

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение
высшего образования
«Национальный исследовательский Томский государственный университет»

На правах рукописи



Петроченко Ксения Александровна

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ
ПЕРЕРАБОТКИ ЛИСТОВОГО ОПАДА
ВЕРМИКУЛЬТУРОЙ *EISENIA FETIDA* (SAVIGNY)

03.02.08 – Экология (биология)

Диссертация
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель
доктор биологических наук, профессор
Бабенко Андрей Сергеевич

Томск – 2016

ОГЛАВЛЕНИЕ

| | |
|--|----|
| ВВЕДЕНИЕ..... | 4 |
| 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ..... | 12 |
| 1.1 Основы систематики, физиологии и экологии дождевых червей..... | 12 |
| 1.2 Вермикомпостирование как экологический и биотехнологический процесс | 20 |
| 1.2.1 Исходные пищевые и структурные субстраты, используемые в технологиях вермикомпостирования..... | 21 |
| 1.2.2 Структурирующие и поглотительные компоненты в субстратах вермикомпостирования | 23 |
| 1.2.3 Биогеохимическая функция дождевых червей | 25 |
| 1.3 Листовой опад – естественный пищевой компонент и субстрат для технологии вермикомпостирования..... | 30 |
| 1.3.1 Основные сведения о химическом составе древесного листового опада и процессах его разложения на поверхности почвы | 30 |
| 1.3.2 Закономерности разложения древесного листового опада дождевыми червями в природных ценопопуляциях, искусственных насаждениях и лабораторных условиях | 33 |
| 2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ..... | 37 |
| 2.1 Объект исследования | 37 |
| 2.2 Схемы экспериментов и субстраты для культивирования дождевых червей <i>Eisenia fetida</i> | 37 |
| 2.2.1 Непищевой компонент субстрата, поглотительный материал..... | 37 |
| 2.2.2 Эксперименты по исследованию ионного гомеостаза тканей червей <i>Eisenia fetida</i> , культивируемых на субстратах с разным содержанием калия, кальция, азота и запасных углеводов | 38 |
| 2.2.3 Культивирование дождевых червей <i>Eisenia fetida</i> на разных органических отходах с углеводной основой | 40 |
| 2.2.4 Эксперименты по переработке червями <i>Eisenia fetida</i> песчано-листных субстратов | 41 |
| 2.2.5 Эксперименты по сравнительному изучению физико-химических свойств вермикомпостов, полученных при переработке листового опада от разных видов древесных растений | 43 |

| | |
|--|----|
| 2.2.6 Сравнительное исследование агрохимических свойств вермикомпоста, при производстве которого в качестве пищевых субстратов использовались конский навоз и тополиный лиственный опад..... | 44 |
| 2.3 Приготовление экстрактов для измерения физико-химических параметров | 45 |
| 2.3.1 Приготовление экстрактов из тканей червей..... | 46 |
| 2.3.2 Приготовление экстрактов из песчано-лиственного субстрата | 46 |
| 2.3.3 Приготовление экстрактов из листового опада трех степеней разложения..... | 46 |
| 2.3.4 Приготовление экстрактов из полученных образцов вермикомпоста | 47 |
| 2.4 Физико-химические методы анализа тканей дождевых червей и компонентов перерабатываемых субстратов | 47 |
| 2.5 Статистические методы обработки результатов измерений | 48 |
| 3 РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ | 49 |
| 3.1 Ионный гомеостаз тканей червей <i>Eisenia fetida</i> , культивируемых на субстратах с разным содержанием калия, кальция, азота и углеводов..... | 49 |
| 3.2 Исследование ростовых и репродуктивных процессов в модельных микро-популяциях дождевых червей <i>Eisenia fetida</i> , культивируемых на субстратах с растительными пищевыми компонентами | 57 |
| 3.3 Разложение смешанного листового опада дождевыми червями <i>Eisenia fetida</i> , культивируемыми на песчаных субстратах | 65 |
| 3.4 Вермикомпостирование смесей торфа и опада от трех различных видов древесных растений червями <i>Eisenia fetida</i> | 72 |
| 3.5 Сравнительное изучение агрохимических свойств и физиологического влияния на корнеобразование растений двух вариантов вермикомпоста: на основе конского навоза и тополиного листового опада | 79 |
| ЗАКЛЮЧЕНИЕ | 84 |
| СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ И ЛИТЕРАТУРЫ..... | 88 |

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования

К числу наиболее серьезных агроэкологических проблем современности относятся деградация почвенного покрова и уменьшение площади сельхозугодий. В этих обстоятельствах особенно важна интенсификация сельского хозяйства и повышение качества производимой продукции. Весьма актуальной также является проблема снижения урожайности сельскохозяйственной продукции в связи с повышением числа вредителей и болезней, вследствие чего возникает необходимость внесения в почву средств химической защиты растений, что в дальнейшем негативно влияет на качество продукции и состояние почв (Гриднев, Мишуров, 1996). Следствием вышесказанного стала необходимость производства экологически чистых удобрений, которые должны, с одной стороны, способствовать стимуляции роста растений, а с другой – повышать их неспецифическую устойчивость к вредителям, болезням и стрессам. Именно к таким удобрениям относится вермикомпост – продукт переработки органических субстратов дождевыми червями (Терещенко, Бубина, 2007).

Использование дождевых червей для производства органических удобрений и технологий утилизации отходов хозяйственной деятельности человека в настоящее время приобретает глобальный характер (Tripathi, Bhardwaj, 2004). За последние десятилетия была проведена огромная работа по отбору видов и гибридов червей, наилучшим образом подходящих для технологии вермикомпостирования. В большинстве своем дикие виды дождевых червей характеризуются достаточно длинным репродуктивным циклом, не отличаются высокой плотностью в популяциях и весьма требовательны к стабильным и постоянным условиям среды, включая сложные пространственные структуры нор и ходов. Использовать их в технологических процессах сложно, а, в большинстве случаев, практически невозможно (Stewart, 2004). Наиболее продуктивным и подходящим для технологии переработки навоза оказался компостный червь *Eisenia fetida* (Savigny). Этот вид распространен повсеместно, легко адаптируется

к различным органическим субстратам (Всеволодова-Перель, 1997).

Черви вида *Eisenia fetida* по экологической классификации принадлежат к так называемой epigeic-категории (Stewart, 2004). Термин «epigeic» лучше всего переводится на русский язык как «поверхностноживущие». В природе epigeic-черви живут в верхнем слое почвы и в лесной подстилке на поверхности почвы. Полноценную среду обитания для epigeic-червей можно без особых усилий смоделировать в лабораторных условиях. По своей сути вид *Eisenia fetida* является лабораторной технической культурой с целым рядом преимуществ: по плодовитости и активности существенно превосходит многие другие виды дождевых червей и хорошо поддается выращиванию в искусственных условиях, являясь источником технологически удобных культур (Петрова, 2004). Однако большинство работ в отечественной литературе посвящено использованию червей данного вида только на богатых азотсодержащей органикой однородных субстратах. Подготовка таких сред для культивирования требует дополнительных затрат труда (Armour-Chelu, Andrews, 1994). Таким образом, генеральный мировой тренд ведения вермикультуры заключается в переработке червями *Eisenia fetida* навоза животноводческих, птицеводческих комплексов, фермерских и подсобных хозяйств. Вместе с тем, до сих пор, как в сельскохозяйственной практике, так и в научных исследованиях относительно слабо представлено направление вермикомпостирования, при котором ведётся переработка бедных азотом субстратов с высоким содержанием целлюлозы. Тем не менее, уже достаточно давно существуют идеи о решении технологических задач, подобного типа с помощью вермикультуры. Одной из таких задач является переработка листового опада, которая имеет несколько важных аспектов. Во-первых, часто практикующееся в настоящее время сжигание опавших листьев является во многом неэкологичным мероприятием. В тоже время, процессы естественного разложения опада являются необходимым компонентом биогеохимических циклов и трофических цепей. Во-вторых, листовой опад содержит некоторые минеральные элементы в труднодоступной (малорастворимой) форме. Компостирование существенно облегчает процессы извлечения этих веществ и

поглощения их растениями. Это даёт возможность использовать переработанный опад в качестве удобрений. Одним из самых проблемных элементов минерального питания, с точки зрения извлечения из опада и возвращения в корнеобитаемые горизонты, является кальций (Ponge et al., 1999; Reich et al., 2005). В процессе жизнедеятельности растений кальций концентрируется в более старых листьях в виде оксалатов и других слаборастворимых или почти нерастворимых соединений. В ряде случаев возвращение кальция в корнеобитаемые горизонты (в исходных количествах) практически невозможно. Решить данную проблему помогают дождевые черви, которые имеют уникальные анатомо-физиологические особенности, связанные с извлечением из субстрата кальция и дальнейшем его метаболизмом. Речь идет о так называемых кальциевых железах (Canti, Pearce, 2002). Черви, пропуская через свой пищеварительный тракт органические остатки и листовой опад, переводят соли кальция в копролиты. Несмотря на то, что листовой опад содержит очень мало азота и достаточно мало калия, наличие разнообразных кальциевых солей делает его перспективным (а также легкодоступным) субстратом для получения вермикомпоста, обогащённого кальциевыми соединениями. Это позволит использовать данный продукт вермикультивирования в качестве органоминерального удобрения, которое будет оказывать положительное влияние на корнеобразование и формирование неспецифической устойчивости растительного организма. Роль кальция в повышении неспецифической устойчивости растений хорошо известна (Bressan et al., 1998, Poovaiah, Reddy, 1993).

Цель работы: исследовать эколого-физиологические и физико-химические аспекты вермикомпостирования листового опада древесных растений культурой *Eisenia fetida*.

Задачи работы:

1. Оценить параметры популяционной динамики и ионного гомеостаза тканей червей *Eisenia fetida* при вермикомпостировании органических смесей с

разным содержанием азота, калия, кальция и легко-мобилизуемых углеводов.

2. Исследовать динамику электропроводности, pH, содержания водорастворимых форм калия и кальция в субстратах вермикомпостирования в ходе деструкции смешанного листового опада в лабораторных микро-популяциях *Eisenia fetida*.

3. Изучить содержание ионов калия, кальция, и нитрат-иона в вермикомпосте, полученном при переработке листового опада от трёх видов древесных растений: *Betula pendula* L., *Populus nigra* L. и *Salix alba* L., совместно произрастающих в одинаковых экологических условиях.

4. Провести сравнительное исследование влияния вытяжек из вермикомпоста на основе конского навоза и на основе листового опада *Populus nigra* L. на корнеобразование семян пшеницы сорта Иргина и изолированных ростков картофеля сорта Невский.

Степень разработанности темы исследования

Исследования роли дождевых червей в биосфере восходят к трудам патриарха современной биологии Чарльза Дарвина, в частности, – к вышедшей в 1881 году книге «The Formation of vegetable mould through the action of worms, with observations on their habits». В XX веке большой вклад в получение новых знаний о функциях дождевых червей в лесных и агроэкосистемах был сделан представителями отечественной биологии: К.К. Гедройцем, Г.Д. Аншальдом (1902), А.А. Соколовой (1956), О.В. Чекановской (1960), Г.Ф. Курчевой (1971, 1973), П.У. Бахтиным (1950), А.И. Зражевским (1954, 1957), И.Ю. Ванагасом (1975).

Вопросы, связанные с изучением структуры и функций кальциевых желез дождевых червей, а также с закономерностями биогенного круговорота кальция и углерода в экосистемах при участии данной группы организмов, подробно рассмотрены в работах зарубежных авторов, таких, как M.G. Canti (2003), T.G. Pearce (1972, 2003), D.S. Lambkin (2011), A.J. Morgan (1981), J. Leiber, H. Maus (1969), C.S. Weicek, A.S. Messenger (1972), M. Armour-Chelu, P. Andrews (1994).

В настоящее время активно ведутся прикладные эколого-физиологические исследования, связанные с совершенствованием технологий вермикомпостирования, что отражено в работах P. Sangwan (2008), V.K. Garg, S.P. Kaushik (2005), G.B. Hill (2013), C.A. Edwards, N.Q. Arancon (2004), N.Q. Arancon (2008), A. Hanc, Z. Chadimova (2014), R. Singh (2013), И.Н. Титова (2012, 2013), V.H. Manh, C.H. Wang (2014), D. Mendoza-Hernández (2014), J.G. Zaller (2007), F.A. Gutiérrez-Miceli (2007), И.Б. Сорокина (2013), M.G. Canti, T.G. Pearce (2003), D.S. Lambkin (2011), Н.Н. Терещенко (2007, 2013) и др.

Вместе с тем существует ряд недостаточно изученных вопросов, связанных с теорией и практикой вермикомпостирования, в частности, – исследование возможностей переработки компостными (высокотехнологичными) видами червей субстратов, бедных легко мобилизуемой органикой, но богатых некоторыми минеральными веществами. Работа в данном направлении может существенно повысить вариативность и эффективность использования вермикомпоста в качестве удобрения.

Научная новизна исследования

Впервые изучены специфические физико-химические свойства и эколого-физиологическое влияние на растения вермикомпоста, произведенного на основе листового опада от разных видов древесных растений, произрастающих в одинаковых экологических условиях.

Впервые показано, что вермикомпост, произведенный при переработке листового опада и обогащенный солями кальция, более эффективно стимулирует корнеобразование у пшеницы и картофеля, чем вермикомпост, полученный по традиционной технологии переработки навоза.

Теоретическая и практическая значимость работы

Полученные результаты исследований вносят вклад в разработку теоретических основ производства и применения органоминеральных кальциевых удобрений. В работе рассматриваются фундаментальные аспекты эколого-физиологической пластичности ионного гомеостаза дождевых червей *Eisenia fetida*. Вариативность химического состава листового опада, выраженная в

наличии разнообразных кальциевых солей делает его перспективным субстратом для получения вермикомпоста с соотношением кальция/калий сдвинутым в сторону преобладания кальция. В ближайшей перспективе, с учётом полученных в работе результатов, можно будет осуществлять направленное варьирование химического состава биогумуса посредством использования исходных субстратов различной природы – смесей, содержащих разные виды навоза, торфа и листовой опад от растений разных видов.

Методология и методы исследования

Методология диссертационного исследования базировалась на общепринятых схемах лабораторных экспериментов по культивированию дождевых червей на субстратах разной природы и разного химического состава. В ходе выполнения работы использовались такие аналитические методы, как ионометрия (включая рН-метрию), кондуктометрия и комплексометрия.

Положения, выносимые на защиту:

1. В результате переработки дождевыми червями *Eisenia fetida* древесного листового опада получается вермикомпост, который существенно отличается по некоторым физико-химическим свойствам (по величинам рН, по содержанию нитратов, по количественному соотношению катионов кальция и калия) от вермикомпоста на основе навоза.

2. Вытяжки из вермикомпоста на основе тополиного листового опада оказывают значимый стимулирующий эффект на процессы корнеобразования у семян пшеницы и изолированных ростков картофеля. Вытяжки из вермикомпоста на основе конского навоза такого эффекта не оказывают. Данная закономерность может быть объяснена особенностями химического состава вермикомпоста, полученного из тополиного опада, в частности, – высоким количественным отношением $\text{Ca}^{2+}/\text{K}^{+}$.

Степень достоверности результатов исследования

Достоверность результатов диссертационного исследования обеспечивается репрезентативностью экспериментальных выборок, корректным использованием

методов статистического анализа и современных аналитических методик, адекватных цели и задачам исследования.

Апробация работы

Результаты исследований, представленные в диссертации, опубликованы в журналах, включенных в Перечень рецензируемых научных изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук, и в журналах, индексируемых Scopus, докладывались и обсуждались на международных научных конференциях и симпозиумах: на 16-ой Международной школе-конференции «Биология – наука XXI века», Пущино, 16–21 апреля 2012 г.; на IV-ой Международной конференции, посвящённой памяти Ю.А. Львова «Биогеоценология и ландшафтная экология: итоги и перспективы», Томск, 28–30 ноября 2012 г.; на 6-ом Международном совещании по таксономии олигохет (6th International Oligochaete Taxonomy Meeting) Palmeira de Faro, Португалия, 22–25 апреля 2013 г. На всех перечисленных мероприятиях автор работы принимал очное участие и выступал с устными докладами.

Публикации

По материалам диссертации опубликовано 12 работ, в том числе 5 статей в журналах, включенных в Перечень рецензируемых научных изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученой степени кандидата наук, на соискание ученой степени доктора наук (в том числе 2 статьи в зарубежных журналах, индексируемых Scopus, 1 статья в журнале, индексируемом GeoRef), 1 патент Российской Федерации, 2 учебно-методических пособия, 4 публикации в сборниках материалов международных конференций (из них 1 международное совещание по таксономии олигохет, прошедшее за рубежом).

Личный вклад автора

Автор работы принимал непосредственное участие в планировании экспериментов, сборе данных, начиная с 2008 г. и анализе отечественных и зарубежных информационных источников. Все аналитические измерения (рН-метрия, кондуктометрия, ионометрия, комплексонометрия) в течение 8 лет

работы проводились лично Петроченко К.А. Основные научные результаты, представленные в диссертации, были получены автором лично или в ходе совместной работы автора с научным руководителем и другими соавторами. При определяющем участии автора были решены сформулированные теоретические задачи исследования.

Структура и объем диссертации

Диссертация изложена на 108 страницах, состоит из введения, трёх глав, заключения и списка использованных источников и литературы. Работа содержит 33 рисунка и 2 таблицы. Список использованной литературы включает 214 источников (из них 146 зарубежных).

Благодарности

Автор благодарит своего научного руководителя доктора биологических наук, профессора, заведующего кафедрой сельскохозяйственной биологии Биологического института ТГУ А.С. Бабенко и старшего преподавателя кафедры экологии, природопользования и экологической инженерии Биологического института ТГУ Ю.Е. Якимова за ценные советы и консультации в ходе проведения работы. Автор также благодарит документоведа центра менеджмента качества ТГУ Е.В. Хамматову за помощь в организационной работе, предшествующей защите диссертации, а также: аспиранта лаборатории оптики и бионауки Политехнической школы города Палезо (Франция) О.Н. Петрову и агронома ТОО КазАгроном города Шимкента (Казахстан) Т.Н. Оразову за участие в проведении отдельных экспериментов во время выполнения студенческих научных работ.

Отдельную признательность и благодарность автор выражает своему первому научному руководителю и наставнику, кандидату биологических наук, доценту кафедры экологии, природопользования и экологической инженерии Биологического института ТГУ А.В. Куровскому за идею работы и ценнейшие советы в ходе её реализации, за постоянную поддержку и участие в работе, а также за неоценимую всестороннюю помощь в проведении исследований и выполнении работы на всех ее этапах.

1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Основы систематики, физиологии и экологии дождевых червей

Дождевые черви являются одной из наиболее известных и хорошо изученных групп почвенных беспозвоночных и относятся к типу Annelida – кольчатые черви. По сравнению с другими типами червей кольчатые черви имеют черты более высокой организации и составляют важное звено в эволюции животного мира. (Догель, 1981). К этому типу относятся черви, тело которых сложено из сегментов и имеет вторичную полость – целом. Сегментация проявляется и во внутренней организации червей. В каждом сегменте находится нервный узел, кровеносные сосуды, выделительные органы, половые органы и др. (Pavliček, 2014). Тип Annelida включает в себя подтип поясковые кольчецы Clitellata. Этот подтип, в свою очередь, включает класс малощетинковых червей, – Oligochaeta. К олигохетам принадлежит отряд гаплотаксиды (Haplotaxida), который включает в себя подотряд дождевые черви (Lumbricina) (Островерхова, 2005; Бабенко, 2006). Подотряд Lumbricina включают в себя 8 родов – Eiseniella, Eisenia, Vilmastus, Eophila, Octolasion, Allobophora, Lumbricus. Дождевые черви являются чрезвычайно важной таксономической группой в водных и наземных экосистемах.

Основные принципы систематики и таксономии дождевых червей базируются на анализе распределения по сегментам и взаимного расположения набора анатомо-морфологических маркеров. К таким маркерам относятся:

- морфометрические характеристики и расположение железистых образований пищевода, продуцирующих кальциевые чешуйки (ламеллы) на уровне XI-XIII сегментов;
- наличие и расположение парных окологлоточных сосудов, соединяющих кальциевые железы пищевода;
- количество и расположение дорзо-латеральных кишечных аппендиксов в зоне перетяжки между XII и XIII сегментами;

- расположение вентральных парных участков со щетинками (Blakemore, 2010; James, 2004; James, 2006; James, 2009).

Именно щетинки, редко расположенные на вентральной поверхности тела (по наличию которых получил своё название весь таксон *Oligochaeta*) являются самым универсальным таксономическим маркером у дождевых червей. Следует отметить, что и в настоящее время филогения, систематика и таксономия дождевых червей не представляет собой законченной системы категорий и сталкивается с многочисленными трудностями и неоднозначными трактовками результатов исследований (Pavlíček, 2010, 2014). С одной стороны, по этой причине, а с другой, – отражая общую тенденцию во всех биологических науках, в систематику и таксономию олигохет вообще и дождевых червей, в частности, активно внедряются методы молекулярно-генетического анализа (Pop et al., 2003).

По данным разных авторов в настоящее время описано свыше 300 видов дождевых червей (Stewart, 2004; Титов, 2012), которые присутствуют в почве практически повсеместно (Blakemore, 2012). Почвенными экологами дождевые черви разделены на три категории, описывающие, главным образом, особенности обитания и поведения червей в почве. Эти категории были названы *endogeic*, *anecic* и *epigeic* (Stewart, 2004). В отечественной литературе данная классификация упоминается в некоторых классических трудах, (таких как работа Перель, 1979), и является действительно удачным примером экологической категоризации внутри одной из самых обширных групп почвенных беспозвоночных.

Черви группы *endogeic* строят сложные системы боковых нор, пронизывающие все минеральные слои почвы (Alvarez-Otero, 2013). Черви-*endogeic* редко выходят на поверхность, проводя всю свою жизнь в глубинных норах, где питаются разложившейся органикой и минеральными частицами почвы. Экотип *endogeic* является единственной категорией червей, питающихся именно почвой, а не только ее органическими компонентами. Черви группы *endogeic* окрашены, как правило, в палевые и бледные цвета (Stewart, 2004).

Черви, принадлежащие к группе *anecic* (например, *Lumbricus terrestris*),

строят сквозные, вертикальные норы, которые простираются от поверхности почвы вниз, через минеральный слой (Reigné et al., 2009). Глубина нор составляет около 2 метров. Данные виды червей покрывают стенки своих нор особой слизью, содержащей мукоидные компоненты, которая предотвращает обрушение нор (Slocum, 2010). Anecis-черви способны безошибочно распознавать свои норы среди множества чужих и ежедневно возвращаться в них после периода активности. Черви экотипа anecis питаются разлагающимся на поверхности почвы опадом (Ponge et al., 1999). Данные виды имеют эволюционное приобретение в виде хвоста, покрытого мелкими щетинистыми волосками (Edwards et al., 2004). Эти волоски быстро и легко выдвигаются и способны хорошо цепляться к стенам норы, позволяя червю быстро ретироваться обратно в свое убежище. Anecis-виды также обнаруживают тенденцию к большим размерам тела, кроме того, их брюшная часть гораздо меньше пигментирована чем спинная. Эти черви характеризуются достаточно длинным репродуктивным циклом, не отличаются высокой плотностью в популяциях и требовательны к стабильным и постоянным условиям среды в своих норах. Только в этом случае они процветают. Вне системы нор anecis-черви не могут размножаться, и расти (Edwards et al., 1996, 2004).

Черви, принадлежащие к группе epigeic, такие как *Eisenia fetida*, живут в верхнем слое почвы и в лесной подстилке на поверхности почвы (Palm et al., 2013). Эти небольшие, глубоко пигментированные черви имеют плохие роющие способности, предпочитая в качестве среды обитания рыхлый лиственный опад и рыхлый верхний слой почвы, более богатый органикой, чем глубокие слои (Hendrix, 1995). Виды epigeic питаются органическими остатками на поверхности почвы и прекрасно адаптированы к быстро меняющимся, динамичным параметрам окружающей среды. Среди epigeic-видов существует несколько десятков, интродуцированных в Северную Америку. Epigeic-вид *Eisenia fetida* встречается практически повсеместно (Hendrix, 1995; Sims, Gerard, 1985). Эндемичные epigeic-виды (на той или иной конкретной территории) способны бесконфликтно сосуществовать, перерабатывая большие объемы органических

остатков. Тот вид, который лучше всего адаптируется к конкретным условиям среды на данном участке, к местному климату, в конечном итоге будет доминировать в локальной экосистеме. В большинстве районов мира таким видом является *Eisenia fetida* (Edwards et al., 1996, 2004; Hendrix, 1995).

В зависимости от вида, взрослые дождевые черви могут быть от 10 мм длиной и 1 мм шириной и до 3 м в длину и более 25 мм в ширину. Типичные особи *Lumbricus terrestris* вырастают, примерно, до 360 мм в длину (Blakemore, 2012). Тело дождевого червя можно разделить на передний (головной) и задний концы. Головной конец более толстый и темнее окрашен, а задний – более тонкий и более бледный. На головном конце тела находится рот, а на хвостовом – анальное отверстие (Чекановская, 1960). Форма дождевого червя представляет собой цилиндрическую трубу, разделенную на ряд сегментов, из которых состоит тело. Число сегментов у обычных видов варьирует в пределах от 90 до 300. Все дождевые черви обладают вторичной полостью тела, или целомом (Edwards, Bohlen, 2005). Головной конец выполняет функции осязания и обоняния. В передней части тела у взрослых особей имеется так называемый поясок, т.е. утолщение, охватывающее от 5 до 12 сегментов. Поясок, как правило, имеет несколько иную окраску по сравнению с окраской всего тела. Это образование является частью репродуктивной системы, в которой формируются и созревают коконы (Sims, Gerard, 1985).

Сегментированное тело дождевых червей покрыто однослойным эпителием. Тонкая кутикула, покрывающая кожу, обычно пигментированная, красного или коричневого цвета, обеспечивает гладкость поверхности всего тела. Специализированные клетки выделяют жидкость из кутикулы, покрывающую эпителий, чтобы поддерживать внешние покровы влажными. Это, в свою очередь, облегчает движение червя в почве. Под кожей находится слой нервной ткани, и двойной слой мышц – тонкий наружный слой круговых мышц, и более толстый внутренний слой продольных мышц (Sims, Gerard, 1985). Покровные ткани и оба мышечных слоя образуют так называемый кожно-мышечный мешок (Чекановская, 1960). Многие дождевые черви могут выделять целомическую

жидкость через спинные поры в ответ на стресс (Edwards, Bohlen, 2005).

