatchlings of Eisenia foetida and Bimastos tumidus (Oligochaeta, Lumbricidae) // Bull. Tall. Timbers Research Station. Tallahassce, Florida.– 1974.– № 16.– P. 1.

511. Vedovini A. Une nouvelle forme provencale d'Allolobophora rosca (Savigny) // Bull. Soc. Zool. France.–1968.– Vol. 92.– 793 p.

512. Vedovini A. Systematique caryologie et ekologie des Oligochetes terrestris de la region Provencale. M. D. These. Nat univers. Provece, 1973.– 150 p.

513. Vejdovosky F. System und Morphologie der Oligochäten: Prague, 1884.– 161 s.

514. Vicini I. Lumbricidi // Boll. Mus. Torino.– 1893.– 8, № 160.– P. 1–14.

515. Warburg O. Über die Geschwindigreit der photochemischen Kohlesaurezer – Setzung in lebenden Zellen.– Brochem. L., 1919.– 100.– S. 230–270.

Вусленко Л. В. Іванцір В. В.

516. Wilcke D. E. Über die vertikale Verteilung der Lumbriciden im Boden // Z. Morphol. und Ökol. Tiere.– 1953.– 41.– S. 372–385.

517. Wilcke D. E. Bemercungen zum Problem des erdzeitlichen Alters der Regenwürmer (Oligochaeta, Opisthopora) // Zool.Anz.– 1955.– 154.– S. 149–156.

Буєленко Л. В. Іваніців В. В.