Желудочно-кишечный тракт (ЖКТ) дождевого червя представляет собой прямую трубку, которая проходит ото рта до ануса. ЖКТ разделяется на ротовую полость (как правило, проходит через первые два сегмента), глотку (около 4 сегментов), пищевод, зоб (занимающий 2–3 сегмента), желудок и кишечник (Edwards, Bohlen, 2005).

Отдельно следует остановиться на таком частном и, вместе с тем, важным для дождевых червей физиологическом процессе как метаболизм кальциевых соединений в организме.

В настоящее время является доказанной связь между жизнедеятельностью дождевых червей и образованием гранул карбоната кальция в почве (Canti, Pearce, 2003; Lambkin et al., 2011a). В ходе экспериментов разных лет была выявлена видоспецифичность дождевых червей в отношении размеров и формы продуцируемых карбонатных гранул (Canti, Pearce, 2003). В целом, распределение отложенных червями гранул характеризовалось отсутствием каких-либо закономерностей: то есть примерно одинаковое количество находилось как на поверхности, так и на различных глубинах экспериментальных грунтов и почв. Однако, некоторые из археологических исследований, проведенных на почвенных профилях показали зависимость между количеством гранул и глубиной их залегания. Была обнаружена закономерность, согласно которой увеличение количества гранул шло в направлении от поверхностных слоёв почвы к глубинным (Preece et. al., 1998).

Продукцию карбонатных гранул связывают с наличием в организме червей парных анатомических структур, расположенных по бокам пищевода, – кальциевых желез (Чекановская, 1960; Canti, Pearce, 2002). Анатомически кальциевые железы делятся на передние и задние доли (anterior and posterior glands), которые окружены густой сетью кровеносных сосудов (Morgan, 1981). Феноменологическое описание структуры кальциевых желёз было сделано ещё в конце XIX века, в том числе и в трудах Ч. Дарвина (1881). Один из наиболее удачных эскизов, иллюстрирующий расположение и структуру кальциевых желёз

дождевых червей, опубликован в работе M.G. Canti, T.G. Pearce (2003) и представлен на рисунке 1.

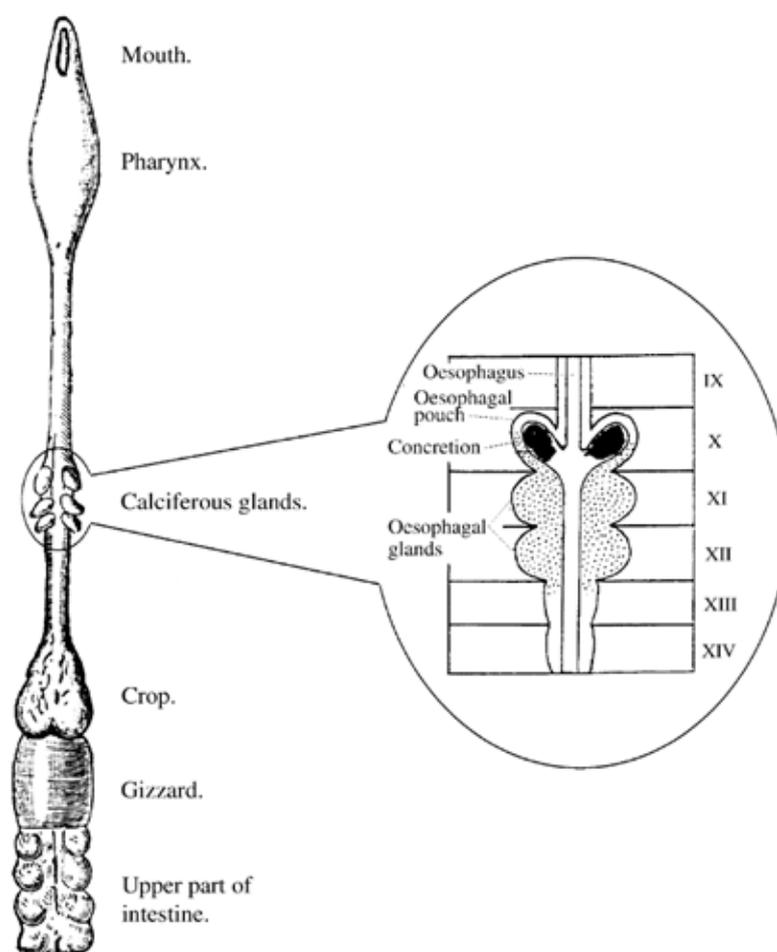


Рисунок 1 – Компиляция изображений кальциевых желёз червей *Lumbricus terrestris* по Дарвину (1881) и Робертсону (1936), выполненная Canti и Pearce (2003)

Механизмы образования карбоната кальция в организме дождевых червей до сих пор детально не изучены. Однако работы, в которых были предприняты попытки феноменологического описания данного процесса существуют уже давно (Leiber, Maus, 1969; Weicek, Messenger, 1972; Pearce, 1972). В связи с механическим разрушением гранул карбоната кальция, извлекаемых из почвы их состав имеет большое морфологическое разнообразие (Armour-Chelu, Andrews

1994; Canti, Pearce, 2003; Lambkin et al., 2011a).

Типичный образец карбонатных гранул, продуцируемых дождевыми червями, состоит из эллипсоидно - сфероидальных агрегатов размером 0,5–2,5 мм, которые включают в себя 0,05–0,2 миллиметровые кристаллы кальцита, располагающиеся радиально друг к другу (рисунок 2).

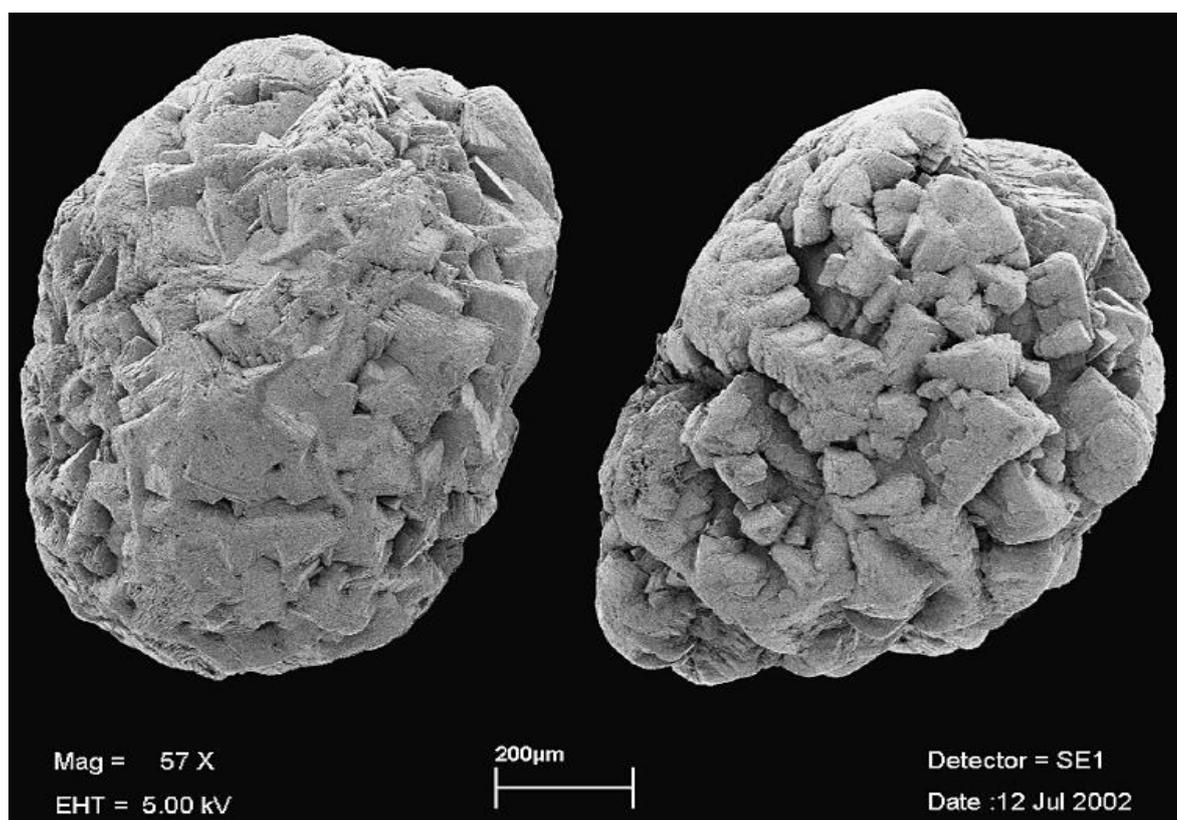


Рисунок 2 – Типичные карбонатные гранулы, повсеместно встречающиеся в различных типах почв, населённых дождевыми червями (Canti, Pearce, 2003)

Однако особая техника методов экстракции, которую применил в своей работе M.G. Canti (1998) позволила идентифицировать гранулы размером меньше, чем 0,2 мм. Дальнейшие исследования показали, что большинство гранул, продуцируемых дождевыми червями, являются простыми одиночными кристаллами кальцита диаметром менее 0,1 мм.

Согласно данным M.G. Canti и T.G. Pearce (2003) в большинстве случаев для их идентификации и анализа их структуры используется не оптическая, а сканирующая электронная микроскопия.

В этой же работе приводится обширный сравнительный анализ видовой и родовой специфичности продукции кальцитовых гранул дождевыми червями. В частности, было показано, что черви рода *Lumbricus* продуцируют хорошо заметные, наиболее крупные карбонатные гранулы, в то время как большинство видов *Eisenia* вообще не продуцируют никаких гранул (Canti, Pearce, 2003). Одно из предположений, объясняющее этот феномен заключается в отсутствии развитых кальциевых желёз у видов *Eisenia*.

Этот признак некоторыми авторами даже использовался в наборе таксономических ключей для видового определения (Sims, Gerard, 1985). Следует отметить, что в отношении многих видов *Eisenia* (и некоторых видов *Dendrobaena*) утверждение о полном отсутствии кальциевых желёз неверно. Правильнее говорить о том, что кальциевые железы у этих видов развиты гораздо слабее и имеют иную анатомическую структуру по сравнению с видами *Lumbricus*. Отсутствие продуцируемых гранул ещё не означает отсутствие выделения кальция. Скорее всего, в желудочно-кишечном тракте особей *Eisenia* и *Dendrobaena* кальций выделяется в виде очень мелких одиночных кристаллов с размерами 1–10 мкм. При этом одной из наиболее вероятных функций этого процесса является нейтрализация избыточной кислотности заглатываемых червями субстратов (Canti, Pearce, 2003). Важность кальция для физиологии *Eisenia fetida* (и других видов) определяется участием этого макроэлемента в таком процессе, как образование особых телец в целомической жидкости, – хлорагосом (от слова «хлорагоциты» – окрашенные в желтовато-зелёный цвет клетки) в ответ на некоторые виды стрессовых воздействий (Molnár et al., 2012). В работе В. Оррег с соавторами (2010) сообщается о стимулирующем действии кальция на выработку у дождевых червей специфических клеток иммунной защиты, – целомоцитов. А. Neaman с соавторами (2012) приводит сведения о положительном протекторном действии извести на процессы жизнедеятельности *Eisenia fetida* в условиях загрязнения почв тяжёлыми металлами.

В целом, метаболизм кальция в организме дождевых червей изучен далеко не полно, в том числе по причине отсутствия чётких представлений о функциях

кальциевых желёз. Информация об этих функциях до сих пор пополняется новыми данными, например, – об участии кальциевых желёз в процессах газообмена дождевых червей (Briones et al., 2008).

1.2 Вермикомпостирование как экологический и биотехнологический процесс

Вермикультивирование – выращивание дождевых червей на органических субстратах – широко распространено в различных странах, как прогрессивная технология переработки органических остатков, получения высокоэффективного удобрения и кормового белка животного происхождения (Edwards et al., 1985; Hartenstein, Bisesi, 1989). Вермикомпостирование – частный аспект вермикультивирования, связанный с получением особого продукта переработки дождевыми червями органических субстратов, – вермикомпоста. Вермикомпост, полученный из различных бытовых и сельскохозяйственных отходов, служит хорошим удобрением и стимулятором роста различных культур (Atiyeh et al., 2000; Arancon et al., 2008). В ряде случаев вермикомпостирование рассматривается как универсальная широкодоступная, не требующая особых знаний и усилий методика повышения плодородия почв и почвогрунтов (Livingston, 1988). Однако, современное, высокотехнологичное вермикомпостирование является многоступенчатым процессом, с точным, инструментальным контролем таких параметров, как водный баланс, поступление воздуха в субстрат, содержание углерода и азота в исходных субстратах и продуктах. (Edwards et al., 1985; Hand et. al., 1988; Edwards, Arancon, 2004). Как правило, во всех модификациях технологии вермикомпостирования присутствуют предварительное механическое измельчение исходных субстратов, которое ускоряет разложение органики.

Для наиболее эффективной реализации вермикомпостирования очень важно понимание того, что в основе протекающих биохимических и физико-химических процессов лежит сложный комплекс взаимодействий между дождевыми червями,

грибами и бактериями (Nedunchezhiyan et al., 2011). Бактериальное звено, в частности, очень важно для процессов нитрификации в ходе вермикомпостирования (Xu et al., 2013). В целом, показано, что жизнедеятельность различных экологических групп дождевых червей способствует более быстрому протеканию процессов азотфиксации (Tereshchenko, Napleкова, 2002). В работе Н.Н. Терещенко с соавторами (2013) сообщается также, что, при определённых условиях, из копролитов дождевых червей можно выделить специфические штаммы микроорганизмов, которые обладают свойствами высокоэффективной защитной бактериализации в отношении зерновых культур. В данном случае словосочетание «определённые условия» подразумевает тот факт, что свойства копролитов дождевых червей могут очень сильно варьировать, как в результате генетической детерминации (видоспецифичности), так и в результате фенотипической реакции организма дождевого червя на совокупность внешних физико-химических параметров среды (Clause et al., 2014).

1.2.1 Исходные пищевые и структурные субстраты, используемые в технологиях вермикомпостирования

Вне всякого сомнения, самые распространённые и широко используемые исходные пищевые субстраты для вермикультуры – навоз и помёт от сельскохозяйственных животных и птицы (Petrucci et al., 1988). В свою очередь, внутри этой группы исходных пищевых субстратов особенно часто используются в технологиях вермикомпостирования навоз крупного рогатого скота (КРС) (Hand et al., 1988; Atiyeh et al., 2000) и свиной навоз (Chan, Griffiths, 1988; Atiyeh et al., 2001). Такая ситуация может быть объяснена географией распространения современных вермитехнологий. В данном случае, речь идет, прежде всего, о странах Западной Европы и США, где два вышеуказанных направления животноводства доминируют над другими. Тем не менее, достаточно часто практикуется вермикомпостирование конского навоза (Murry Jr., Hinckley, 1992;

Sangwan et al., 2008). В литературе есть также работы, посвящённые переработке в вермикультуре овечьего навоза (Albanell et al., 1988) и птичьего помёта (Garg, Kaushik, 2005). К числу несколько экзотических, но, в тоже время, нередко используемых при вермикомпостировании исходных пищевых компонентов можно отнести экскременты человека и домашних животных (Hill et al., 2013).

Накопившийся с годами опыт практического вермикомпостирования показал очень высокую степень адаптивности технологических видов и линий червей к различным и многообразным пищевым субстратам. Это, в частности, привело к тому, что наряду с отходами животноводства в процессах вермикомпостирования стали использовать беспорядочно собранные комплексы отходов, включающие в себя навоз, многообразные пищевые отходы, бытовой мусор, такой как использованная бумага и т. д. (Edwards et al., 1985; Dunn, 1991; Edwards, Arancon, 2004; Arancon et al., 2008). Богатые алиментарными углеводами отходы плодоовощной промышленности (такие как яблочный и другие виды жмыхов) также могут быть использованы в качестве пищевых компонентов субстратов вермикомпостирования (Hanc, Chadimova, 2014). Наконец, ещё одной из современных тенденций является вермикомпостирование органики, содержащейся в сточных водах (Lofs-Holmin, 1986; Goldstein, 1987; Hartenstein, Bisesi, 1989; Singh et al., 2013).

Исходя из фундаментальных представлений об эволюционной экологии дождевых червей, в качестве самодостаточного пищевого субстрата для этой группы организмов следует рассматривать разнообразные виды и формы отмирающего органического вещества растений: древесный лиственный опад, сухая трава, полуразложившаяся древесная кора и т. д. (Edwards, 1995). Каковы бы ни были исходные пищевые субстраты вермикомпостирования, они должны содержать воду и три органогена: углерод, кислород и азот. Без этого комплекса веществ полноценный процесс вермикомпостирования будет практически невозможен, в том числе, по причине неоптимальных условий для жизнедеятельности сообществ микроорганизмов.

1.2.2 Структурирующие и поглотительные компоненты в субстратах вермикомпостирования

Для эффективного осуществления технологических процессов вермикомпостирования кроме пищевых субстратов необходимы гигроскопичные поглотительные компоненты. Их функции характеризуются несколькими аспектами. Одна из наиболее очевидных и важных функций – создание оптимальной механической структуры перерабатываемых субстратов, обеспечение доступа воздуха и влаги, а также сорбция токсичных продуктов биохимических реакций (например, аммония). Поглотительные компоненты, используемые при вермикомпостировании, могут быть представлены в наиболее простом случае массой скомканных бумажных остатков, древесными опилками, пористым щебнем. Из числа простых и доступных материалов, обладающих хорошей поглотительной способностью, для формирования базовых субстратов вермикомпостирования часто используют газетную бумагу, гофрокартон (упаковочный картон) и сфагновый мох (Титов, 2012). Однако, одним из самых технологичных и перспективных структурно-поглотительных субстратов, обладающим также и некоторыми питательными свойствами, является торф различного генезиса и разных типов.

Одной из главных причин большой популярности торфа как компонента субстратов для вермикультуры является большая степень сходства некоторых механических и физико-химических свойств вермикомпоста и, собственно, торфа. Речь идёт о таких показателях, как гигроскопичность, аэрируемость, механическая лёгкость и дисперсность структуры (Manh, Wang, 2014; Edwards, Burrows, 1988). Детальный анализ сходства и различий в свойствах торфа и вермикомпоста содержится в работе D. Mendoza-Hernández et al. (2014). Авторы, в частности, указывают на большую эффективность вермикомпоста (по сравнению с торфом и другими субстратами) в стимуляции процессов корнеобразования у растений розмарина. В сходных по идеологии исследованиях было показано, что вермикомпост оказывает эффекты, подобные эффектам торфа при выращивании

томатов в различных условиях: от проращивания рассады до полевой вегетации (Zaller, 2007). При выращивании рассады, которая очень чувствительна к изменяющимся факторам среды, особенно важно использование высококачественных субстратов. В таких ситуациях очень широко используется торф в качестве почвозаменителя, чистого в санитарном отношении, обладающего оптимальными физическими характеристиками и высокой ионообменной ёмкостью (Raviv et al., 1986).

Большое количество работ направлено не на антагонистическое сравнение свойств торфа и вермикомпоста, а на исследование преимуществ использования торфа как исходного компонента субстратов вермикомпостирования. F.A. Gutiérrez-Miceli с соавторами (2007) приводят данные о совместном последовательном использовании верхового торфа и вермикомпоста в процессе высокоэффективного производства рассады томатов.

В работе И.Н. Титова (2013) описываются технологические подходы создания эффективных установок для вермифильтрации сточных вод от свиноводческих хозяйств. При этом субстрат для жизнедеятельности дождевых червей, которым заполняли реакционные емкости, содержал торф в качестве одного из исходных компонентов.

И.Б. Сорокин с соавторами (2013) в недавно опубликованных исследованиях аргументированно доказывают, что использование вермикомпоста на основе торфонавозных смесей обладает целым рядом преимуществ, в том числе и более высокой экономической эффективностью применения в качестве удобрений по сравнению с торфонавозными смесями, не подвергавшимися вермипереработке.

Н.Н. Терещенко с соавторами являются авторами патента (2011), в котором описывается способ производства биогумуса на основе торфонавозных смесей, обладающего выраженными защитными свойствами и ростостимулирующей активностью по отношению к растениям пшеницы.

В контексте вышеприведенных данных необходимо отметить, что использование торфа в качестве добавки в исходные субстраты для

вермикомпостирования должно происходить с учетом генезиса выбранного типа торфа. Так, например, использование верхового торфа требует наличия в исходных компостных смесях агентов, нейтрализующих избыточную кислотность. К таким агентам относятся разные формы кальциевых соединений и органические остатки, содержащие кальций в больших количествах, например, – листовая опад. Сочетание кальцийсодержащих веществ и соединений со сфагновым верховым торфом оптимизирует pH, буферную емкость и катионный баланс компостных смесей (Canti, Pearce, 2003; Lambkin et al., 2011a).

1.2.3 Биогеохимическая функция дождевых червей

Одним из первых, кто представил на суд научной общественности труд, посвященный роли дождевых червей в биосфере, был патриарх современной биологии Чарльз Дарвин. В 1881 г, незадолго до смерти учёного, выходит в свет его последняя книга «The Formation of vegetable mould through the action of worms, with observations on their habits», вошедшая впоследствии в сокровищницу естественнонаучных знаний новейшего времени. Книга Дарвина, фактически стала первым обстоятельным исследованием процессов, которые в дальнейшем стали обозначаться английским термином «bioturbation», что означает переработку почвы и органических остатков живыми организмами.

В начале XX века публикуется статья российских агрохимиков, посвященная химическим аспектам деятельности дождевых червей в почве (Гедройц, Аншальд, 1902). В дальнейшем, в 50-е–80-е годы 20-го столетия представители отечественной школы агрохимии и почвоведения неизменно находились в авангарде самых современных и актуальных на тот момент времени исследований роли и функций дождевых червей в лесных и агроэкосистемах.

Общие вопросы, связанные с участием дождевых червей в почвообразовании, рассматривались в работах А.А. Соколова (1956), О.В. Чекановской (1960), Г.Ф. Курчевой (1971, 1973). Плодородие и структурообразование лесных почв, в аспекте жизнедеятельности дождевых

червей, исследовалось П.У. Бахтиным (1950) и А.И. Зражевским (1954, 1957). Проблемам воздействия червей на химические свойства почв посвящена книга литовского исследователя И.Ю. Ванагаса (1975).

В конце XX века появляется ряд публикаций, в которых осуществляется синтез представлений о глобальной роли дождевых червей на основе достижений различных направлений биологии и смежных наук. R. Hartenstein (1986) в своей работе связывает воедино фундаментальные биогеохимические и сугубо прикладные, – биотехнологические аспекты изучения вермикультур и диких популяций червей. Автор выделяет ключевые свойства этологии и экологической физиологии дождевых червей такие, как способность заселять почвенные горизонты на глубинах от нескольких сантиметров до нескольких метров (Hartenstein, 1986). Роющие способности *endogeic*- и *anecic*-видов позволяют представителям этих экотипов эффективно рыхлить и дренировать даже чрезвычайно уплотнённые почвы (Joschko et al., 1989). Жизнедеятельность дождевых червей обеспечивает значительное улучшение минерального и органического питания растений (Гиляров, Стриганова, 1978; Битюцкий и др., 1998). Нутриенты поступают в зону корней как в результате физиологических процессов, протекающих в желудочно-кишечном тракте червей (образование копролитов), так и посредством механического перемещения червями частиц вещества по направлению от поверхности в глубь почвенных горизонтов (Hartenstein, 1986). В настоящее время дождевые черви признаются важнейшими агентами гумификации почв. При этом существуют принципиальные и практические возможности достаточно эффективного интродуцирования биогеохимически активных видов из тропиков, субтропиков и умеренных широт в любые другие регионы с целью улучшения и ускорения процессов гумификации (Hartenstein, 1986).

Одним из самостоятельных и достаточно интересных направлений исследований является использование следов жизнедеятельности дождевых червей в качестве стратиграфических маркеров. По сообщению M.G. Canti (2003), в стратиграфической палеонтологии к заметным и значимым артефактам,

возникшим в результате деятельности червей, следует относить такие явления, как нахождение в глубинных почвенных горизонтах семян растений, частиц породы с поверхности почвы, перемещение отдельных элементов культурных слоёв. В других работах этого же автора (Canti, 1998; Canti, Pearce, 2003) делается акцент на изучении конкретных, чрезвычайно важных не только в отношении стратиграфии, но и в глобальном биогеохимическом аспекте, следов жизнедеятельности дождевых червей, – продуцируемых ими гранул карбоната кальция. Как указывает в своей работе D.C. Lambkin с соавторами (2011a), в составе копролитов многих видов дождевых червей содержатся гранулы карбоната кальция, размер которых может достигать 2 мм в диаметре. Наличие карбонатных гранул, продуцируемых разными видами дождевых червей обнаруживается в почвах четвертичного периода и археологических раскопках разных эпох (Lambkin et al., 2011a). Кальцитовые гранулы дождевых червей встречаются в почвах повсеместно (Versteegh et al., 2014). Уже достаточно давно были произведены расчёты, согласно которым продуцируемый червями карбонат кальция приносит до 11 молей CaCO_3 на 1 га лесной почвы в год (Weisek, Messenger, 1972). Виды *Lumbricus* (*L. terrestris* и *L. rubellus*) демонстрируют одну из самых высоких скоростей продукции гранул карбоната кальция (Canti, Pearce, 2003). Масса гранул, продуцируемых разными червями, содержащимися на одном и том же типе почв, очень сильно варьирует. Причём это варьирование носит как межвидовой, так и внутривидовой и даже, – внутривидовой характер. Именно внутривидовой изменчивостью объясняют данные эффекты D.C. Lambkin с соавторами (2011a). В этой же работе приводятся сведения об уменьшении скорости продукции карбонатных гранул червями в более кислых почвах. С одной стороны, это может объясняться повышением скорости растворения карбоната кальция (а значит, и гранул, состоящих из него) при уменьшении значений pH. Но авторы больше склоняются к предположению о том, что сниженная скорость продукции гранул в более кислых почвах отражает физиологическую реакцию червей на неблагоприятные изменения в окружающей среде (Lambkin et al., 2011a). Возможную связь между содержанием кальциевых

соединений в почве и интенсивностью продукции карбонатных гранул червями пытались изучать ещё в начале XX века. Данные Дж. Робертсона (1936) указывают на отсутствие значимой корреляции между количеством продуцируемых гранул особями *L. terrestris* с одной стороны, и содержанием валового и обменного кальция, – с другой. В свою очередь, Pearce (1972a) указывает на увеличение скорости продукции гранул червями *L. rubellus*, перемещёнными на почвы с большим содержанием извести. В недавних исследованиях эти результаты были подтверждены, но при этом делается вывод о том, что изначальный фактор, который определяет скорость образования карбонатных гранул – это не содержание кальция в почве, а величина pH почвенного раствора (Lambkin et al., 2011b). В более щелочных почвах противоположно направленные процессы образования и растворения гранул карбоната кальция сдвинуты в сторону образования (Pearce, 1972 a,b; Lambkin et al., 2011a).

В настоящее время является установленным фактом, что продуцирование дождевыми червями гранул карбоната кальция обеспечивается функционированием кальциевых желёз (Gago-Duport et. al., 2008). Средняя величина скорости продукции гранул в экспериментах D.C. Lambkin (2011a) равнялась, в среднем 8×10^{-3} ммоль CaCO_3 /сутки. В работе M.G. Canti (2007), приводятся несколько большие значения, – около 0,02 ммоль/сутки.

M.J.I. Briones с соавторами (2008) указывают на то, что на почвах с кислым и нейтральным значением pH для червей *L. terrestris* оптимальной плотностью популяции является 10–20 взрослых особей на м^2 . Основываясь на этих данных D.C. Lambkin с соавторами (2011a) произвели вычисления, согласно которым среднегодовая продукция карбонатных гранул выражается значением 438 моль CaCO_3 /га×год. Согласно работе J.M. Melillo et. al. (1993), годовая продукция углерода в результате процессов фотосинтеза в климатических зонах, охватывающих ареал обитания *L. terrestris*, составляет от 60 000 до 888 333 моль C /га×год. Поэтому, образование карбонатных гранул дождевыми червями можно

рассматривать как не очень большой, но все же заметный вклад в общий биогеохимический цикл углерода.

Данные полевых исследований (Elphick, 1955; Canti, 1998) и специальная теоретическая модель, разработанная на основе математического аппарата физической химии (Warfvinge, Sverdrup, 1989) показывают, что при определённых условиях карбонатные гранулы, продуцируемые дождевыми червями, могут оставаться в почве продолжительное время, – до нескольких десятков тысяч лет. Продолжительность существования гранул в почве зависит от уровня насыщения почвенного раствора кальцитом. Величина этого насыщения, в свою очередь, определяется такими факторами, как pH и ионная сила почвенного раствора (Warfvinge, Sverdrup, 1989; Lambkin et al., 2011a). В целом, независимо от типа почв, в течение длительных периодов педогенеза, будет наблюдаться один и тот же процесс: естественное закисление и, как следствие этого, – растворение карбонатов (Rowell, 1994).

В разных источниках приводятся результаты исследований, направленных на изучение взаимодействия карбонатных гранул, продуцируемых дождевыми червями с органогенами, макро- и микроэлементами, включая тяжелые металлы. В данном направлении исследований, в частности, показано, что продукция карбонатных гранул разными видами дождевых червей модифицирует обмен в почве стронция, – одного из самых близких химических аналогов кальция (Brinza et al., 2013), свинца (Fraser et al., 2011), цинка (Brinza et al., 2014).

Все упомянутые работы убедительно доказывают, что карбонатные гранулы, продуцируемые в результате жизнедеятельности дождевых червей, могут рассматриваться в качестве важного компонента биогеохимических циклов, но, прежде всего, – циклов углерода и кальция (Lambkin et al., 2011c; Canti, 2009). Почвенный баланс кальция, определяемый разнонаправленными процессами выветривания и поглощения растениями, лучше всего описан для лесных почв. Его величины варьируют в диапазоне от десятков до сотен молей на гектар в год.

D.C. Lambkin (2011a), обобщив собственные результаты и данные других авторов, приходит к выводу о том, что карбонатные гранулы могут составлять

десятые доли процента от запасов почвенного углерода, порядка нескольких процентов от запасов валового кальция и десятки процентов от общего уровня обменного кальция в почвах.

Таким образом, восполнение почвенного пула углерода (в меньшей степени) и кальция (в значительной степени) – важнейшая биогеохимическая функция дождевых червей в масштабах всей биосферы. Эта функция, с одной стороны, определяется анатомо-физиологическими особенностями самих дождевых червей, а, с другой стороны, – природой и физико-химическими свойствами субстрата, который является преобладающим компонентом в пищевом рационе всех видов дождевых червей. Речь идёт о листовом опаде. Несмотря на то, что в это понятие входят, и отмирающие органы, и части травянистых растений, подавляющее количественное преобладание в сезонных циклах органического вещества принадлежит древесному опаду.

1.3 Листовой опад – естественный пищевой компонент и субстрат для технологии вермикомпостирования

1.3.1 Основные сведения о химическом составе древесного листового опада и процессах его разложения на поверхности почвы

Наиболее системный анализ особенностей химического состава листового опада содержится в работе В. Lemma с соавторами (2007).

Авторы в сравнительном аспекте изучили параметры свежих листьев, листового опада и мелких фракций корней на примере искусственных древесных плантаций и аборигенной лесной флоры Эфиопии. Это дало возможность проследить динамику химического состава листьев в процессе превращения их в опад и дальнейшего разложения. В работе отмечается, что концентрация кальция в листовом опаде была самой высокой, в сравнении со свежей листвой и тонкой фракцией корней (Lemma et al., 2007). Была также установлена положительная корреляция между скоростью разложения листового опада и исходным

содержанием кальция в нём. Эта зависимость, по всей видимости, вносит свой вклад и в межвидовые различия в скорости разложения опада (в порядке убывания): кипарисовый опад – аборигенная дендрофлора – эвкалиптовый опад – сосновый опад. Самое высокое содержание кальция при этом, было зафиксировано в листовом опаде кипариса (Lemma et al., 2007). Но, с нашей точки зрения, низкая скорость разложения опада от древесных растений, известных своим высоким содержанием эфирных и эфироподобных веществ (эвкалипт и сосна), объясняется, в том числе, антибактериальным и фунгицидным действием таких веществ. Медленная динамика разложения эвкалиптового опада, формирующегося в условиях различного водного режима и разных уровней питания, подробно описана в работе С. Ribeiro с соавторами (2002). В исследованиях J. Bloomfield с соавторами (1993) было показано, что исходное содержание кальция в листовом опаде непосредственно влияет на скорость дальнейшего разложения органического вещества опада. Данный феномен связывают с тем, что высокое содержание кальция в субстрате стимулирует рост грибов, разлагающих листовую опад, большинство из которых являются деструкторами лигнина (Johansson, 1994). В этой же работе указывается на положительную обратную связь между концентрацией кальция в субстратах и эффективностью разложения не гидролизованных кислотами остатков, что объясняется, в числе прочих причин, и поддержанием оптимальных для грибковых консорциумов значений pH разлагаемых субстратов (Johansson, 1994). Подобные сведения можно найти и в более ранних исследованиях (Swift et al., 1979).

T. Sariyildiz и J.M. Anderson (2005) в исследованиях на каштановых, дубовых и буковых моно-насаждениях показали, что химический состав свежей листвы и листового опада, а также скорость разложения последнего обнаруживают внутривидовую и межвидовую вариабельность, которая обусловлена многими переменными физико-химических и физических параметров почв.

Одна из генеральных тенденций для любых видов древесных растений

состоит в существенном снижении содержания калия при переходе от состояния «живой лист» к состоянию «листовой опад» (Lemma et al., 2007). Это объясняется высокой подвижностью K^+ и низкой сорбционной способностью разлагающейся органики по отношению к данному катиону (Sharma, Ambasht, 1987; O'Connell, 1988; Marschner, 1995).

Увеличение содержания кальция в листовом опаде (по сравнению с живыми листьями) согласуется с его слабой подвижностью в растении, низкой скоростью реутилизации, образованием слабо растворимых соединений (таких, как оксалаты и пектаты), входящих в структуры клеточных стенок или представляющие собой отходы жизнедеятельности, утилизируемые путём перехода в опад (Granhall, Slapokas, 1984; Blair, 1988; O'Connell, 1988; Lisanewok, Michelsen, 1994; Ribeiro et al., 2002).

Содержание серы и фосфора в листовом опаде всех видов деревьев сопоставимо с содержанием этих элементов в свежей листве или даже превышает его (O'Connell, 1988; Ribeiro et al., 2002). Общее содержание водорастворимых веществ в листовом опаде значимо ниже, чем в живых листьях (Berg, McClaugherty, 2003).

Видоспецифичность химического состава листового опада обсуждается в работе M. Carnol, M. Bazgir (2013). Авторы сообщают о высоком содержании азота в разных видах ивы. Причем это относилось и к свежим листьям, и к листовому опаду. В листовом опаде рябины были зафиксированы самые высокие количества кальция, магния и калия среди семи исследованных видов деревьев и кустарников. Предлагаются целенаправленные посадки рябины после промышленной вырубке ценных культур (ель, бук, дуб) в целях ускоренного восстановления почвенного пула элементов минерального питания растений (Carnol, Bazgir, 2013).

В целом, как отмечают В. Lemma и соавторы (2007), с точки зрения эффективного возвращения углерода и элементов минерального питания в почвенные горизонты, предпочтительнее виды деревьев с быстрыми циклами сезонной продуктивности и опада, с большой биомассой образующихся, растущих и опадающих листьев, такие, как кипарис (Lemma et al., 2007).

1.3.2 Закономерности разложения древесного листового опада дождевыми червями в природных ценопопуляциях, искусственных насаждениях и лабораторных условиях

В Великобритании в рамках разработки высокотехнологичных методов ускорения оборота лесопромышленных ресурсов (т.е. запасов деловой древесины) были проведены полевые эксперименты с местными видами дождевых червей. Данные методы ускоренного лесовосстановления включают в себя интродукцию и выращивание неместных видов деревьев с коротким онтогенезом, а также посевы местных видов, обладающих сходными свойствами. В экспериментах, реализованных на принципе бесконтактного дистанционного наблюдения с помощью инфракрасных web-камер, было показано, что особи местного вида *Lumbricus terrestris* обнаруживали ярко выраженное, статистически значимое предпочтение листовому опаду местной дендрофлоры по сравнению с опадом видов – интродуцентов (Rajapaksha et al., 2013).

В экспериментах, проведенных немецкими учеными, было показано, что замедленное, затруднённое разложение некоторых видов листового опада дождевыми червями является следствием отрицательного воздействия опада на червей. Но воздействия не прямого, а опосредованного, – через почву. В частности, были приведены данные о том, что лиственный опад, образующийся в чистых (не содержащих другие виды дендрофлоры) буковых ценопопуляциях, закисляет почву до экстремально низких значений, – 3,0–3,8, что резко замедляет процесс его разложения местными endogeic-видами, по сравнению с опадом смешанных лесных насаждений (Vahder, Irmiler, 2012). Это согласуется с данными L. Cizungu et al. (2014.) о низкой скорости разложения опада на эвкалиптовых плантациях центральной Африки по сравнению со скоростью разложения опада в девственных тропических лесах этого региона. В целом, авторы работы связывают скорость разложения листового опада с содержанием в нём таких компонентов, как азот, лигнин, кальций, полифенолы, указывая также на то, что скорость и эффективность разложения увеличивается при смешивании разных

видов листового опада. Созвучные результаты были получены в исследованиях А. Cuchietti с соавторами (2014), согласно которым смешивание двух альтернативных типов листового опада, с высоким содержанием азота и низким содержанием лигнина и с высоким содержанием лигнина и низким содержанием азота, ускоряет процесс разложения обоих типов.

В работе Y. Ma с соавторами (2014) приводятся данные о роли дождевых червей в трансформации лесной подстилки (включая листовую древесный опад) в лесных насаждениях на разных стадиях сукцессий, в том числе с нарушенным сукцессионным циклом в результате хозяйственной деятельности человека. Авторы отмечают, что инвазивные виды дождевых червей способны значительно ускорять процесс деградации подстилки, высвобождая из нее некоторые макроэлементы питания растений, а роль дождевых червей вообще (не только инвазивных, но и местных), возрастает на территориях с антропогенными нарушениями структуры сапрофитных грибных сообществ (Ma et al., 2014). Подобные сведения можно найти в работах К.Е. Lee (1985) и J.F. Ponge с соавторами (1999).

Несмотря на то, что процессы вермипереработки листового опада сопряжены с извлечением из него и возвращением в почву целого ряда химических элементов, самая важная, можно сказать, – ключевая роль, в данном аспекте принадлежит кальцию. В работе Р.В. Reich с соавторами (2005) опубликованы результаты масштабных исследований, в ходе которых на множестве опытных делянок в течение 30 лет выращивались монокультуры 14-ти видов покрытосеменных и голосеменных древесных растений. Авторы на большом статистическом материале убедительно доказывают, что исходное содержание кальция в опаде является определяющим параметром для таких процессов, как скорость переработки опада дождевыми червями, перевод кальция в почву и устранение избыточной кислотности почвы. Было также показано, что численность и видовое разнообразие местных дождевых червей напрямую зависит от содержания кальция в опаде. В данном аспекте среди всех исследуемых насаждений можно выделить две полярные группы. Первая группа:

кленовые и липовые насаждения, которые характеризуются наибольшими величинами содержания кальция в опаде, наивысшей скоростью переработки опада червями и наилучшими показателями численности и разнообразия вермифауны. Вторая группа (с наименьшими величинами содержания кальция в опаде и с наихудшими перечисленными показателями) включала в себя монокультуры голосеменных: лиственницы европейской, сосны обыкновенной и сосны черной (Reich et al., 2005).

Индийскими исследователями из университета Пондишери были проведены эксперименты по сравнительному изучению процессов компостирования и вермикомпостирования листового опада деревьев манго (Gajalakshmi et al., 2005). Вермикомпостирование осуществлялось в специальных реакторах с использованием тропического компостного вида дождевых червей *Eudrilus eugeniae* Kinberg. Основные результаты данной работы можно сформулировать в трёх кратких и, вместе с тем, важных тезисах:

- дождевые черви используемого вида могут полноценно жить и осуществлять все главные физиологические функции в среде, содержащей в качестве пищевого субстрата только манговый листовой опад; за девять месяцев экспериментального вермикомпостирования в реакторах не погибло ни одной особи дождевых червей;
- вермикомпостирование мангового листового опада сохраняет исходное соотношение C:N в субстратах, в то время как при обычном компостировании (без участия дождевых червей) происходит заметная потеря углерода;
- вермипереработка листового опада, с одной стороны решает экологические проблемы, связанные с утилизацией данного вида отходов, а с другой, – обеспечивает растениеводство еще одним видом ценных биологических удобрений (Gajalakshmi et al., 2005)

Все эти тезисы составляют теоретическое обоснование и нашей экспериментальной работы, с той лишь разницей, что в настоящем исследовании

представлены результаты изучения процессов вермикомпостирования листового опада видов, представляющих сибирскую дендрофлору.

В целом, сведения, обобщенные в рамках данного обзора, без всякого сомнения, подчеркивают теоретическую и практическую актуальность дальнейших исследований экологических и физико-химических аспектов переработки дождевыми червями листового опада от разных видов древесных растений.

2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1 Объект исследования

Классификация:

Царство: Animalia

Тип: Annelida

Подтип: Clitellata

Класс: Oligochaeta

Отряд: Harpotaxida

Подотряд: Lumbricina

Семейство: Lumbricidae

Род: *Eisenia*

Вид: *Eisenia fetida*

Компостный червь *Eisenia fetida* Savigny (Lumbricidae) – наиболее технологичный и приспособленный для вермикомпостирования вид. Вермикультура *Eisenia fetida* поддерживается на кафедре сельскохозяйственной биологии Томского Государственного университета профессором А.С. Бабенко. Исходная популяция червей получена от кандидата биологических наук Ю.Б. Морева (Институт биологии АН Киргизской ССР) в 1991 г.

2.2 Схемы экспериментов и субстраты для культивирования дождевых червей *Eisenia fetida*

2.2.1 Непищевой компонент субстрата, поглотительный материал

В разных сериях экспериментов (в зависимости от задач) в качестве поглотительного материала использовались аллювиальный речной песок, взятый с прибрежных полос малых рек Западной Сибири, с преимущественным водосбором от верховых болот и верховой сфагновый торф. рН и

электропроводность песка составили 5,4 и 47 мкS/cm, соответственно (водные вытяжки приготовлены по ГОСТ 27753.2). Контроль pH и электропроводности водных вытяжек торфа осуществляли по стандартным методикам: ГОСТ 11623-89 и ГОСТ 27894.9-88, соответственно. Верховой сфагновый торф (коммерческий вариант), использованный в наших экспериментах имел светло-коричневую окраску. pH водной вытяжки варьировал в пределах 4,4–4,7. Электропроводность, – 70–75 мкS/cm, что соответствует пределу концентрации электролитов не более 0,5–0,6 мг-экв/л. Смешивание торфа с пищевыми субстратами (листовой опад, навоз) и увлажнение дистиллированной водой (согласно пункта 2.3.4) осуществляли за 3–5 суток до посадки червей в контейнеры. К этому моменту происходило раскисление субстратов (за счет пищевых компонентов) до pH 5,5–5,7, что является вполне оптимальным диапазоном для жизнедеятельности используемого вида червей (Edwards, 1996). Однако, в двух сериях экспериментов (пп. 2.2.3 и 2.2.5) мы использовали для увлажнения субстратов не дистиллированную, а отстоянную водопроводную воду с общей жёсткостью 6 мг-экв/л и содержанием Ca^{2+} – 4,5 мг-экв/л. Это, с одной стороны, обеспечивало дополнительный и более быстрый раскисляющий эффект, а, с другой – внесение дополнительного количества кальция во все субстраты.

Обоснование использования торфа в субстратах вермикомпостирования также изложено в разделе 1.2.2.

2.2.2 Эксперименты по исследованию ионного гомеостаза тканей червей *Eisenia fetida*, культивируемых на субстратах с разным содержанием калия, кальция, азота и запасных углеводов

В ходе экспериментов устанавливались общие закономерности физиологической реакции дождевых червей (прирост, содержание сухого вещества и ионный гомеостаз тканей) на нахождение в субстратах, обеднённых азотом и легко-мобилизуемыми углеводами.

В данной серии опытов использовались 2 группы пищевых компонентов:

богатые и бедные азотом и запасными углеводами смеси. К группе богатой органикой субстратов относился крахмал (искусственный моносубстрат) и конский навоз. К группе, обеднённой легко мобилизуемой органикой субстратов относились: бумага (искусственный моносубстрат, целлюлоза) и смешанный листовой опад древесных растений, собранный на открытой территории Сибирского ботанического сада.

Для вермикультивирования использовали полиэтиленовые контейнеры объемом 600 мл. Контейнеры были прямоугольной формы, с перфорированными крышками. В каждый контейнер засыпался заранее приготовленный субстрат, полностью закрывая дно. Высота субстрата в контейнере составляла приблизительно 1,5–3 см. В каждый контейнер с субстратом добавлялась дистиллированная вода. Влажность субстратов в ходе вермикультивирования поддерживалась на уровне 75 ± 10 % путём регулярного добавления дистиллированной воды. Необходимость коррекции влажности определялась гравиметрическим методом. Кроме среды переработки в каждый контейнер помещали по несколько неполовозрелых особей *Eisenia fetida* (3–5 штук) общим весом 1,5 грамма. В качестве субстратов вермикомпостирования использовали смеси в равных массовых долях верхового торфа и одного из четырёх вышеуказанных пищевых компонентов. Закрытые перфорированными крышками контейнеры в течение эксперимента находились в темной комнате при температуре воздуха $+21 \pm 3$ °С. По окончании эксперимента производили взвешивание и декапитацию червей, после чего очищали ткани кожно-мышечного мешка от внутренних органов и непереваренного содержимого пищеварительного тракта. Ткани кожно-мышечного мешка взвешивались, упаковывались в бумажные пакеты и закладывались в сушильный шкаф, где высушивались до воздушно-сухого веса при температуре 105 °С. Общая продолжительность одиночного эксперимента – 75–80 суток.

Искусственные субстраты с разным содержанием главных катионов – макроэлементов готовили следующим образом: в одиночном эксперименте использовалось два контейнера объемом 100 мл. В каждый контейнер добавляли

по 10 г чистого крахмала, 3 г скомканной пористой чистой бумаги и 20 мл раствора неорганических солей. В первом из двух контейнеров этот раствор содержал 10 мг-экв/л KCl и 1 мг-экв/л Ca(NO₃)₂; во втором контейнере состав раствора включал 10 мг-экв/л CaCl₂ и 1 мг-экв/л KNO₃. Оба раствора содержали одинаковое, необходимое количество железа и микроэлементов. Таким образом, два искусственных углеводных моносубстрата отличались на порядок по содержанию двух главных катионов – Ca²⁺ и K⁺. В каждый контейнер запускались неполовозрелые особи *Eisenia fetida* с суммарным весом 1±0,15 грамм. Оба контейнера были закрыты перфорированными крышками. Длительность одного эксперимента составляла 7 суток.

Условия содержания, включая температуру воздуха и влажность субстратов, а также методы очистки и сушки тканей были идентичны описанным выше в данном разделе.

2.2.3 Культивирование дождевых червей *Eisenia fetida* на разных органических отходах с углеводной основой

Изучались особенности роста и размножения дождевых червей исследуемого вида на субстратах, содержащих разные виды естественных отходов растительного происхождения.

Для вермикультивирования использовали пластиковые контейнеры объемом 250 мл. Каждый контейнер наполнялся заранее приготовленным субстратом, полностью закрывая дно. Высота субстрата в контейнере составляла приблизительно 6–7 см. В субстрат добавляли дистиллированную воду в объеме 5 мл. В качестве субстратов для вермикультивирования использовали смесь в соотношении 1:3 верхового торфа и одного из трех видов отходов: картофельные отходы (очистки и измельченные испорченные клубни), смешанный лиственный опад от местной дендрофлоры и солома зерновых злаков. Кроме субстрата в каждый контейнер помещали по 10 шт. половозрелых особей дождевых червей *Eisenia fetida*, общим весом 5±0,5 г.

Наблюдения за червями проводились еженедельно, в одно и то же время. Фиксировались такие данные как общее количество червей, появление и количество коконов, появление и количество новых особей (молоди). В ходе эксперимента, один раз в неделю проводилось измерение суммарного веса червей в каждом контейнере, без учёта молоди. Продолжительность эксперимента составила 70 суток.

Условия содержания, включая температуру воздуха и влажность субстратов были идентичны описанным в разделе 2.2.2.

2.2.4 Эксперименты по переработке червями *Eisenia fetida* песчано-листовых субстратов

Использование речного песка, практически свободного от электролитов (на уровне макроэлементов) и с реакцией, близкой к реакции используемого верхового торфа, позволило исследовать некоторые важнейшие физико-химические процессы разложения листового опада дождевыми червями «в чистом виде», без дополнительных мешающих факторов, таких как неорганические ионы.

В данной серии экспериментов в качестве пищевого компонента субстратов вермикомпостирования мы использовали смешанный лиственный опад разной степени разложения от древесных растений, произрастающих на открытой территории Сибирского ботанического сада. К первой степени разложения мы относили свежий опад (текущего года образования), взятый с поверхности почвы до выпадения первого снега. Ко второй степени – среднеразложившийся опад, подвергавшийся воздействию атмосферных осадков. Третья степень – максимально разложившиеся опавшие листья, включающие прошлогодний опад и структурные компоненты подстилки (рисунок 3).

Эксперименты ставились в контейнерах объёмом 750 мл. В каждый контейнер засыпали по 400 г сухого речного песка, который на старте эксперимента увлажнялся дистиллированной водой. Далее в каждый контейнер было помещено по три стеклянных цилиндрических емкости объёмом 70 мл,

каждая из которых содержала смешанный лиственный опад одной из трёх степеней разложения. Ёмкости помещали прямо на поверхности песка в горизонтальном положении, с открытыми горловинами. Это обеспечивало свободу перемещения червей внутрь ёмкостей и наружу, – в песчаный субстрат. В контейнеры контрольной группы добавляли только исходные субстраты и воду, но не запускали червей. В контейнеры экспериментальных групп были запущены черви *Eisenia fetida*, общая масса, которых составляла $5 \pm 0,5$ г. Продолжительность одиночного эксперимента составляла 60 суток.

В данной серии экспериментов основным объектом аналитических измерений были перерабатываемые субстраты. Поэтому по окончании экспериментов они взвешивались и фиксировались высушиванием.



Рисунок 3 – Смешанный лиственный опад трёх степеней разложения (фото К.А. Петроченко)

Высушивание субстратов по окончании экспериментов осуществляли в сушильном шкафу при $t=105$ °С. Условия содержания, включая температуру воздуха и влажность субстратов были идентичны описанному разделу 2.2.2.

2.2.5 Эксперименты по сравнительному изучению физико-химических свойств вермикомпостов, полученных при переработке листового опада от разных видов древесных растений

Исследовались особенности переработки компостными червями листового опада от трех видов древесных растений: березового (*Betula pendula* L.), тополиного (*Populus nigra* L.) и ивового (*Salix alba* L.). В частности, были поставлены эксперименты по исследованию видоспецифичности химического состава вермикомпоста, полученного при переработке листового опада вышеуказанных древесных растений. Данный раздел работы построен на представлениях о генетической детерминации минерального питания растений и на результатах наших исследований в этом направлении (Куровский, 2009; Kurovsky et al., 2015).

Для вермикультивирования использовали пластиковые контейнеры объемом 250 мл, которые наполняли субстратом. Кроме субстрата в каждый контейнер помещали по несколько неполовозрелых особей червей *Eisenia fetida* общим весом $1,5 \pm 0,1$ г. В качестве субстрата вермикультивирования использовали смесь верхового торфа, высушенного конского навоза или одного из трех видов высушенного листового опада: березового (*Betula pendula* L.), тополиного (*Populus nigra* L.) и ивового (*Salix alba* L.). Выбор данных видов древесных растений был обусловлен их массовым совместным произрастанием на открытой территории Сибирского ботанического сада и на особо охраняемой природной территории «Университетская роща» (г. Томск). Все вышеуказанные виды произрастают в одинаковых почвенно-климатическими условиях. Следовательно, все возможные различия в физико-химических свойствах листового опада для этих трёх видов можно рассматривать как генетически детерминированные (Климашевский, 1991). Конский навоз служил своего рода контрольным вариантом, в том смысле, что происходило сравнение свойств вермикомпоста, полученного в результате переработки листового опада, с одной стороны, и в результате переработки традиционного пищевого субстрата, навоза, – с другой.

Исходные субстраты были взяты в соотношении 1:8 по воздушно-сухому весу: 4 г сухого пищевого компонента (навоз или один из трех видов опада) и 32 г торфа. Отстоянная водопроводная вода добавлялась в сухую смесь в количестве 120 мл. Таким образом, начальная рабочая влажность субстратов вермикомпостирования составила 77 %. Условия содержания, включая температуру воздуха и влажность субстратов, а также условия сушки субстратов по окончании экспериментов были идентичны описанному разделу 2.2.4.

Вермикомпостирование проводилось до завершения фазы прироста биомассы червей и проявления выраженной тенденции к снижению данного параметра. В наших экспериментах (с ограниченным объемом контейнеров и пищевых ресурсов) это происходило, в среднем, к 21-м суткам культивирования червей.

2.2.6 Сравнительное исследование агрохимических свойств вермикомпоста, при производстве которого в качестве пищевых субстратов использовались конский навоз и тополиный лиственный опад

Исследуя свойства вермикомпоста, полученного из разных исходных субстратов, мы обнаружили два наиболее альтернативных (по совокупности исследуемых физико-химических параметров) варианта: традиционный вариант вермикомпоста, – на основе навоза и вермикомпост на основе тополиного опада (*Populus nigra* L.), собранного на особо охраняемой природной территории «Университетская роща», г. Томск. Именно эти два варианта были протестированы на растительных объектах в ходе гидропонных экспериментов.

Физиологические эффекты полученных образцов вермикомпоста изучались на семенах пшеницы сорта Иргина и изолированных ростках картофеля, распространенного в России сорта Невский. В чашки Петри на дно укладывали фильтровальную бумагу. В каждую чашку помещали по 3 ростка картофеля весом 0,5–1 г или по 25 семян пшеницы. Фильтровальная бумага на дне чашек смачивалась питательными растворами, в качестве которых служили водные

вытяжки (1:20) из высушенных образцов вермикомпоста на основе навоза и тополиного опада. В чашки Петри контрольной группы вместо питательных растворов добавлялась отстоянная водопроводная вода с общей жесткостью 6 мг-экв/л. Важно отметить: разведение образцов вермикомпоста было подобрано таким образом, чтобы электропроводность полученных экстрактов была примерно равной электропроводности отстоянной водопроводной воды (600 ± 50 mkS/cm). Чашки Петри с культивируемыми ростками картофеля и семенами пшеницы помещались в малогабаритную фитокамеру со светопериодом день/ночь равным 16:8. Продолжительность культивирования ростков составляла 4 суток при температуре воздуха 20 °С. Продолжительность проращивания семян пшеницы – 3 суток при температуре воздуха 20 °С. Отношение сырого веса образовавшихся корней к общему сырому весу ростка (для картофеля) или к общему сырому весу проростка (для пшеницы), выражалось в процентах. Этот показатель в дальнейшем мы обозначаем как «относительный вес корней».

2.3 Приготовление экстрактов для измерения физико-химических параметров

Кроме стандартных способов приготовления водных вытяжек по ГОСТам, указанным в п. 2.2.1, нами были использованы описанные ниже оригинальные методы водной экстракции, специально подобранные под физико-химические свойства исследуемых образцов. В частности, исходя из знаний о диапазонах содержания исследуемых неорганических ионов в тканях червей, листовом опаде, вермикомпосте, выбиралось оптимальное соотношение сухих проб и экстрагирующего агента, – дистиллированной воды. Полноту экстракции (выхода электролитов из образца в раствор) оценивали кондуктометрическим способом, – по достижению максимальных значений электропроводности. В целом, такой подход позволил оптимизировать аналитические измерения, сократить их время и количество требуемых реактивов, а в некоторых случаях, – повысить точность измерения.

2.3.1 Приготовление экстрактов из тканей червей

С помощью скальпеля и пинцета, освобождали кожно-мышечный мешок червей от желудочно-кишечного содержимого и промывали дистиллированной водой. Ткани кожно-мышечных мешков собирали в общую пробу и высушивали до воздушно-сухого веса в сушильном шкафу при $t=105$ °С. Для всех измерений проводилось холодное экстрагирование водорастворимых веществ из навески высушенных тканей червей.

Холодный водный экстракт готовили следующим образом: полученную навеску разводили в 100 раз (по массе) дистиллированной водой, переливали в бутылку из темного стекла объемом 100 мл, закрывали пробкой, встряхивали в течение 3 минут на шейкере и оставляли на сутки в помещении при комнатной температуре. Спустя сутки, экстракт фильтровали и проводили требуемые измерения.

2.3.2 Приготовление экстрактов из песчано-листового субстрата

Для приготовления экстрактов из песчано-лиственного субстрата, мы брали сухие навески массой 10 г и разводили в 10 раз (по массе) дистиллированной водой. Далее переливали в бутылки из темного стекла, закрывали крышкой, встряхивали в течение 3 минут на шейкере и оставляли в помещении при комнатной температуре. Спустя сутки, экстракт фильтровали и проводили требуемые аналитические измерения.

2.3.3 Приготовление экстрактов из листового опада трех степеней разложения

Для приготовления экстрактов из листового опада трех степеней разложения мы брали (в начале и в конце эксперимента) по 1 грамму высушенных

листьев и разводили дистиллированной водой в 100 раз по массе. Далее использовалась схема приготовления такая же, как при экстракции проб из песчано-листового субстрата (пункт 2.3.2).

2.3.4 Приготовление экстрактов из полученных образцов вермикомпоста

Для приготовления экстрактов из полученных образцов вермикомпостов брали измельчённые пробы с воздушно-сухим весом 5 г и заливали 95-ю мл дистиллированной воды (разведение 1:20). Пробы с водой количественно переносили в сосуды из темного стекла объемом 100 мл, закрывали крышкой, перемешивали в течение 3 мин. на магнитной мешалке и оставляли на сутки в помещении при комнатной температуре для окончательной экстракции. Экстракты фильтровали и производили измерения требуемых физико-химических параметров.

2.4 Физико-химические методы анализа тканей дождевых червей и компонентов перерабатываемых субстратов

Концентрацию ионов калия и нитрат-ионов, а также величину рН в анализируемых экстрактах определяли посредством ионометрии (Куровский и др., 2013). Измерения проводили на иономере ИПЛ-103 серии «Мультитест» (Россия). Электродная ячейка включала в себя ионоселективный электрод «ЭЛИС»-121К или «ЭЛИС»-121NO₃ и электрод сравнения ЭВЛ-1 М3.1. При измерении рН вместо ионоселективного электрода «ЭЛИС» в измерительную ячейку подключался стеклянный рН – электрод «ЭСЛ-43-07».

Содержание ионов Ca²⁺ в исследуемых экстрактах определяли комплексонометрическим методом (Куровский, Петроченко, 2013).

Электропроводность анализируемых проб измерялась в соответствии с

общими методическими принципами кондуктометрии (Куровский, Якимов, 2013). При этом использовался портативный кондуктометр «Dist-3» фирмы HANNA (Португалия).

2.5 Статистические методы обработки результатов измерений

Все эксперименты были проведены в 8–10 повторностях, исходя из минимальных требований к объёму выборок, анализируемых методами параметрической статистики. Анализ на нормальность всех исследуемых выборок, проведенный по модифицированному критерию Шапиро-Уилка (Лемешко, 2005), не противоречил применению параметрических критериев статистики.

Совокупность, использованных в работе статистических методов включала в себя:

1. Вычисление средних арифметических, стандартных ошибок средних арифметических, 95-% доверительных интервалов для среднего арифметического с учётом параметров распределения Стьюдента.

2. Сравнение двух средних арифметических с использованием критерия Стьюдента для независимых выборок (Рокицкий, 1973). Различия считали статистически значимыми при $p < 0,05$.

3. Корреляционный и регрессионный анализ (Рокицкий, 1973).

Все указанные статистические процедуры проводились в табличном редакторе Microsoft Excel 2010, свободно распространяемом табличном процессоре Gnumeric, версия 1.10.16. и прикладном пакете программ STATISTICA, сетевая версия 7.0.

3 РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

3.1 Ионный гомеостаз тканей червей *Eisenia fetida*, культивируемых на субстратах с разным содержанием калия, кальция, азота и углеводов

В четырёх типах субстратов с разным содержанием азота и легко усваиваемых углеводов все особи *Eisenia fetida* оставались живыми на протяжении всего срока эксперимента. Однако, скорость прироста биомассы червей варьировала в зависимости от типа пищевого субстрата (рисунок 4).

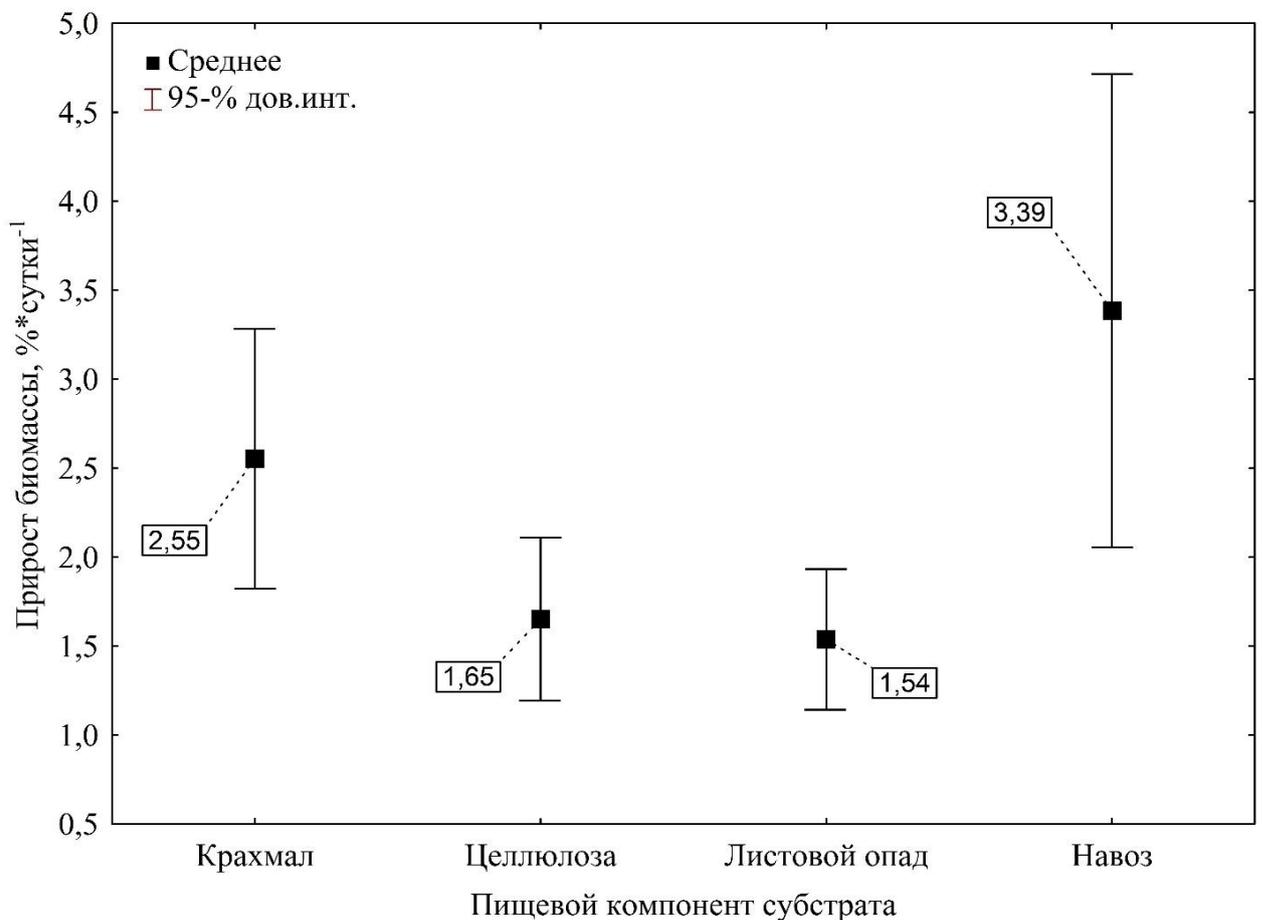


Рисунок 4 – Относительный прирост биомассы червей *Eisenia fetida*, культивируемых на субстратах с разными пищевыми компонентами

Как и ожидалось, исследуемые черви по данному показателю разделились на две группы – группу, культивируемую на субстратах с большим количеством

легко усваиваемой органики (крахмал, навоз) и группу, культивируемую на субстратах с медленно мобилизуемыми пищевыми компонентами (целлюлоза, лиственной опад) (рисунок 4). Относительный прирост биомассы для червей первой группы был на уровне 2–4 % в сутки, для червей второй группы – примерно 1,5 % в сутки. Однако прирост биомассы не всегда может рассматриваться как единственный показатель оптимальности субстрата. Влияние пищевых компонентов перерабатываемых субстратов на содержание сухого вещества и общего содержания солей в тканях исследуемых червей приведены на рисунках 5 и 6. Результаты анализа корреляции между парами исследованных признаков представлены в таблице 1.

Таблица 1 – Корреляция между приростом биомассы, содержанием сухого вещества и солей в тканях червей *Eisenia fetida*, культивируемых на субстратах с различными пищевыми компонентами

| Пары признаков | r | p |
|---|-------|-------|
| Процент сухого вещества – суточный прирост веса | –0,85 | <0,05 |
| Процент сухого вещества – содержание солей в тканях | –0,87 | <0,05 |
| Содержание солей – содержание нитратов (в субстратах) | 0,98 | <0,01 |
| Содержание NO ₃ ⁻ в субстратах – содержание NO ₃ ⁻ в тканях | 0,92 | <0,05 |

В целом, результаты проведенных экспериментов показывают, что увеличение веса тела у червей может быть связано не только с ассимиляцией пищевых субстратов, но и с повышенной концентрацией осмотически активных веществ в водной фазе почвы. Этот эффект (увеличение концентрации осмотически активных веществ) характерен для начальных этапов вермикомпостирования, на которых происходит процесс ускоренной минерализации органического вещества. Результаты, полученные нами, согласуются с данными (Nedunchezhiyan et al., 2011).

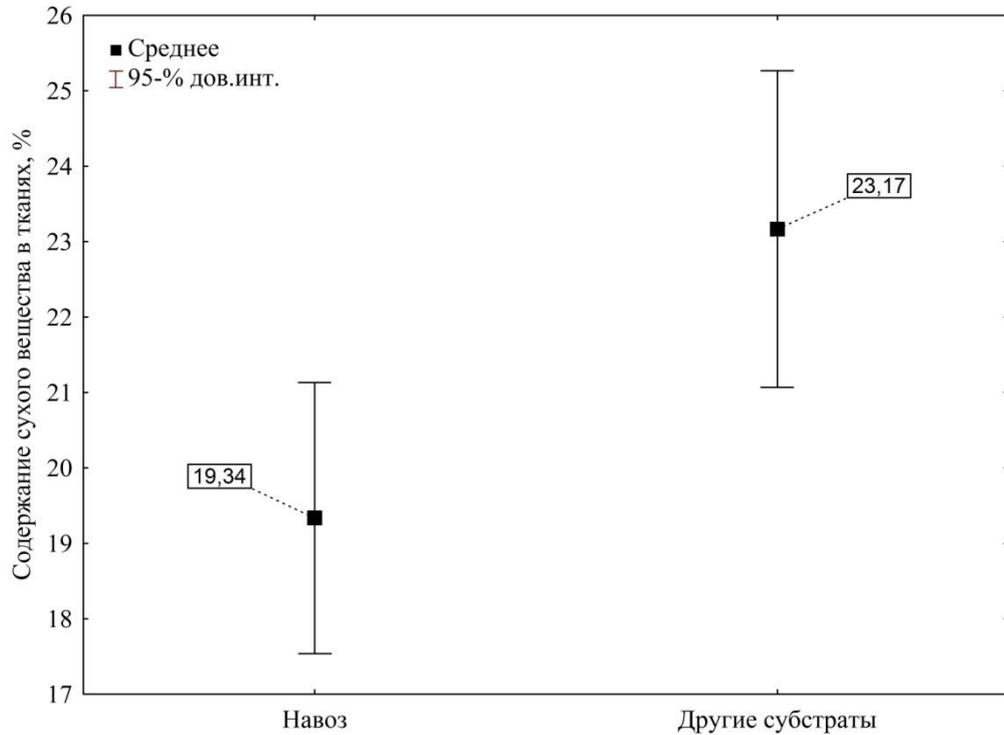


Рисунок 5 – Содержание сухого вещества в тканях червей *Eisenia fetida*, культивируемых на навозе и на бедных азотом субстратах, содержащих целлюлозу, крахмал или лиственной опад

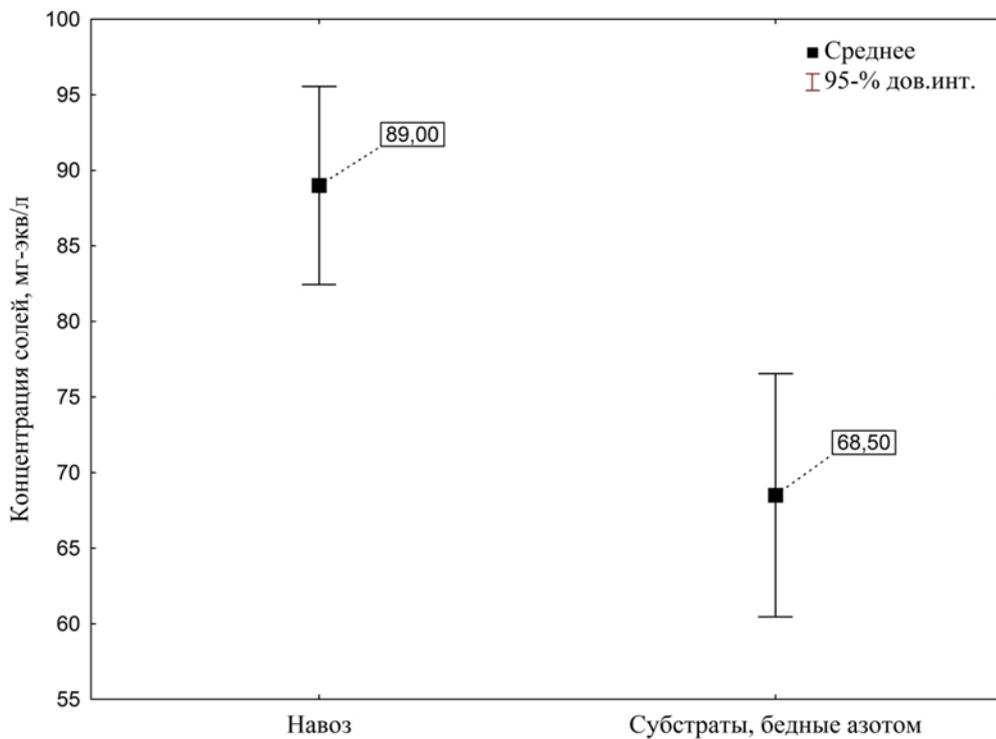


Рисунок 6 – Концентрация солей в вытяжках из тканей червей *Eisenia fetida*, на навозе и на бедных азотом субстратах, содержащих целлюлозу, крахмал или лиственной опад

Нитрат-анионы принадлежат к категории осмотически активных веществ и потенциально способны оказывать существенное влияние на водно-солевой баланс клеток и тканей (Nedunchezhiyan et al., 2011; Atiyeh et al., 2000).

С нашей точки зрения, высокие величины содержания нитратов в вермикомпосте на основе конского навоза обусловлены, с одной стороны, высокой скоростью процессов нитрификации, а с другой, – интенсивным выделением аммония из разлагаемого органического субстрата. Между этими двумя процессами существует положительная обратная связь: чем выше концентрация аммония в среде, тем быстрее накапливаются нитраты в качестве конечного продукта окисления азота.

На рисунке 7 представлены коэффициенты количественных соотношений содержания катионов Ca^{2+} и K^{+} в тканях исследуемых червей.

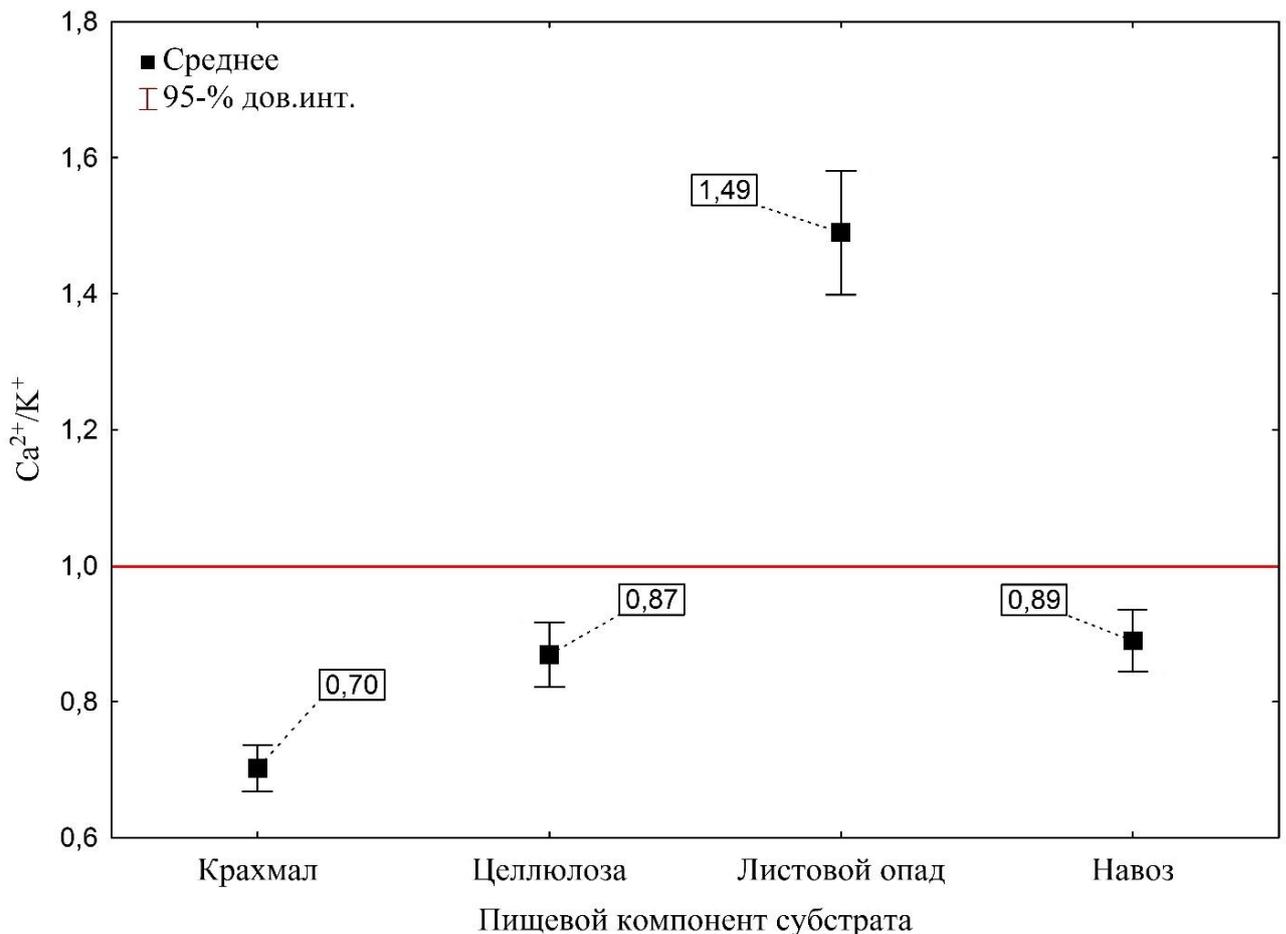


Рисунок 7 – Количественное отношение $\text{Ca}^{2+}/\text{K}^{+}$ в тканях червей *Eisenia fetida*, культивируемых на субстратах с различными пищевыми компонентами

В целом, данный график показывает, что концентрация K^+ в тканях червей превышает концентрацию Ca^{2+} . Это утверждение справедливо для особей *Eisenia fetida*, культивируемых на субстратах с такими пищевыми компонентами, как навоз, крахмал и целлюлоза. Среднее содержание K^+ в тканях червей этой группы варьировало от 50 до 65 мг-экв/кг сырого веса, что вполне соответствует известным литературным данным (Проссер, Браун, 1967). При этом, содержание Ca^{2+} в тканях червей трёх указанных экспериментальных групп составило в среднем 45–47 мг-экв/кг.

Количественное отношение Ca^{2+} и K^+ в тканях червей, культивируемых на смесях торфа с листовым опадом резко выбивается из описанной выше общей закономерности. Во-первых, для данной группы мы зафиксировали резкое увеличение абсолютного содержания ионов кальция в тканях, – примерно до 65 мг-экв/кг, что в 1,5 раза выше по сравнению с данным показателем в тканях других изученных групп червей. Во-вторых, аналогичным образом изменилось отношение кальций/калий: в среднем 1,5 в тканях червей, культивируемых на смесях торфа и опада против 0,8 в тканях червей остальных экспериментальных групп (рисунок 7). Здесь важно отметить, что суммарное содержание двух исследуемых катионов для всех групп оставалось практически неизменным и составляло около 95–100 мг-экв/кг сырого веса.

Для уточнения полученных закономерностей в более стандартизированных условиях нами были поставлены эксперименты по культивированию червей *Eisenia fetida* на двух модельных средах. Обе среды в качестве органического питательного субстрата содержали чистый крахмал. Различия между средами заключались в содержании макроэлементов – катионов и подробно описаны в главе 2. Здесь следует только уточнить, что среда вермикультивирования с количественно преобладающим катионом K^+ обозначается нами как «калиевая среда», а среда с преобладанием Ca^{2+} – «кальциевая среда».

На рисунках 8 и 9 представлены результаты измерения содержания ионов калия и кальция, на рисунках 10 и 11 – количественное соотношение Ca^{2+}/K^+ и суммарное содержание двух катионов в тканях червей, культивируемых на

калиевой и кальциевой средах. Содержание K^+ в тканях исследуемых червей на калиевой среде составило, в среднем, около 79 мг-экв/кг, на кальциевой среде, – 70 мг-экв/кг сырого веса. При этом можно говорить лишь о выраженной тенденции, а статистически значимых различий зафиксировано не было (рисунок 8).

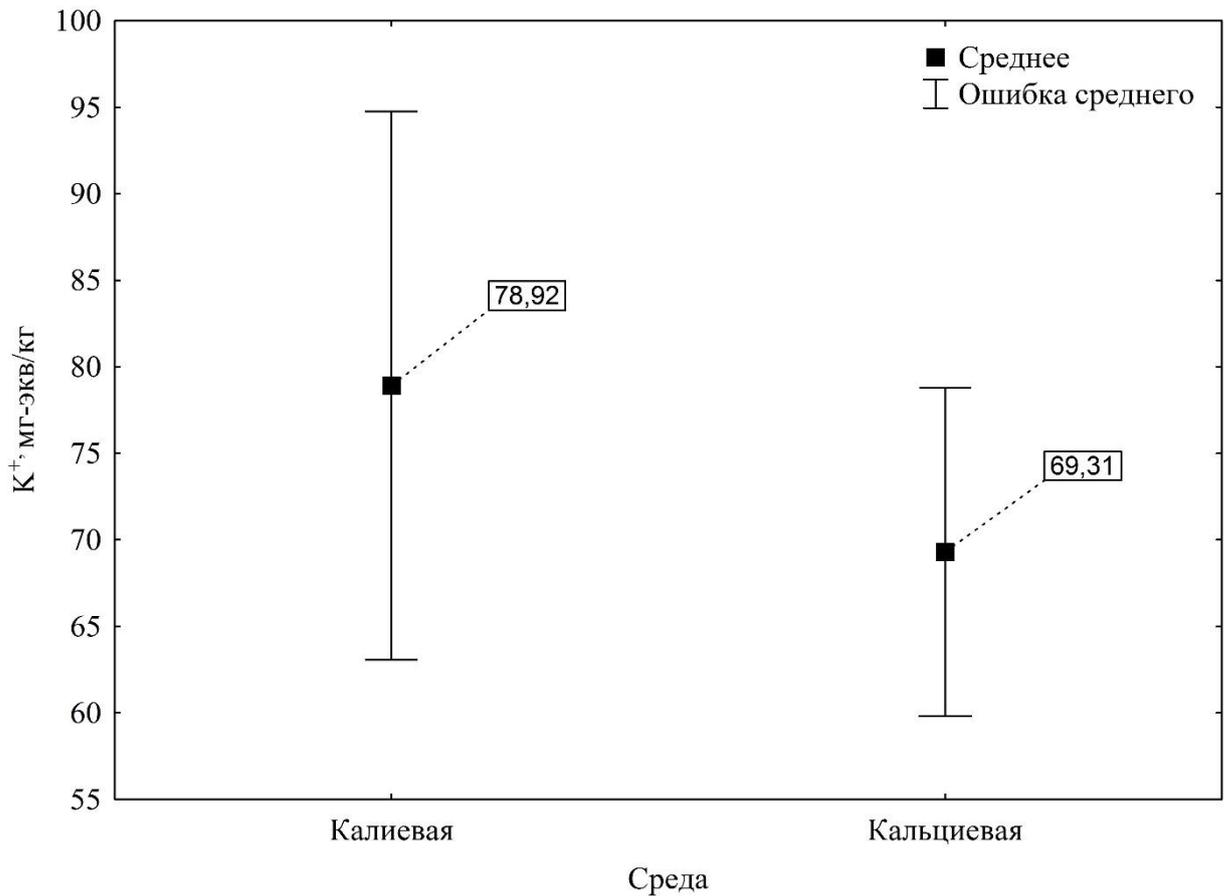
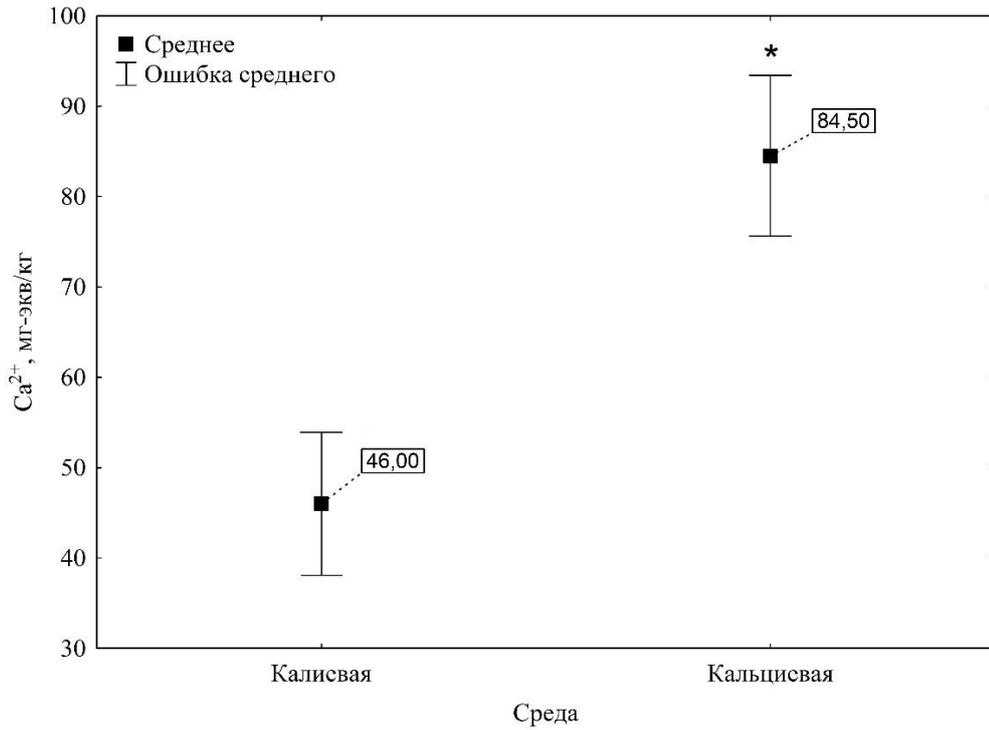


Рисунок 8 – Содержание K^+ в тканях червей *Eisenia fetida*, культивируемых на калиевой и кальциевой средах

Содержание Ca^{2+} в тканях червей, культивируемых на калиевой среде, было зафиксировано на уровне 46-ти мг-экв/кг, на кальциевой среде, – 84,5 мг-экв/кг сырого веса. Различия статистически значимы (рисунок 9). Количественное отношение Ca^{2+}/K^+ в тканях червей, культивируемых на кальциевой среде, почти в два раза превышало значение этого же показателя в тканях червей, культивируемых на калиевой среде (рисунок 10).



* – статистически значимые отличия от предыдущей выборки при $p < 0,05$
(здесь и далее)

Рисунок 9 – Содержание Ca^{2+} в тканях червей *Eisenia fetida*, культивируемых на калиевой и кальциевой средах

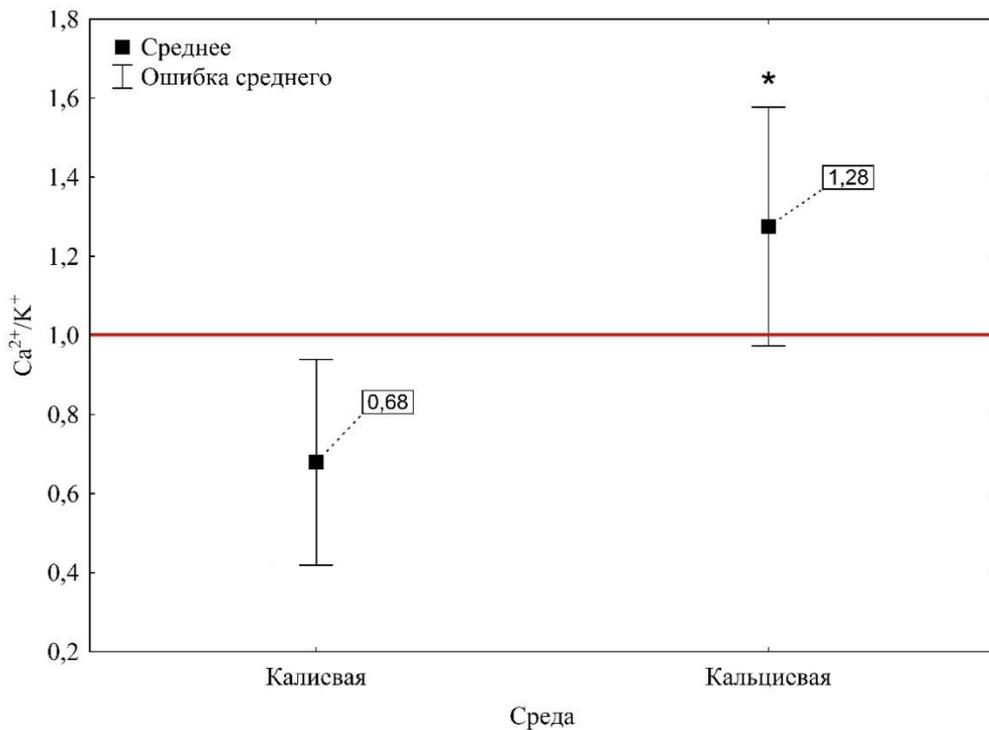


Рисунок 10 – Соотношение $\text{Ca}^{2+}/\text{K}^{+}$ в тканях червей *Eisenia fetida*, культивируемых на калиевой и кальциевой средах

Примечательно, что значение коэффициента $\text{Ca}^{2+}/\text{K}^{+}$ в тканях червей, культивируемых на калиевой среде, оказалось очень близким к таким же коэффициентам для червей, культивируемых на субстратах с навозом, крахмалом и целлюлозой, а соотношение $\text{Ca}^{2+}/\text{K}^{+}$ в тканях червей, культивируемых на кальциевой среде, было практически одинаково с аналогичным соотношением для тканей червей после переработки смесей торфа и листового опада (рисунки 7, 10).

Тем не менее, существуют и определенные отличия в результатах двух вышеописанных серий экспериментов. Так, при выращивании червей на искусственных крахмальных моно-субстратах с разным ионным составом, сумма катионов калия и кальция не обнаруживала признаков реципрокного гомеостаза в отличие от опытов с четырьмя разными типами пищевых субстратов, когда при увеличении содержания Ca^{2+} снижалось содержание K^{+} и наоборот.

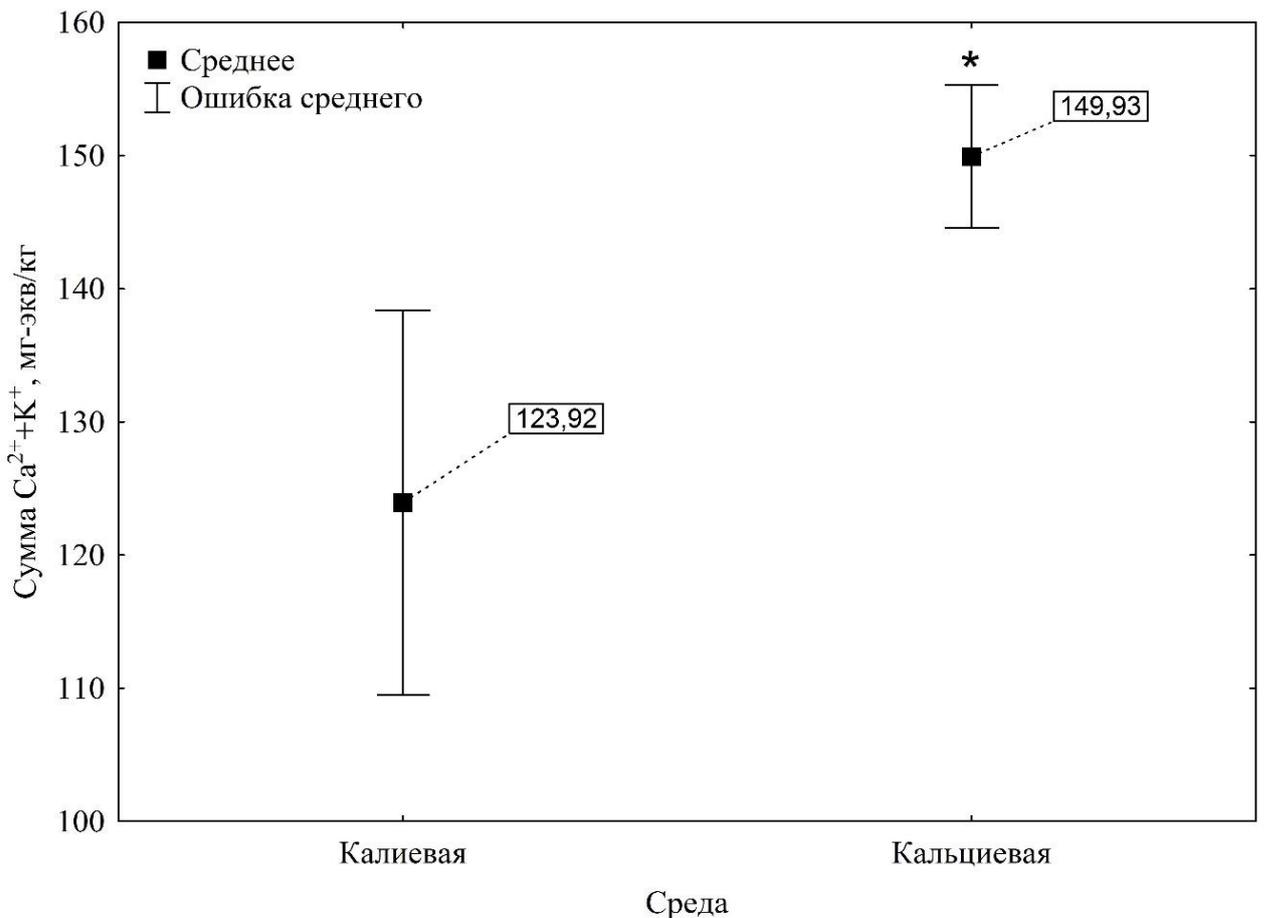


Рисунок 11 – Суммарное содержание катионов Ca^{2+} и K^{+} в тканях червей *Eisenia fetida*, культивируемых на калиевой и кальциевой средах

На рисунке 11 хорошо видно, что в тканях червей *Eisenia fetida*, культивируемых на кальциевой среде, суммарное содержание ионов калия и кальция статистически значимо превышает сумму этих же катионов в тканях червей, культивируемых на калиевой среде.

Полученные данные говорят, с одной стороны, о высокой степени эколого-физиологической пластичности особей вида *Eisenia fetida* по отношению к физико-химическим параметрам почвы, а, с другой, – о предпочтительном накоплении кальция в тканях (в сравнении с калием).

3.2 Исследование ростовых и репродуктивных процессов в модельных микро-популяциях дождевых червей *Eisenia fetida*, культивируемых на субстратах с растительными пищевыми компонентами

Результаты прироста веса червей в фазу активного набора биомассы представлены на рисунке 12.

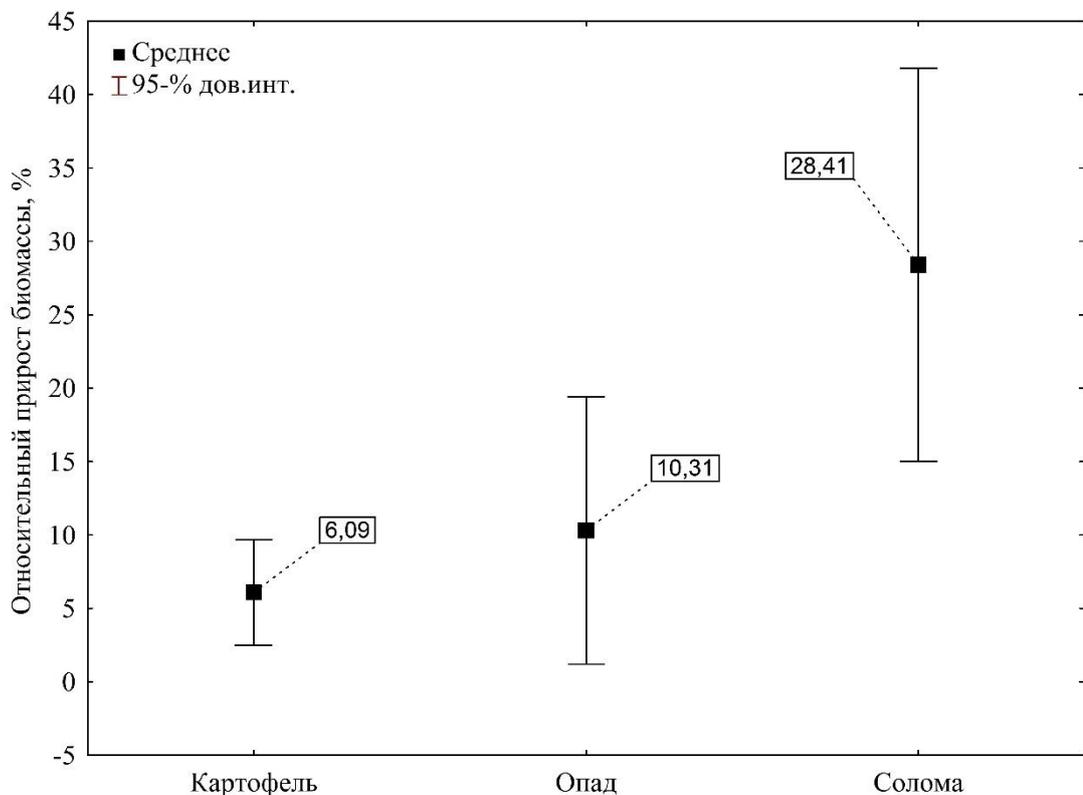


Рисунок 12 – Относительное увеличение веса червей *Eisenia fetida*, культивируемых на трех углеводных субстратах на 14-е сутки эксперимента

Из рисунка видно, что максимальный относительный прирост веса на 14-е сутки эксперимента был зафиксирован для группы червей, культивируемых на субстратах с добавлением соломы.

Очевидно, что эти данные не отражают повышенной питательной ценности соломы, так как хорошо известно обратное. Наиболее вероятным фактором, который обусловил более низкие величины прироста веса у червей, культивируемых на субстратах с картофелем и листовым опадом, является интенсификация процессов размножения и закономерной потерей веса взрослыми особями. Это предположение будет более детально обосновано ниже.

По окончании эксперимента во всех исследуемых группах наблюдалось выраженное снижение веса по сравнению с исходными значениями (рисунок 13).

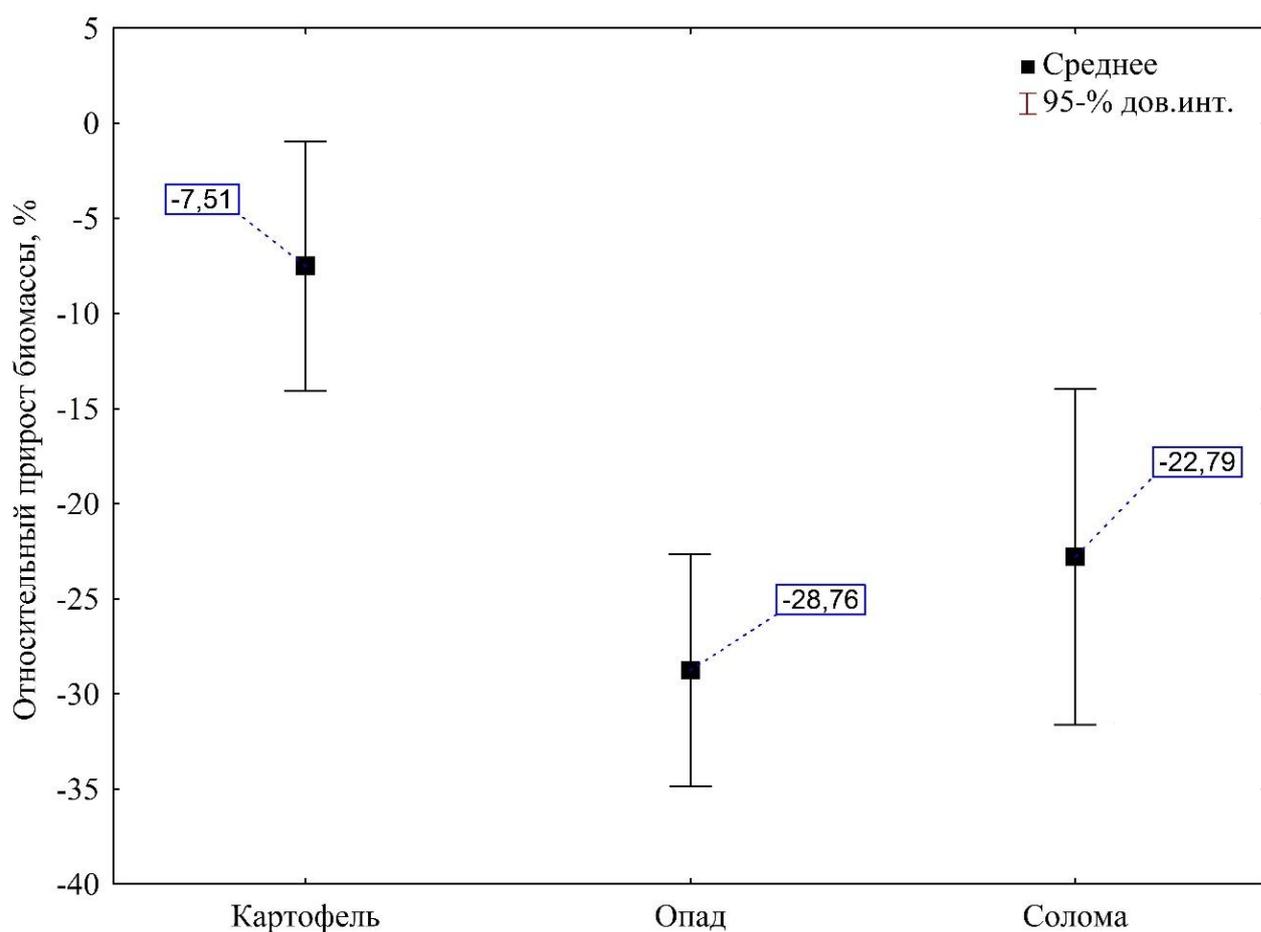


Рисунок 13 – Относительное изменение веса червей *Eisenia fetida*, культивируемых на трех углеводных субстратах на 70-е сутки эксперимента

При этом убыль веса червей, культивируемых на субстратах с отходами картофеля была менее 10 % за 70 суток эксперимента. Для червей, культивируемых на субстратах с листовым опадом была отмечена самая выраженная убыль веса, которая составила 28,76 %. Для червей, культивируемых на субстратах с добавлением соломы, была отмечена убыль веса в среднем на 23 %.

Таким образом, наибольший потенциал с точки зрения поддержания гомеостаза веса червей, обнаружил субстрат с добавлением картофельных отходов, наименьший – субстрат с добавлением листового опада. Однако самые большие показатели убыли веса у червей, культивируемых на субстратах с листовым опадом также можно объяснить ходом репродуктивных процессов, которые, скорее всего, были гораздо интенсивнее, чем в субстратах с добавлением соломы. Доказательством этому служат данные, представленные на рисунке 14.

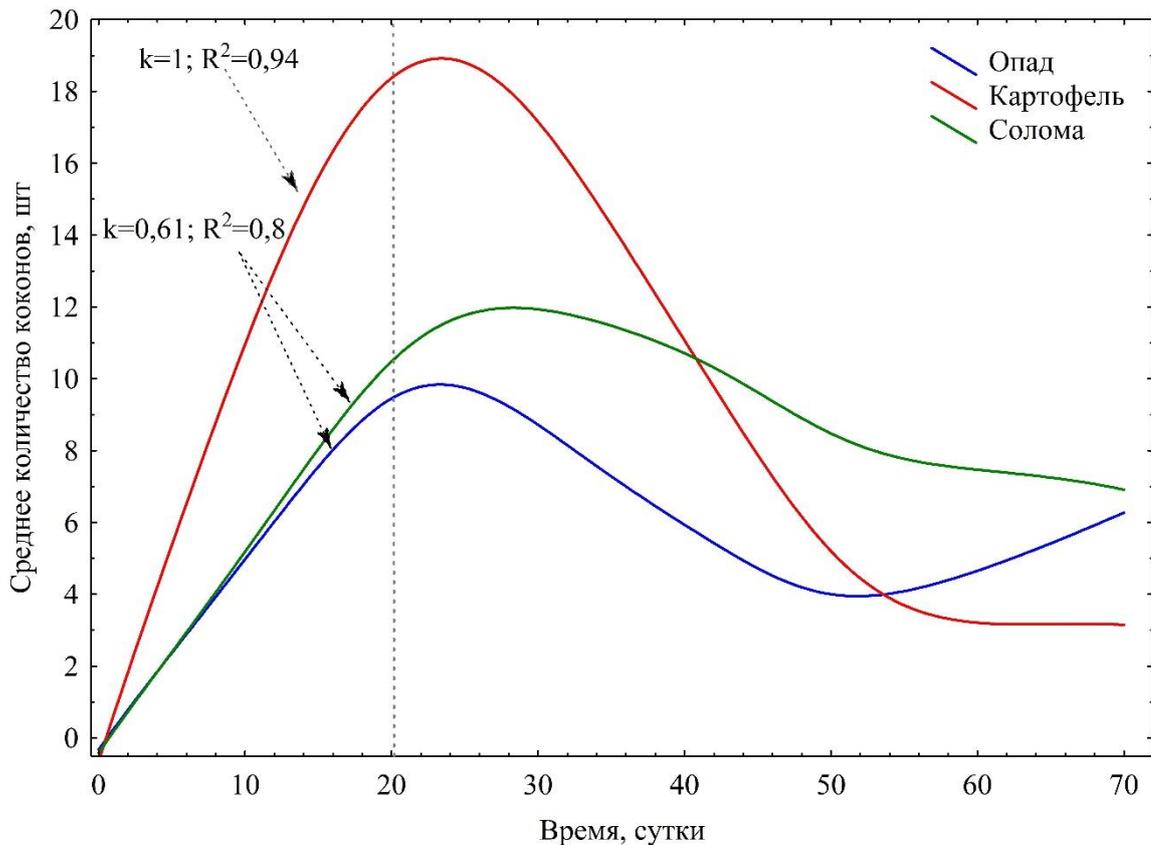


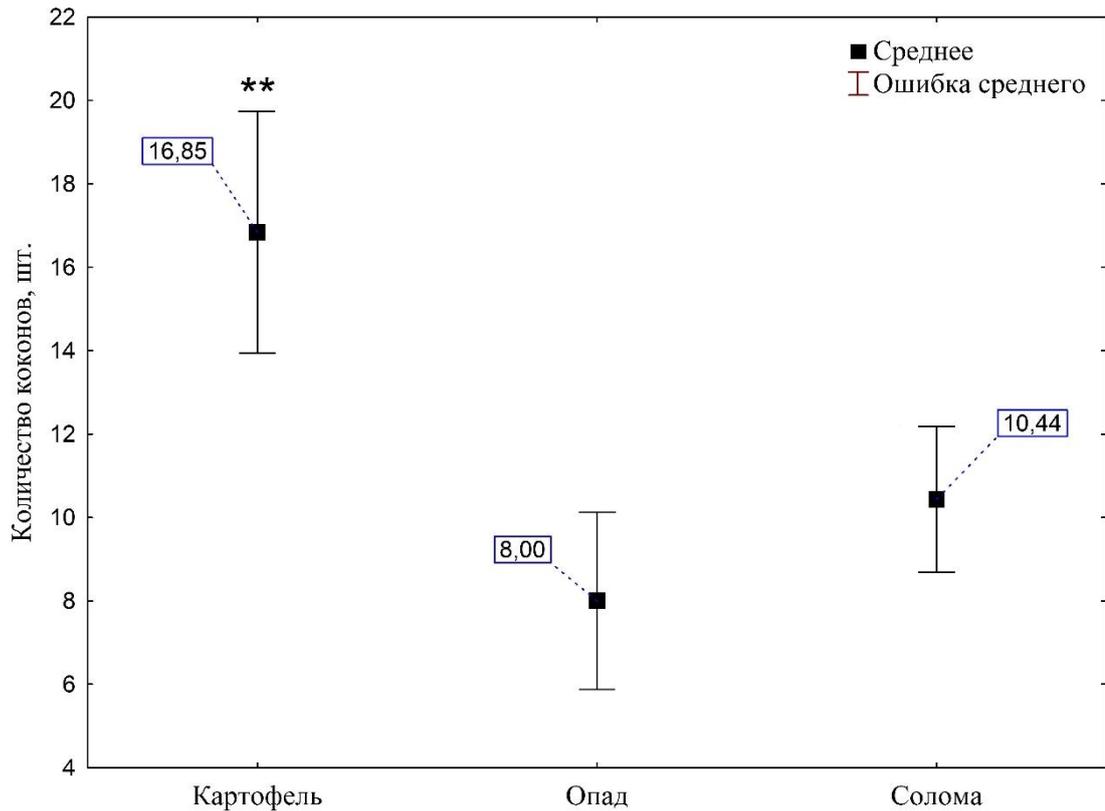
Рисунок 14 – Динамика среднего количества коконов (в пересчёте на один контейнер) червей *Eisenia fetida* культивируемых на трех углеводных субстратах

Динамика среднего количества коконов червей *Eisenia fetida* для всех трех групп характеризуется ярко выраженной нелинейностью. При этом на каждой кривой можно выделить три характерных участка: фазу практически линейного увеличения количества коконов, затем небольшой стационарный участок, который характеризуется как пик численности, и фазу выраженного снижения численности коконов.

С целью количественной оценки скорости увеличения числа коконов в первые три недели эксперимента мы воспользовались инструментом анализа «линейная регрессия». Из рисунка 14 видно, что линейный коэффициент скорости прироста числа коконов в группах червей, культивируемых на субстратах с картофельными отходами равен единице и существенно превосходит аналогичные параметры для групп червей, культивируемых на субстратах с листовым опадом и соломой. Для обеих групп $k=0,6$. Коэффициенты детерминации (R^2) показали отличное соответствие экспериментальных данных теоретической линейной модели для групп червей, культивируемых на субстратах с добавлением картофельных отходов, ($R^2=0,94$) и хорошее соответствие – для групп червей, культивируемых на субстратах с добавлением листового опада и соломы ($R^2=0,8$).

На рисунке 15 представлены средние значения количества коконов на 21-е сутки эксперимента для червей, культивируемых на трех исследуемых углеводных пищевых субстратах.

Из рисунка видно, что максимальное количество коконов на 21-е сутки эксперимента было в группах червей, культивируемых на субстрате с картофельными отходами. В среднем, – 17 коконов на контейнер. Минимальное количество коконов к этому же периоду составило 8 шт. на контейнер и было зафиксировано в группах червей, культивируемых на субстрате со смешанным листовым опадом. У червей, культивируемых на субстрате с добавлением соломы, среднее количество коконов через три недели составило около 10 на один контейнер.



** – отличие от остальных выборок при $p < 0,01$

Рисунок 15 – Средние значения количества коконов (в пересчете на один контейнер) червей *Eisenia fetida*, культивируемых на трех углеводных субстратах, на 21-е сутки эксперимента

Тот факт, что минимальное количество коконов было зафиксировано в субстратах со смешанным листовым опадом, а не с соломой, с нашей точки зрения, вполне объясним. Вероятнее всего, в субстратах с добавлением опада скорость созревания коконов выше, чем в субстратах с соломой.

Синхронизация процессов откладки коконов, их созревания и появления молоди хорошо иллюстрируется рисунком 16, на котором показаны кривые динамики количества коконов с момента максимального накопления и количества молоди с этого же момента времени для групп червей, культивируемых на субстратах с добавлением картофельных отходов. Данный график демонстрирует ярко выраженные противоположно направленные динамики для двух рассматриваемых процессов. Период окончания эксперимента характеризуется

МИНИМАЛЬНЫМ КОЛИЧЕСТВОМ КОКОНОВ И МАКСИМАЛЬНОЙ ЧИСЛЕННОСТЬЮ, ПОЯВИВШЕЙСЯ МОЛОДИ.

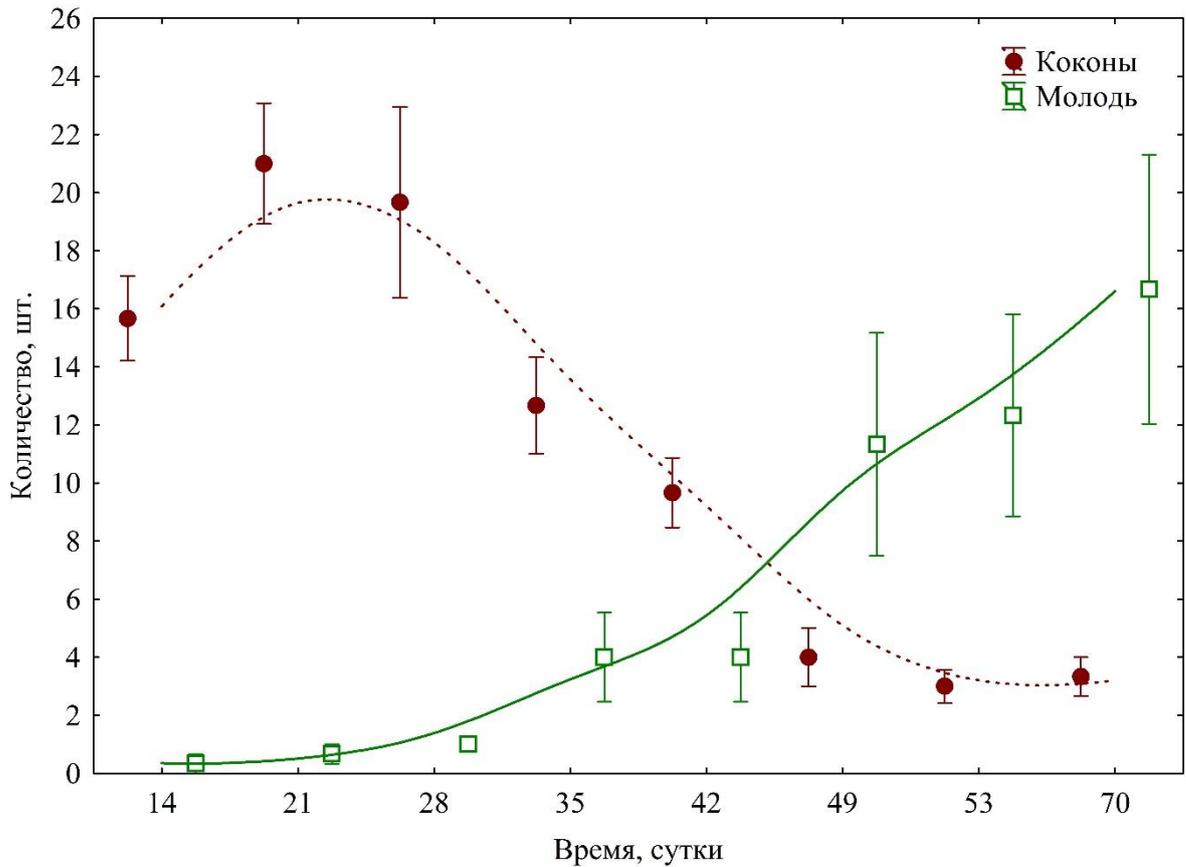


Рисунок 16 – Реципрокная динамика процессов убыли количества коконов и увеличения численности молодежи для групп червей, культивируемых на субстратах с картофельными отходами в период с 14-х по 70-е сутки эксперимента

Для количественной оценки реципрокности между процессами убыли количества коконов и увеличения численности молодежи мы провели корреляционный анализ, результаты которого представлены на рисунке 17.

Из рисунка хорошо видно, что для групп червей, культивируемых на картофельных отходах, зафиксирована статистически значимая отрицательная корреляция между количеством коконов и численностью молодежи ($r \approx -0,7$). Для групп червей, культивируемых на субстрате с листовым опадом, отмечена слабовыраженная отрицательная корреляция между исследуемыми процессами ($r \approx -0,3$). Коэффициент корреляции между количеством коконов и численностью

молоди для червей, культивируемых на субстрате с добавлением соломы, стремился к нулю.

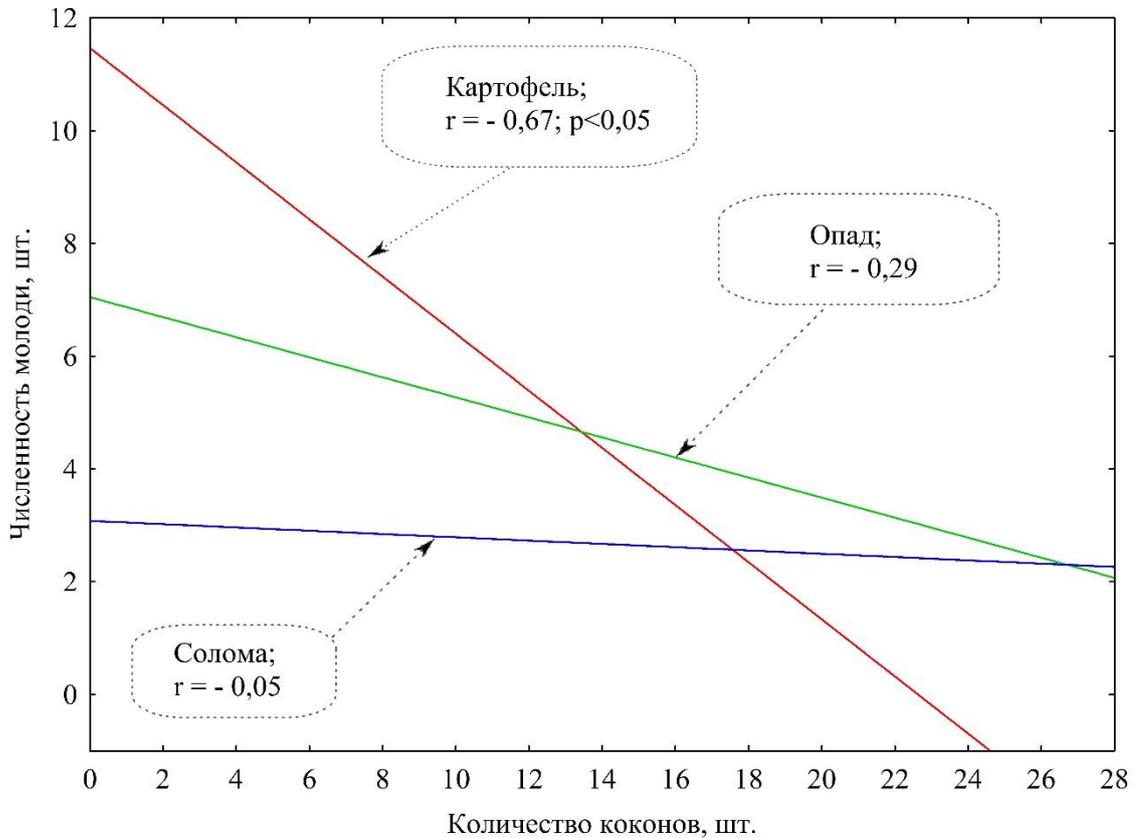


Рисунок 17 – Корреляция между количеством коконов и численностью молодежи червей *Eisenia fetida*, культивируемых на трех углеводных субстратах

На рисунке 18 представлены средние значения численности молодежи дождевых червей *Eisenia fetida*, культивируемых на трех видах пищевого субстрата в последнюю декаду эксперимента.

В последнюю декаду эксперимента средняя численность молодежи для групп червей, культивируемых на субстрате с картофельными отходами, составила 13,44 особи (рисунок 18). Для групп червей, культивируемых на субстрате с листовым опадом средняя численность молодежи в последние 10 суток, составила 6,89 особи, что достоверно ниже этого показателя у предыдущей группы. Средняя численность молодежи у группы червей, культивируемых на субстрате с добавлением соломы, характеризовалась очень низкими значениями и составила, в среднем, 3,67 особи.

Таким образом, статистический анализ достоверно показал, что убыль количества коконов в группах червей, культивируемых на субстратах с картофельными отходами, действительно обусловлена выходом молоди из коконов. Для червей, культивируемых на субстратах со смешанным листовым опадом, по всей видимости, убыль коконов в равной степени определяется как появлением молоди, так и гибелью самих коконов. Относительно групп червей, культивируемых на субстратах с добавлением соломы, корреляционный анализ показывает, что убыль количества коконов, в основном определяется их гибелью до созревания.

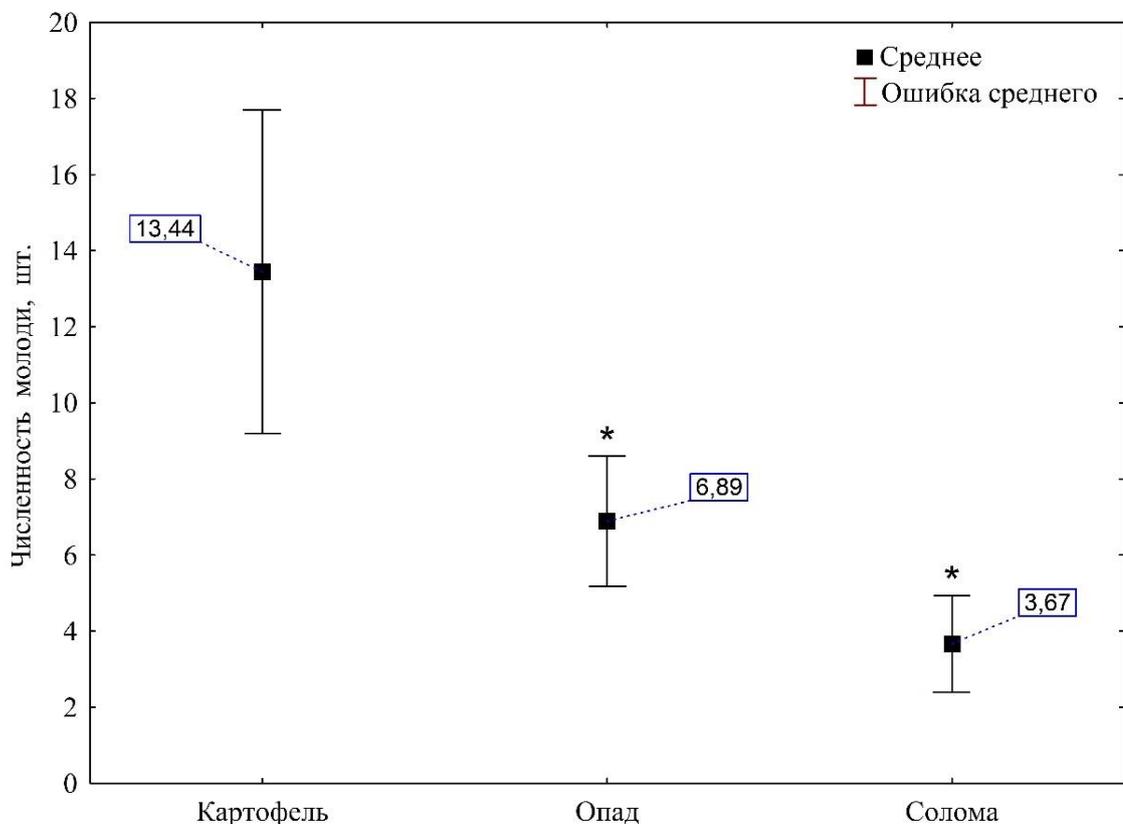


Рисунок 18 – Средняя численность молоди червей *Eisenia fetida*, культивируемых на трех углеводных пищевых субстратах в последнюю декаду эксперимента

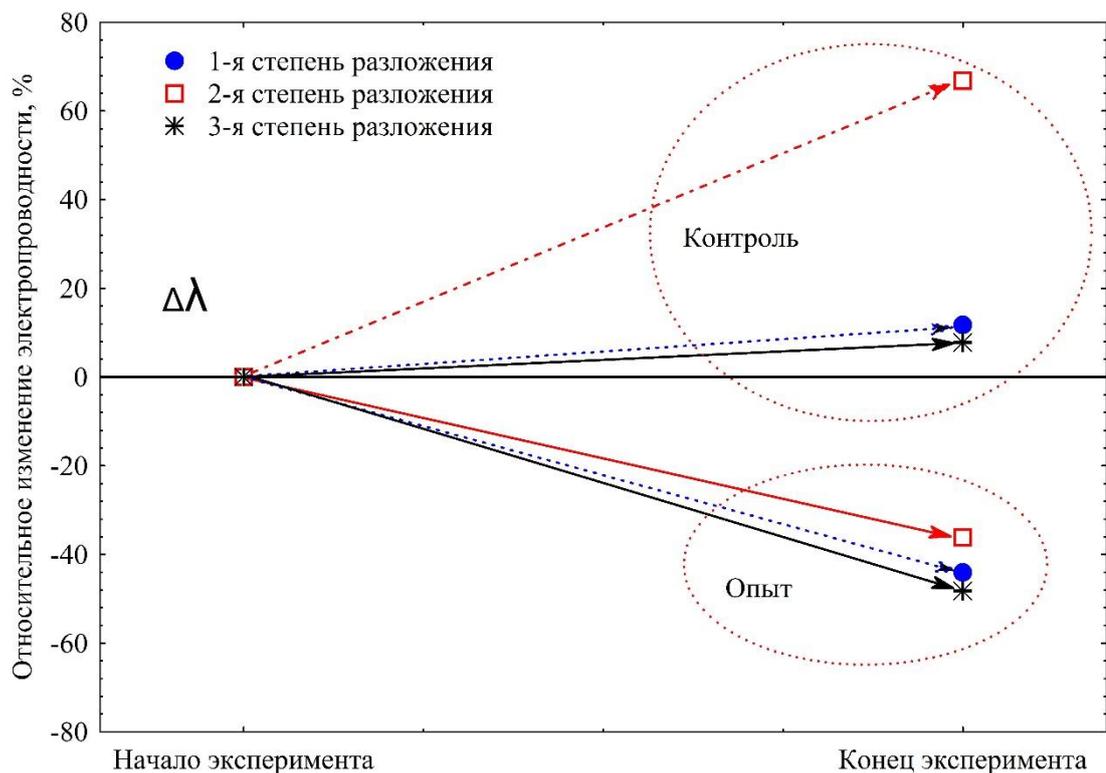
В целом, несмотря на то, что наилучшие показатели роста и репродуктивных процессов червей *Eisenia fetida* были получены на субстратах с крахмалосодержащими, богатыми органикой картофельными отходами,

смешанный лиственный опад тоже может рассматриваться как вполне удовлетворительный самостоятельный пищевой компонент для культивирования червей данного вида.

3.3 Разложение смешанного листового опада дождевыми червями *Eisenia fetida*, культивируемыми на песчаных субстратах

Для первичной оценки процессов переработки червями листового опада, мы провели ряд модельных экспериментов, в которых использовали опад трёх степеней разложения.

На рисунке 19 показано изменение электропроводности в листовом опаде трех степеней разложения в ходе эксперимента.



«Контроль» – контейнеры без червей. «Опыт» – контейнеры с червями *Eisenia fetida*. Продолжительность эксперимента – 60 суток

Рисунок 19 – Относительное изменение электропроводности в листовом опаде 3-х степеней разложения

В начальный момент времени изменение электропроводности ($\Delta\lambda$) было равно 0. Как видно из рисунка, по окончании эксперимента во всех контрольных пробах $\Delta\lambda$ характеризуется положительными величинами, во всех опытных образцах – отрицательными. При этом наибольшее различие электропроводности между опытом и контролем зафиксировано для листового опада 2 степени разложения. В контрольных образцах общее содержание электролитов к концу эксперимента увеличилось на 67 %, в то время как в опыте – уменьшилось на 35 %.

В целом, если не делить опад по степеням разложения, а обобщить данные, мы можем увидеть достоверные различия по общему содержанию солей между пробами опада из контрольных и опытных образцов – рисунок 20.

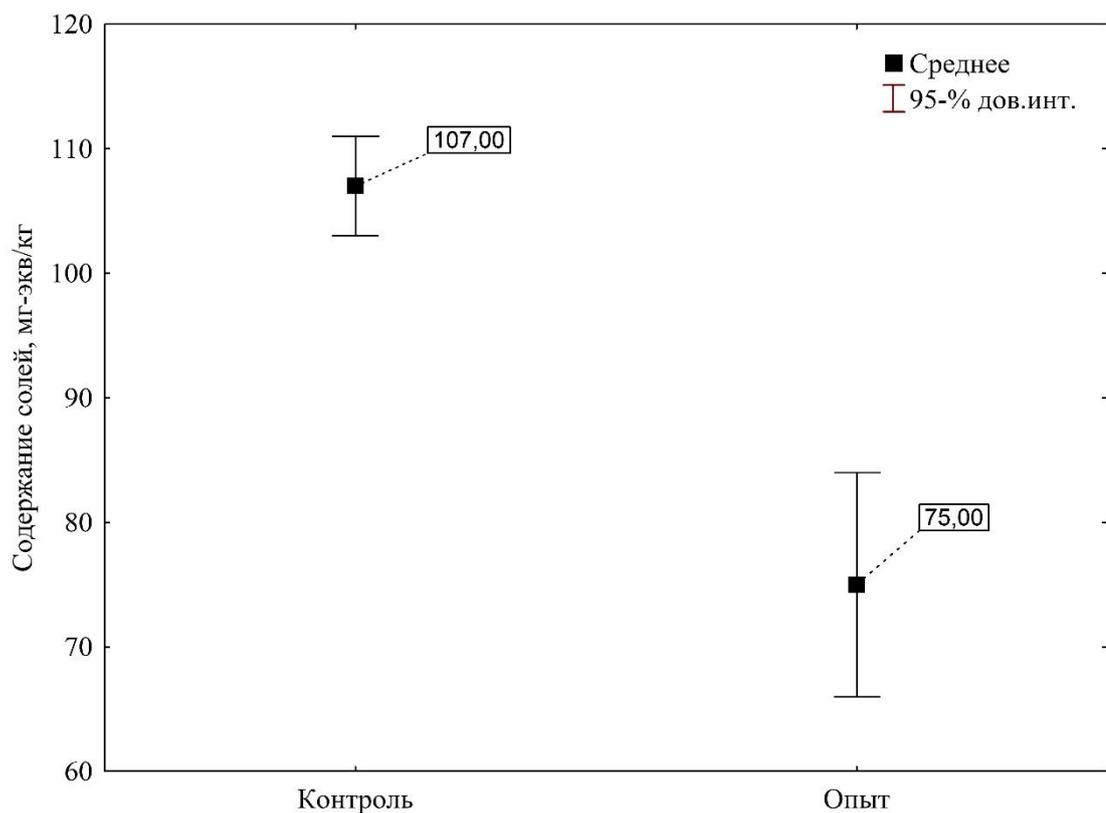


Рисунок 20 – Общее содержание солей в пробах смешанного листового опада по окончании компостирования червями *Eisenia fetida*

На графике видно, что среднее содержание солей в пробах опада после переработки червями было примерно на 30 % ниже общего содержания солей в

пробах, в которых опад находился в контейнерах с влажным песком без червей.

Что касается отдельных неорганических компонентов, то наиболее наглядными являются данные об изменении содержания (в ходе вермикомпостирования) в смешанном листовом опаде двух главных катионов данного субстрата – ионов калия и кальция (рисунки 21–22).

Содержание K^+ в опаде при вермипереработке снижается примерно в 1,5 раза (рисунок 21), а содержание Ca^{2+} – более чем в 2 раза (рисунок 22).

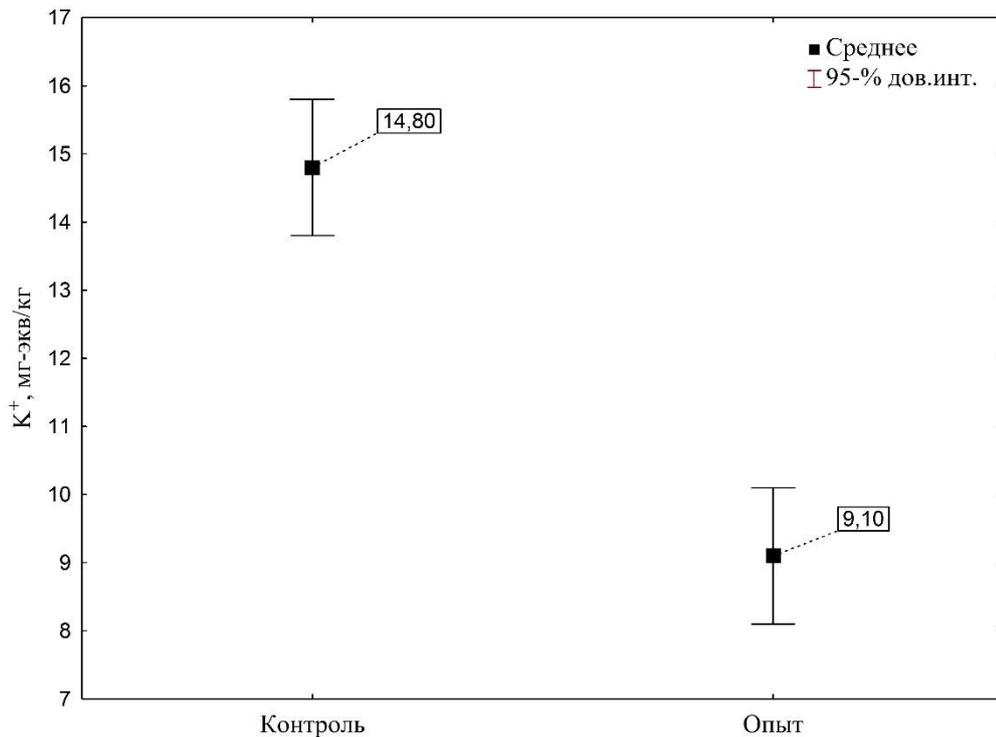


Рисунок 21 – Содержание K^+ в пробах смешанного листового опада по окончании компостирования червями *Eisenia fetida*

По содержанию ионов кальция мы привели на графике дополнительную точку – данные на начало эксперимента. Сделано это для того, чтобы показать насколько характерно меняется размах доверительных интервалов в ряду: начало эксперимента – контроль – опыт. Иными словами, вариация величин содержания ионов кальция в пробах опада резко снижается под влиянием жизнедеятельности дождевых червей, а химическая однородность переработанного червями опада, наоборот, – повышается.

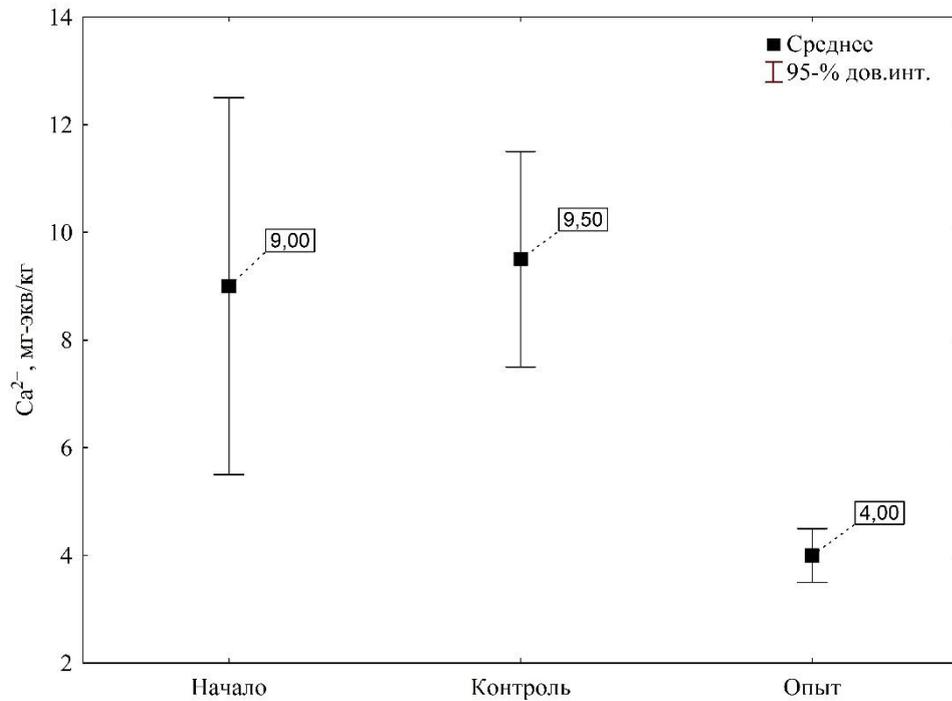


Рисунок 22 – Содержание Ca^{2+} в пробах смешанного листового опада по окончании компостирования червями *Eisenia fetida*

Содержание солей в пробах песчаного субстрата изменилось в ходе эксперимента прямо противоположным образом по сравнению с содержанием солей в опаде (рисунок 23).

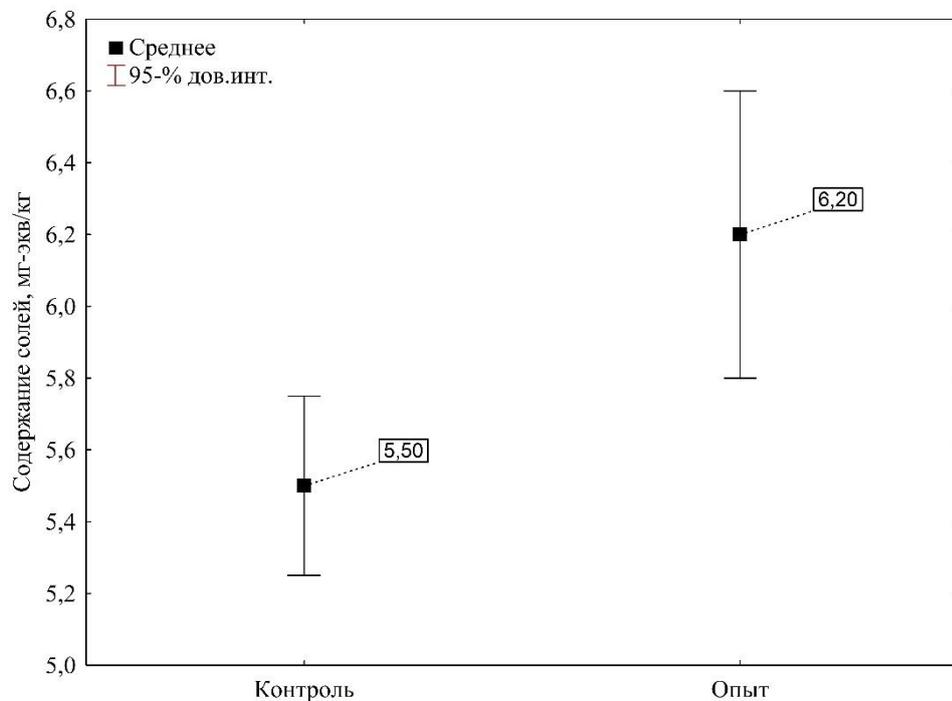


Рисунок 23 – Общее содержание солей в песчаном субстрате по окончании компостирования червями *Eisenia fetida*

Несмотря на то, что и после эксперимента общее содержание солей в песке оставалось небольшим, из рисунка 22 видно, что данный показатель в опыте был значимо выше, чем в контроле.

Главным ионом, накапливающимся в песчаной фракции в ходе вермикомпостирования, был Ca^{2+} (рисунок 24).

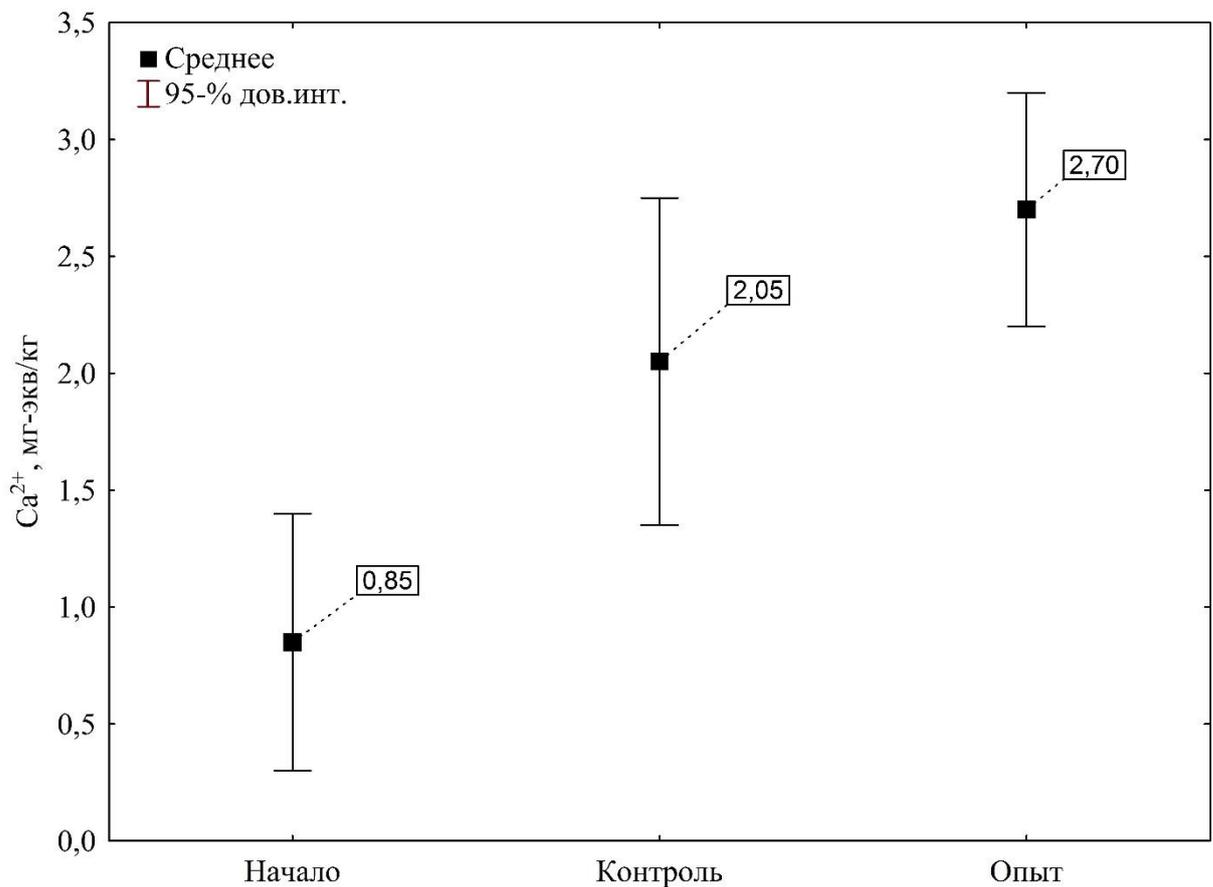
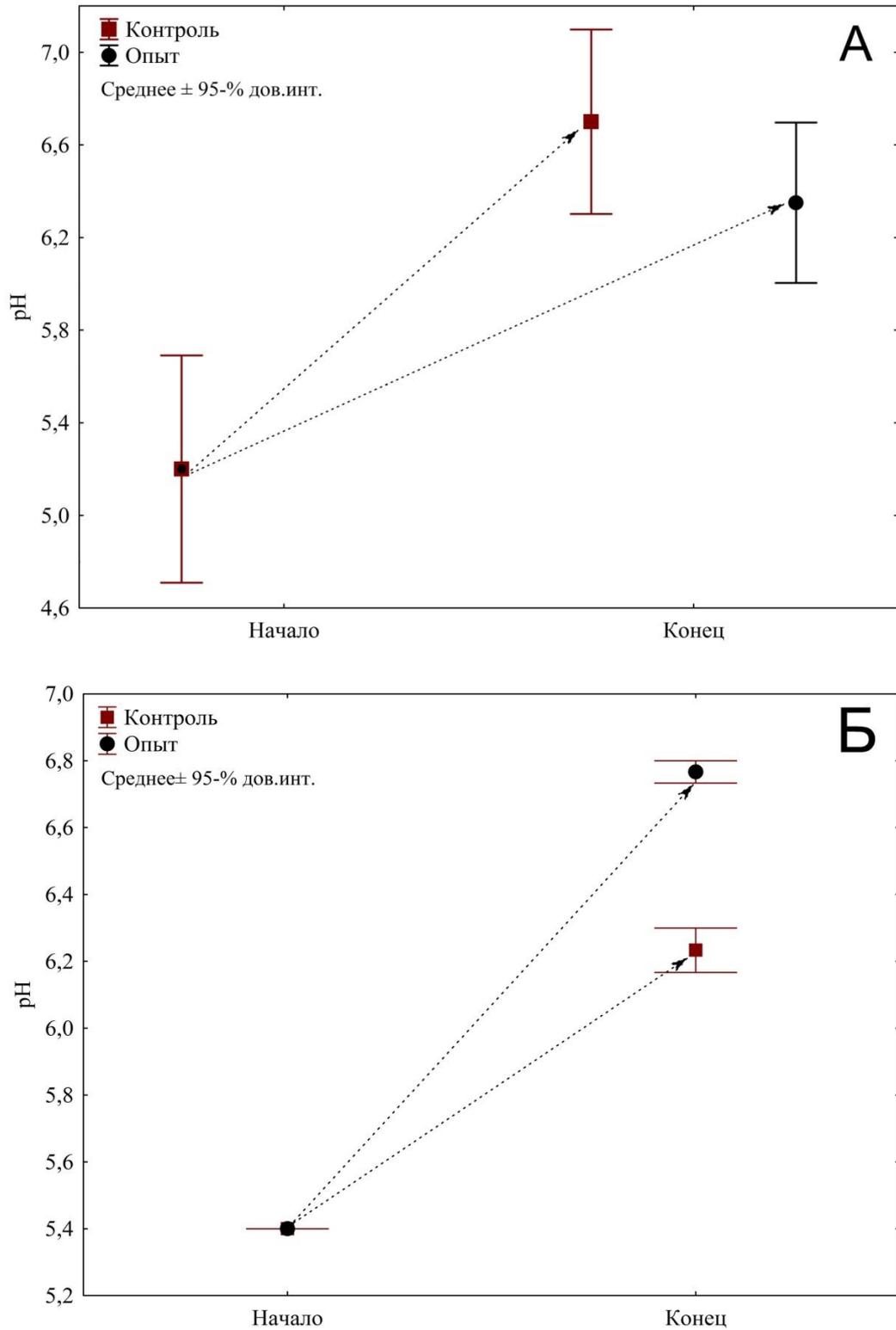


Рисунок 24 – Содержание Ca^{2+} в песчаном субстрате по окончании компостирования червями *Eisenia fetida*

На данном графике хорошо видна общая тенденция изменения содержания растворимых форм кальция в песчаном субстрате до и после вермикомпостирования.

Таким образом, приведенные данные показывают, что убыль растворимых солей в листовом опаде в ходе вермикомпостирования связана с переводом части этих солей в песчаную фракцию.

На рисунке 25 показано как в пробах листового опада и песка изменился рН к концу эксперимента.



А – рН опада, Б – рН песка

Рисунок 25 – Изменение рН в процессе разложения листового опада с использованием червей *Eisenia fetida* и без них

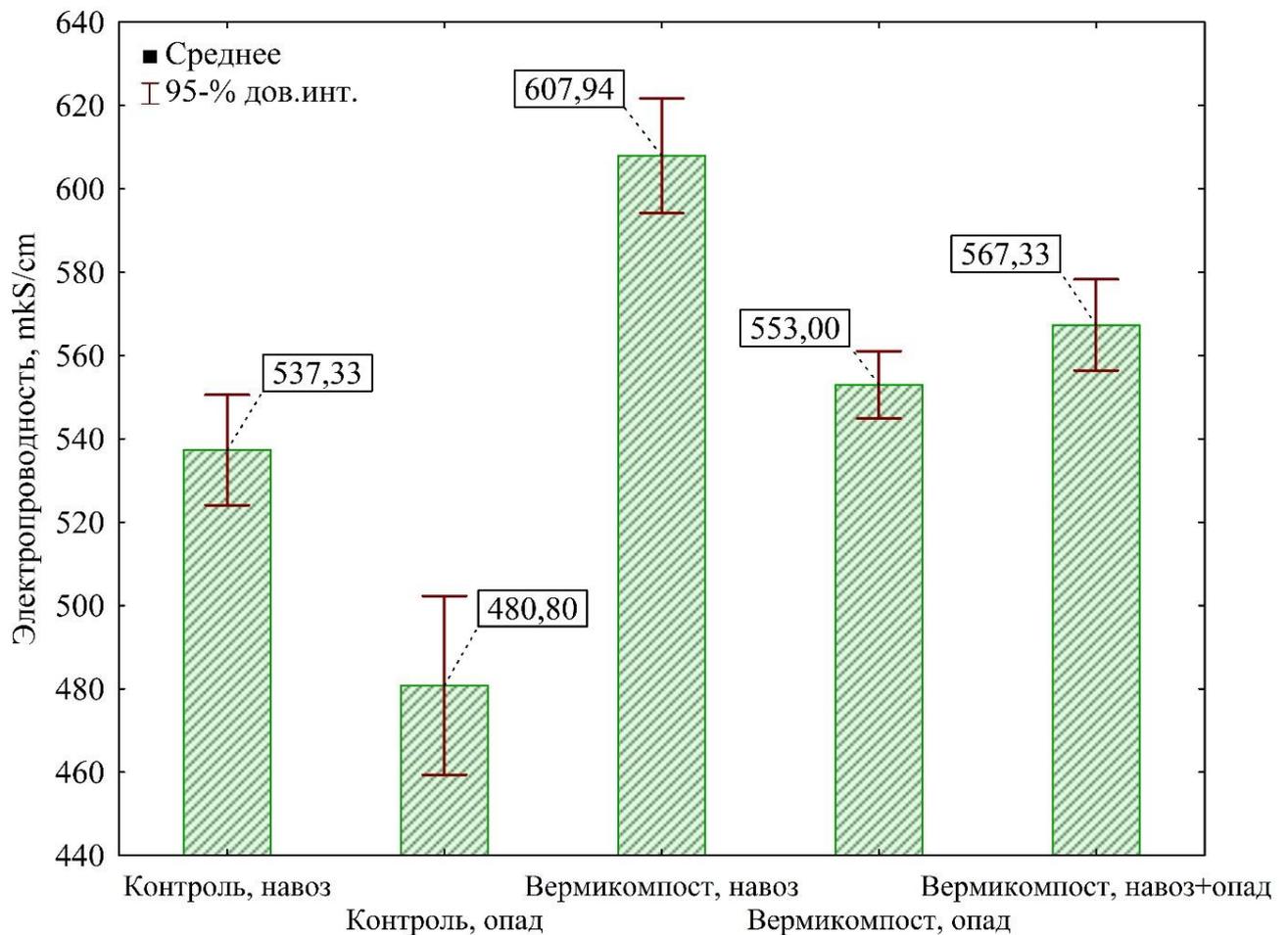
В целом, из рисунка 25 видно, что исходный уровень рН в экстрактах опада характеризовался слабокислым значением около 5,2. По окончании эксперимента, как в контрольных, так и в опытных образцах было зарегистрировано незначительное защелачивание, что привело к сдвигу реакции листового субстрата ближе к нейтральной области. Однако на графике хорошо заметно, что достоверных различий в величинах рН между опытными и контрольными пробами опада нет. Исходный рН песчаной фракции также, как и опад, характеризовался кислыми значениями (5,4). В ходе эксперимента происходило защелачивание так же, как и в случае с опадом. Однако нетрудно заметить, что соотношение рН между контролем и опытом прямо противоположно для опада и песка: в опаде рН выше в контроле, в песке – в опыте. При этом разница в рН песчаного субстрата между контрольной и опытной группами достоверна и составила около 1 (рисунок 25 Б). На наш взгляд, данные по изменению рН в сочетании с данными по электропроводности наглядно показывают основной механизм процесса вермикомпостирования опада: черви перерабатывают опад, пропуская его через свой пищеварительный тракт и переводят значительную часть неорганических солей в более растворимую (чем в исходном состоянии) форму. Это хорошо согласуется с данными А.А. Соколовой (1956). Большая часть неорганического вещества листового опада представлена солями щелочных и щелочноземельных металлов. Накопление этих элементов в свободной форме приводит к защелачиванию среды (Зражевский, 1957; Атлавините, 1975, 1990). Этот процесс идет и без червей, однако, как показано на приведенных графиках, вермикомпостирование его значительно усиливает и ускоряет.

Таким образом, главный результат, который мы получили в ходе проведенных модельных экспериментов, заключался в том, что листовый опад оказался вполне подходящим питательным субстратом для компостной линии червей *Eisenia fetida*, которые перерабатывали его, обогащая полученный вермикомпост неорганическими ионами. Среди этих ионов преобладал кальций, но наблюдалась также потеря калия тканями листового опада в ходе вермикомпостирования (рисунок 21).

3.4 Вермикомпостирование смесей торфа и опада от трех различных видов древесных растений червями *Eisenia fetida*

Изучение свойств разных видов вермикомпоста на основе листового опада мы начали с экспериментов по сравнительному изучению вермикомпостирования червями *Eisenia fetida* субстратов с разным соотношением торфа, навоза и смешанного (недифференцированного по видам) листового опада.

На рисунке 26 показано как зависит электропроводность вытяжек из вермикомпоста от этих соотношений.



Контроль – контейнеры с субстратом без червей

Рисунок 26 – Электропроводность вытяжек вермикомпоста, полученного при переработке субстратов с разными соотношениями торфа, навоза и листового опада

Из рисунка 26 видно, что наибольшая электропроводность экстрактов характерна для вермикомпоста на основе навоза. Это хорошо объяснимо, т.к. известно, что в навозе содержится наибольшее количество легкодоступных растворимых солей, включая ионы калия, аммония, нитрат-ион и другие, которые и определяют электропроводность. Но и электропроводность вытяжек вермикомпоста, полученного при переработке опада, характеризовалась достаточно высокой величиной, – около 550 мкS/см, что соответствует концентрации неорганических ионов в диапазоне 5–7 мг-экв/л. В целом, мобилизация ионов из исходных субстратов за исследованный период времени прошла примерно с одинаковой степенью (рисунок 26). Однако, вероятно, электропроводность вытяжек из разных видов вермикомпоста определяется разными ионными пулами: в навозе преобладают легкоподвижные формы неорганического азота, в опаде, – ионы кальция, магния, а среди неорганических анионов могут присутствовать фосфаты и сульфаты (Ribeiro et al., 2002). Кроме того, по данным M. Carnol, M. Bazgir (2013), в опаде некоторых видов ивы может присутствовать нитрат-анион в достаточно высоких количествах. В работе этих же авторов указывается на видоспецифичность химического состава опада древесных растений. Эти данные, а также результаты собственных экспериментов по изучению сорто-видовой детерминации минерального питания растений (Kurovsky et. al., 2015) послужили предпосылками к серии экспериментов по изучению свойств вермикомпостов, полученных при переработке листового опада от трех видов древесных растений, произрастающих в одинаковых почвенно-экологических условиях: березы (*Betula pendula* L.), тополя (*Populus nigra* L.) и ивы (*Salix alba* L.).

На рисунке 27 показано, как отличается суммарное содержание неорганических растворимых солей в вермикомпосте из опада от разных видов древесных растений. Видно, что вермикомпост на основе тополиного опада содержит растворимых солей значительно больше, чем вермикомпост на основе опада ивы и березы, хотя и уступает по этому показателю вермикомпосту на основе навоза.

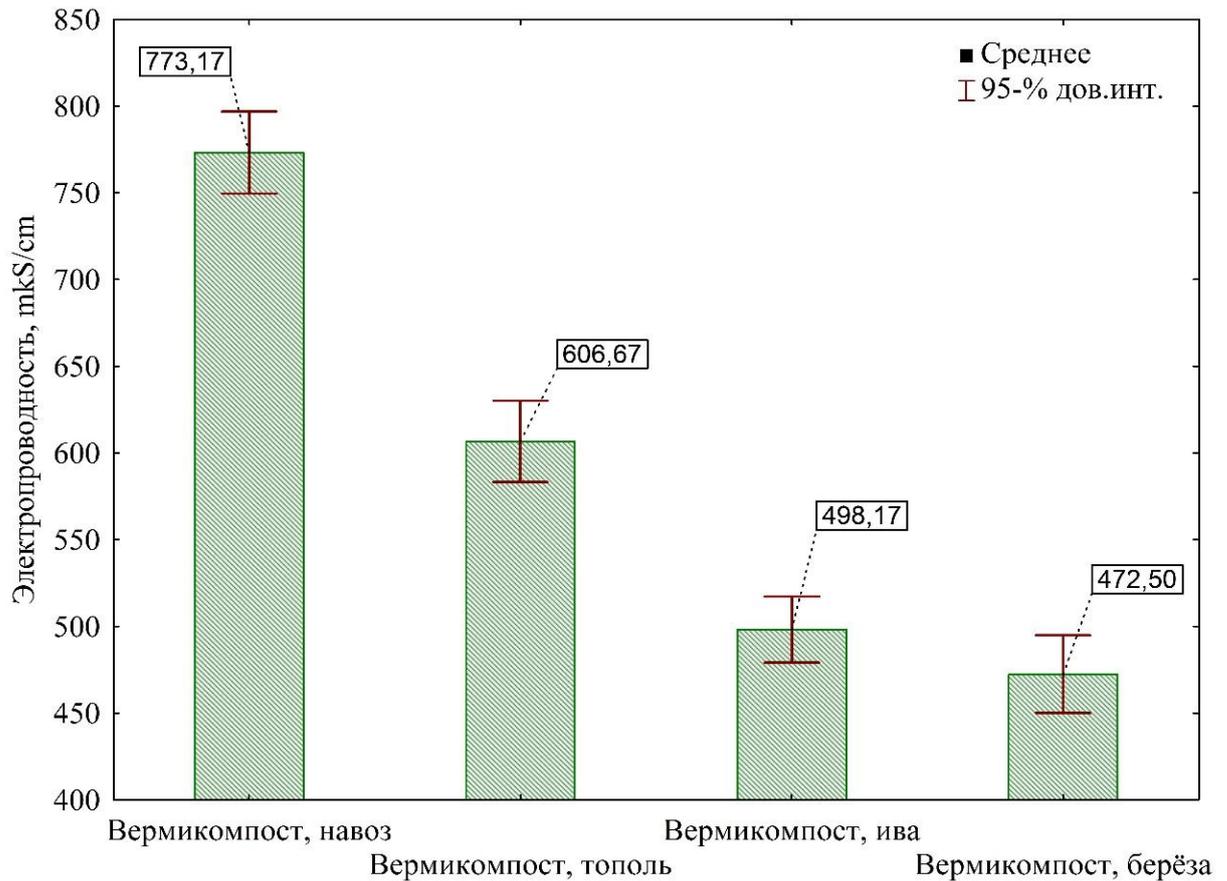


Рисунок 27 – Электропроводность вытяжек из вермикомпоста на основе навоза и опада от трех видов древесных растений

Предположение о преобладании кальциевых солей в вермикомпосте, полученном при переработке вермикультурой *Eisenia fetida* разных видов листового опада, подтверждается данными, представленными на рисунке 28.

На графике хорошо видно, что в целом, все пробы вермикомпоста на основе опада обладают более высокими значениями рН по сравнению с вермикомпостом на основе навоза. При этом среди видов вермикомпоста на основе опада самые высокие значения рН зафиксированы для образцов вермикомпоста, полученных на основе тополиного опада.

Рисунки 29 и 30 иллюстрируют содержание калия и нитратов в разных видах вермикомпоста. Анализируя данные графики, можно отметить, что самое большое содержание калия (рисунок 29) характерно для вермикомпоста, полученного на основе навоза – около 30 мг-экв/кг сухого веса.

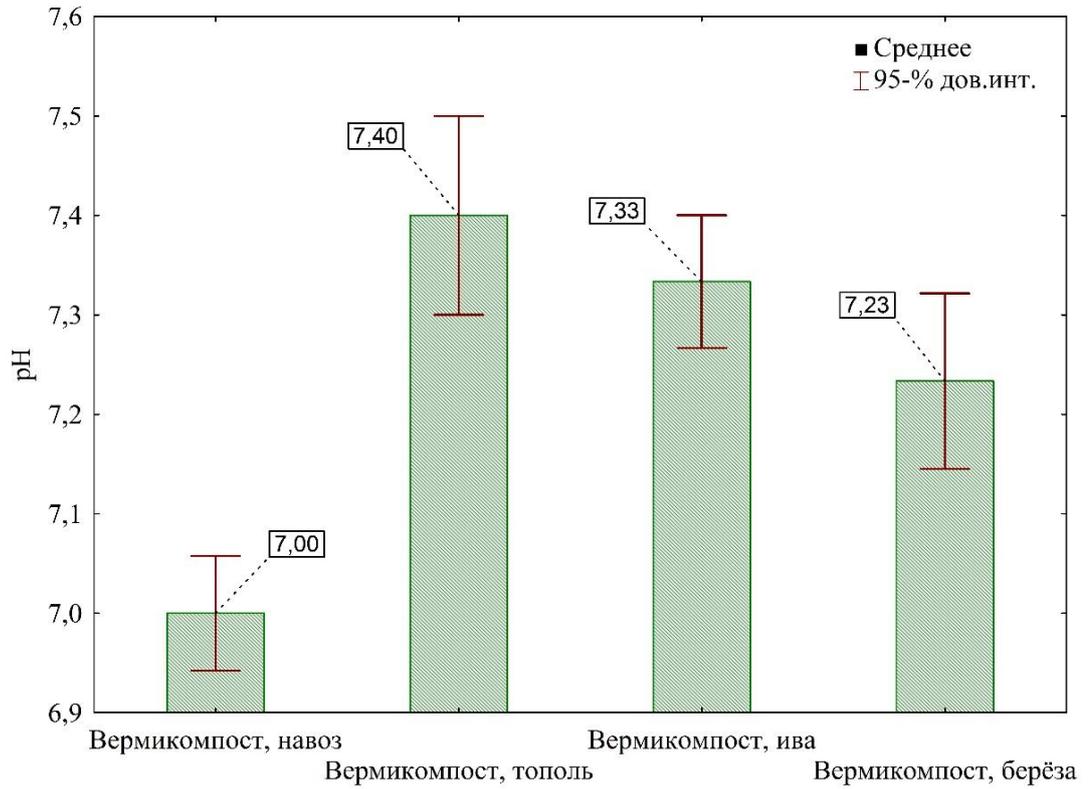


Рисунок 28 – pH вытяжек из вермикомпоста на основе навоза и опада от трех видов древесных растений

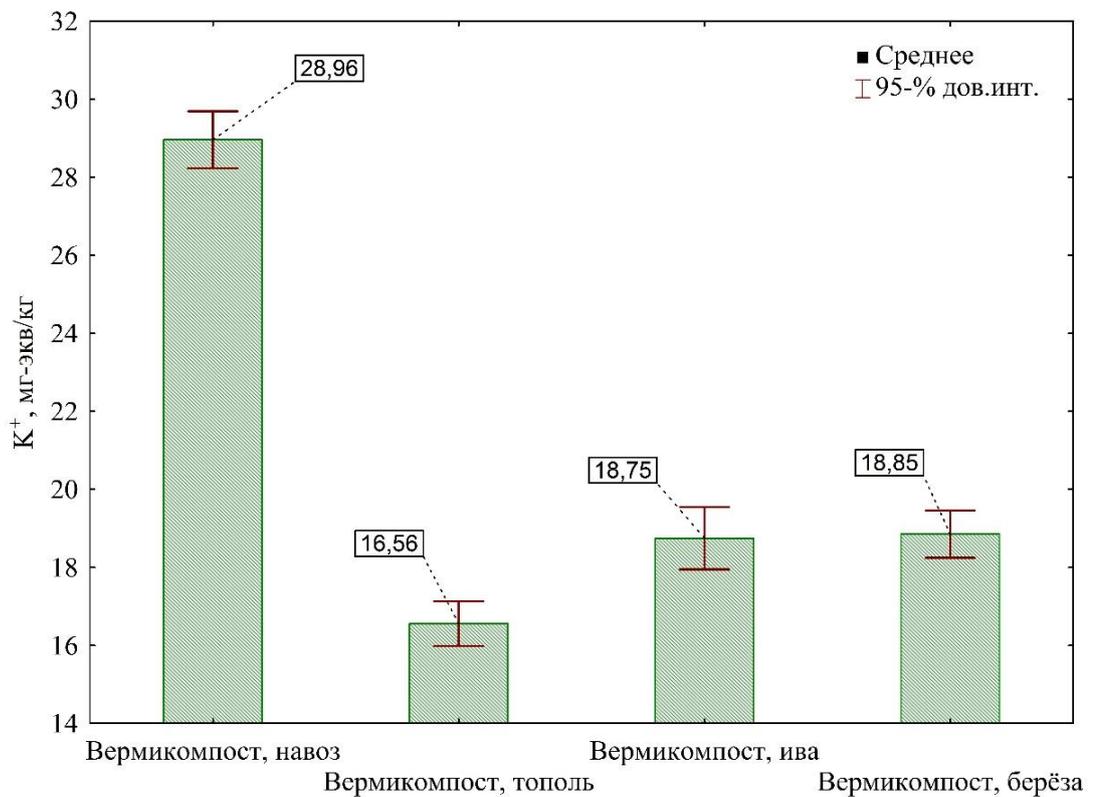


Рисунок 29 – Содержание K⁺ в вытяжках из вермикомпоста на основе навоза и опада от трех видов древесных растений

Пробы вермикомпоста от всех трех видов листового опада по данному показателю не превышают значений 20 мг-экв/кг.

По содержанию нитратов в исследованных образцах, в целом, соблюдается аналогичная картина. Однако абсолютные величины содержания нитратов в пробах вермикомпоста, содержащих навоз в качестве исходного субстрата, гораздо выше, чем в пробах вермикомпоста, полученного на основе листового опада (рисунок 30).

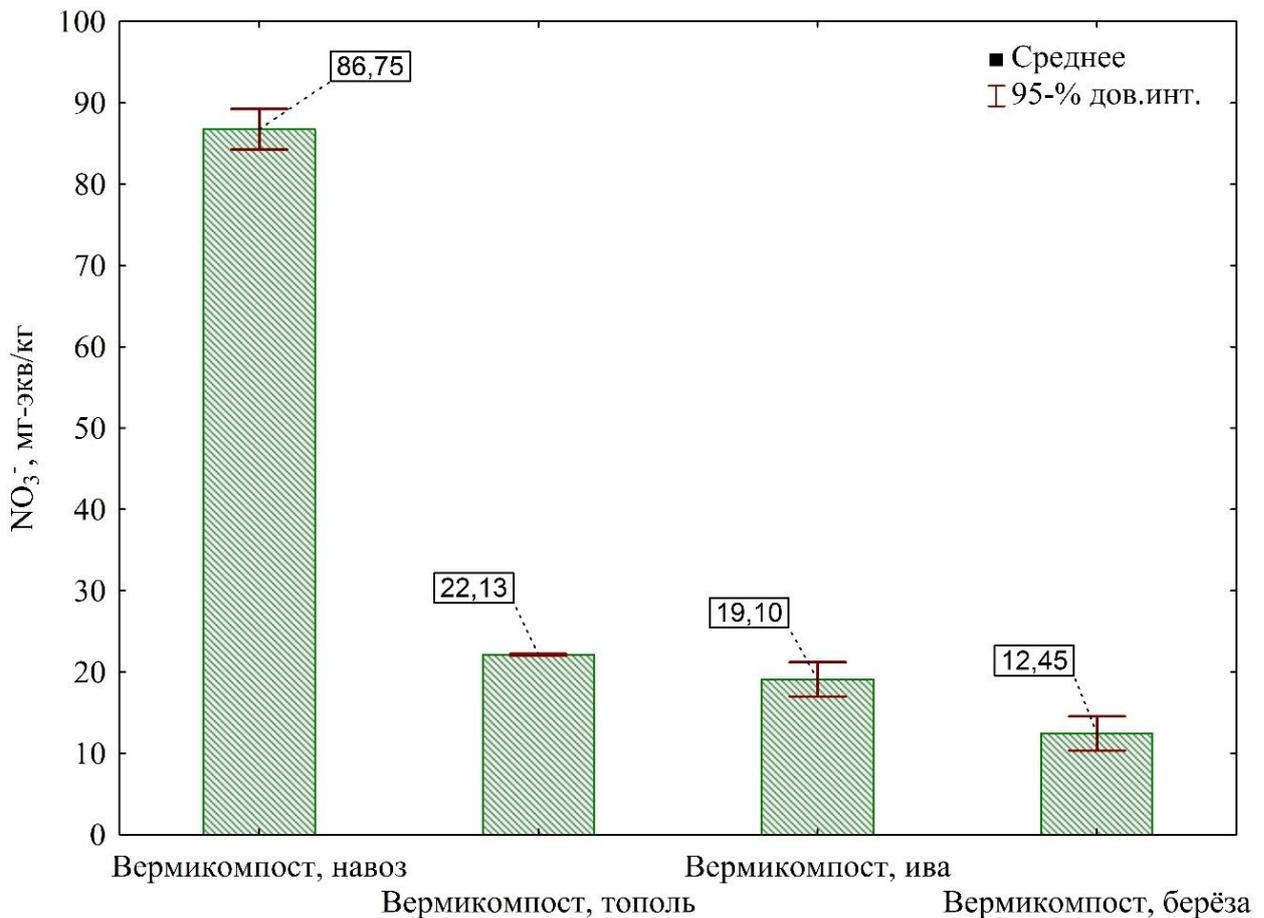


Рисунок 30 – Содержание NO_3^- в вытяжках из вермикомпоста на основе навоза и опада от трех видов древесных растений

Так, содержание нитратов в вермикомпосте на основе навоза почти в четыре раза превышает содержание нитратов в вермикомпосте на основе опада тополя (рисунок 30).

Содержание ионов кальция в пробах, исследуемых образцов вермикомпоста, показано на рисунке 31.

Интересно то, что содержание ионов кальция в вариантах вермикомпоста на основе тополиного опада и на основе навоза практически не отличается. Более того, на рисунке 31 можно заметить некоторую (недостовверную) тенденцию к превышению данного показателя в вытяжках из вермикомпоста на основе навоза. Здесь необходимо отметить два важных момента. Во-первых, в данной серии экспериментов для увлажнения субстратов использовалась не дистиллированная, а водопроводная вода с содержанием Ca^{2+} около 4,5 мг-экв/л (см. пп. 2.2.1 и 2.2.5). Во-вторых, при рассмотрении физико-химических и агрохимических свойств полученных образцов важна оценка не только абсолютных величин содержания ионов, но (что зачастую, более важно) и их количественных соотношений.

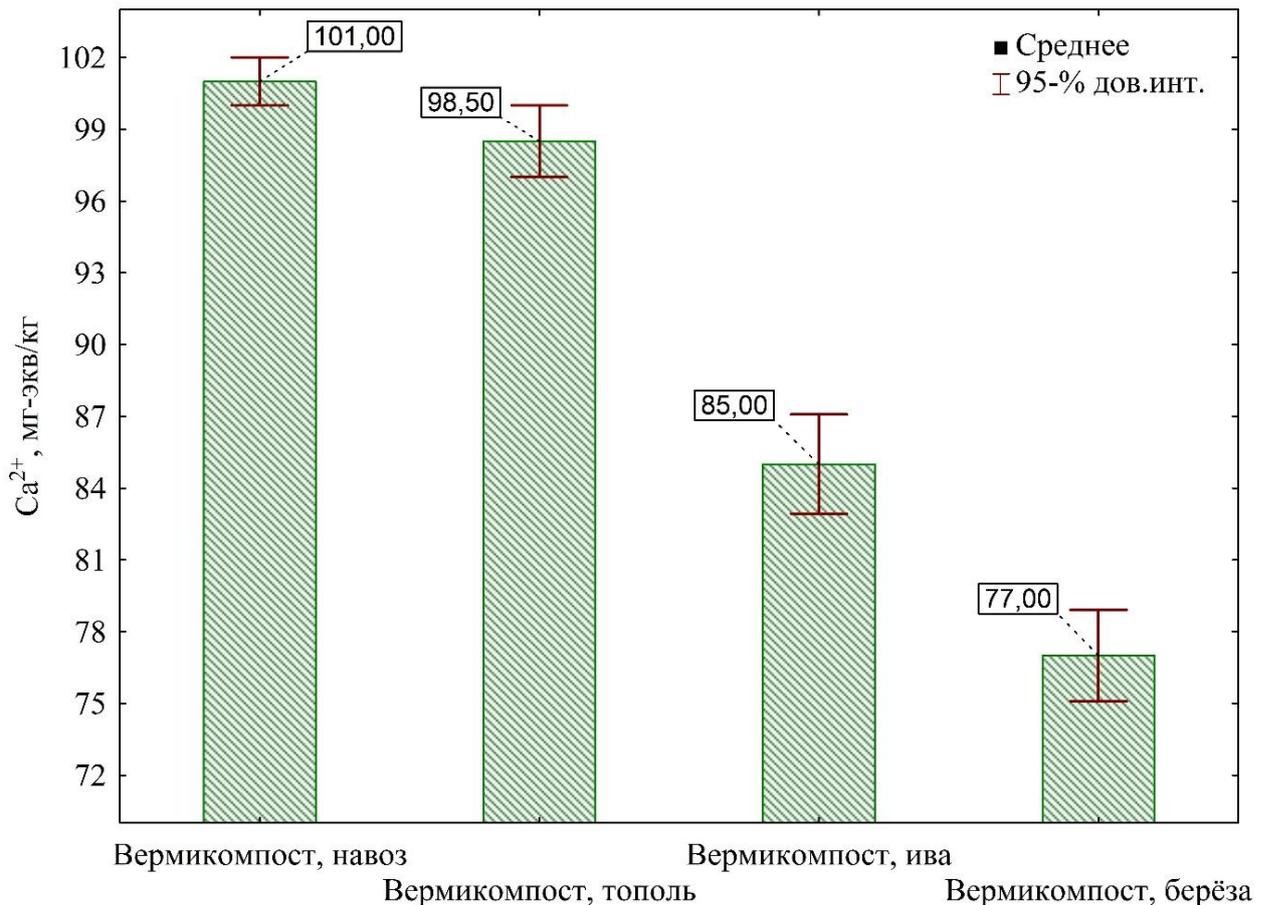


Рисунок 31 – Содержание Ca^{2+} в вытяжках из вермикомпоста на основе навоза и опада от трех видов древесных растений

Поэтому следующий параметр, который мы исследовали на данном этапе работы – это отношение содержания кальция к содержанию калия, которое в ряде случаев очень важно для питания растений (рисунок 32).

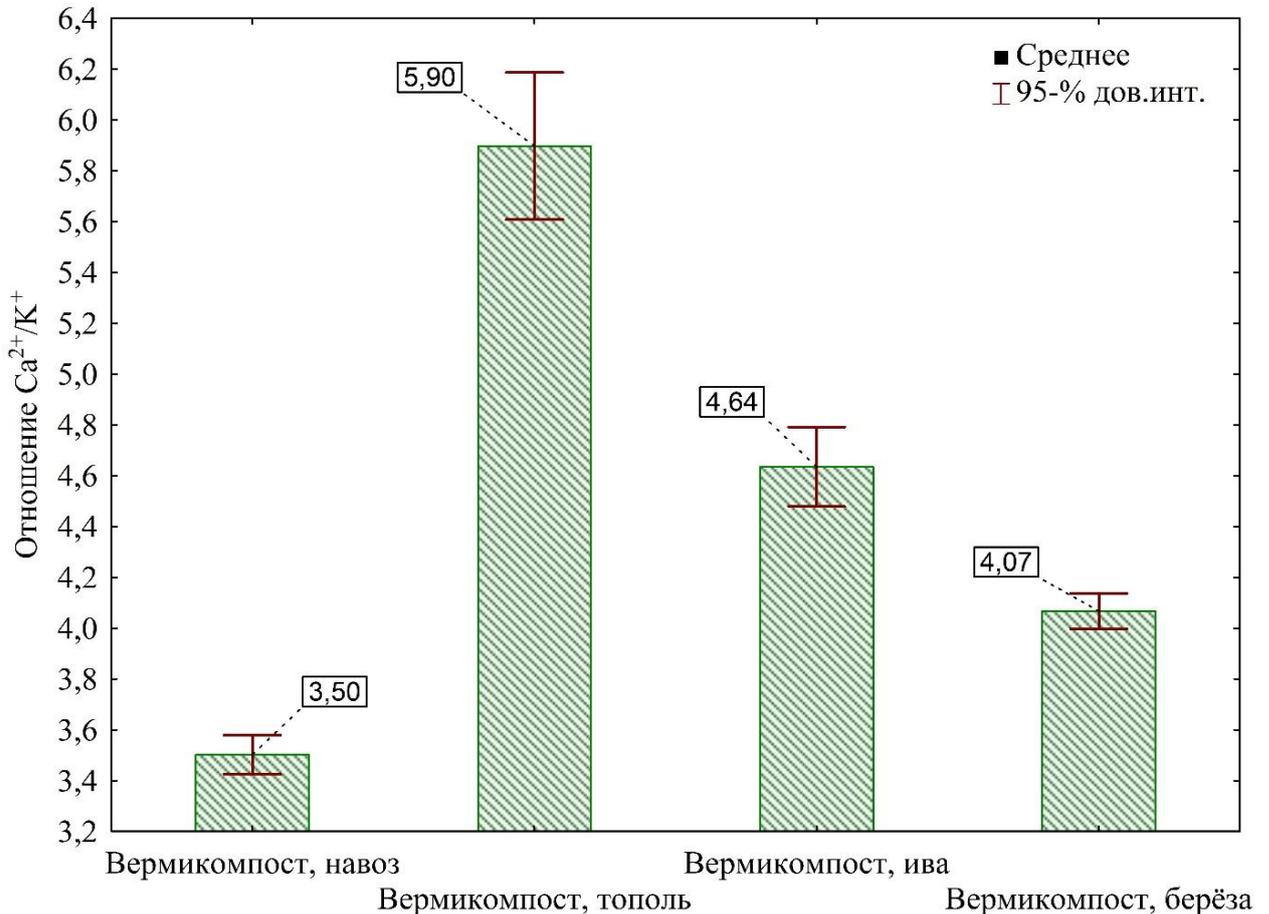


Рисунок 32 – Количественное отношение $\text{Ca}^{2+}/\text{K}^{+}$ в экстрактах из вермикомпоста на основе навоза и опада от трех видов древесных растений

Как видно из рисунка, в экстрактах из вермикомпоста на основе тополиного листового опада коэффициент $\text{Ca}^{2+}/\text{K}^{+}$ был почти в два раза выше, чем в экстрактах из вермикомпоста на основе навоза. Однако, следует отметить, что исследуемый показатель был больше единицы во всех исследуемых пробах вермикомпоста, что, очевидно, можно связать с использованием в данной серии экспериментов водопроводной воды для увлажнения субстратов и раскисления верхового торфа. Эта процедура привносила дополнительные количества кальция в субстраты. Причём это дополнительное внесение кальция носило кумулятивный

характер, т.к. водопроводная вода добавлялась несколько раз в ходе вермикомпостирования субстратов. Этот мешающий фактор был устранён в следующей серии экспериментов путём использования дистиллированной воды.

3.5 Сравнительное изучение агрохимических свойств и физиологического влияния на корнеобразование растений двух вариантов вермикомпоста: на основе конского навоза и тополиного листового опада

Процессы онтогенетического изменения статуса минерального питания у высших растений – гликофитов в настоящее время хорошо изучены (Осмоловская и др., 2007). В целом, одна из генеральных тенденций заключается в том, что листья (как древесных, так и травянистых растений) в ходе онтогенеза постепенно теряют калий (в результате оттока к более молодым органам и последующей реутилизации), но все больше и больше накапливают кальций. В стареющих и отмирающих листьях этот макроэлемент фиксируется в виде оксалатов и других слаборастворимых соединений, однако определенное количество кальция в тканях опада также присутствует и в форме иона, наряду с ионами калия и нитрат-анионами. Вермикомпостирование увеличивает выход водорастворимых форм кальция в конечные субстраты (Reich et al., 2005).

В таблице 2 представлены данные о рН, электропроводности, концентрации катионов кальция и калия, нитрат-анионов и количественном отношении «кальций/калий» в водных вытяжках из вермикомпоста, полученного из двух пищевых субстратов, – конского навоза и тополиного листового опада.

Из таблицы видно, что вермикомпост, полученный из тополиного листового опада статистически значимо уступает вермикомпосту на основе конского навоза по электропроводности экстрактов, концентрации в них ионов калия и нитратов. При этом разница в содержании нитратов достигает 15-ти кратной величины. Такая картина распределения нитрат-анионов по исследуемым образцам является вполне ожидаемой, т.к. лиственный опад относится к категории субстратов, обеднённых азотом (Petrochenko et al., 2014). В тоже время содержание ионов

кальция и рН в образцах вермикомпоста на основе тополиного опада значительно выше, чем в образцах вермикомпоста на основе навоза.

Важной характеристикой вермикомпоста как органоминерального удобрения является количественное отношение «кальций/калий». Известно, что этот маркерный химический признак у растений может быть детерминирован генетически и экологически (Лархер, 1978; Куровский, 2009). Как видно из таблицы, отношение $\text{Ca}^{2+}/\text{K}^+$ сдвинуто в сторону преобладания кальция в пробах вермикомпоста, полученных из смеси торфа и тополиного опада. Явным преобладанием калия характеризовались пробы вермикомпоста, полученные на основе навоза. Различия статистически значимы.

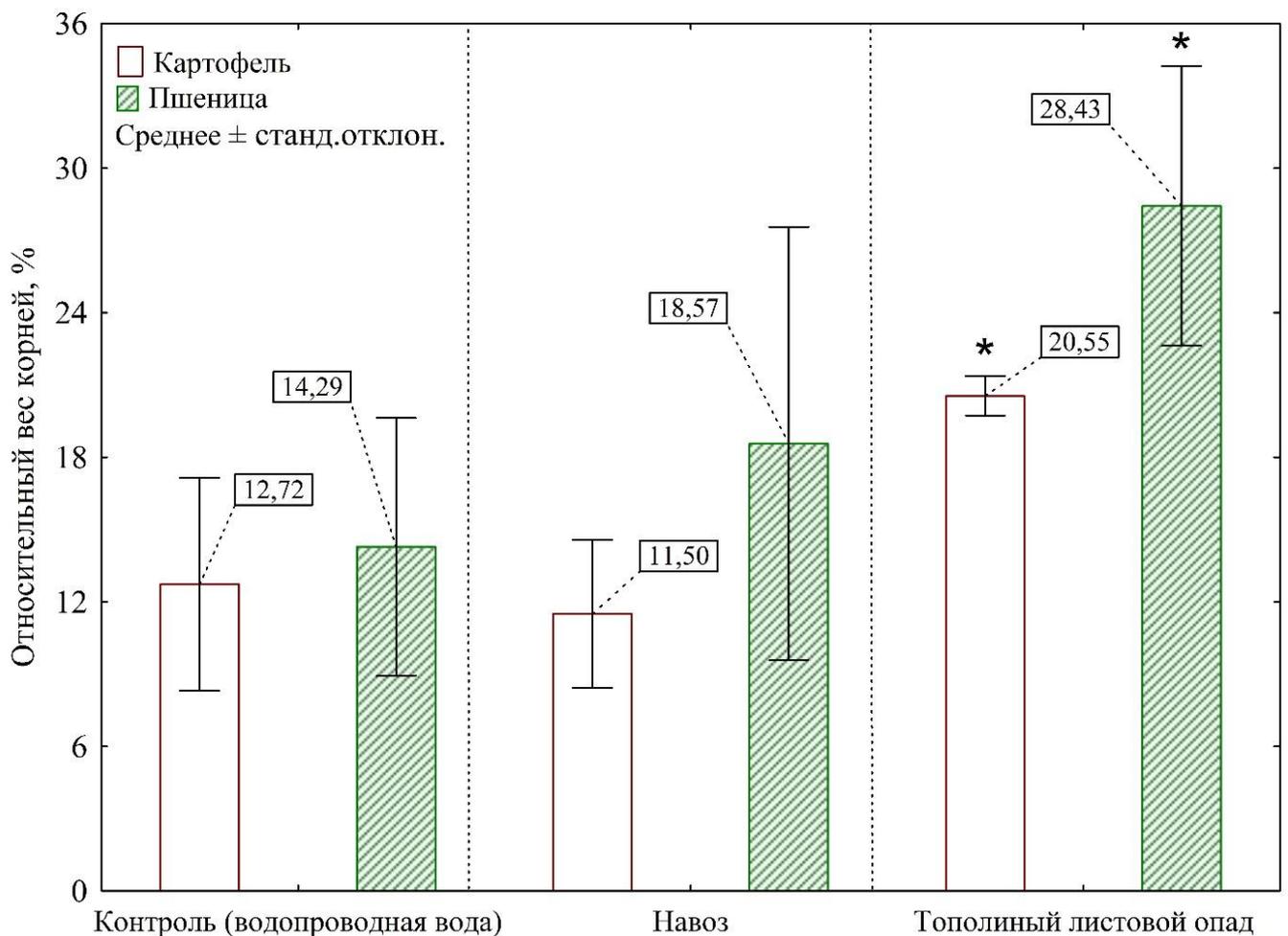
Таблица 2 – Физико-химические параметры водных вытяжек из вермикомпоста, полученного при вермикомпостировании торфонавозных смесей и смесей торфа с тополиным листовым опадом

| Параметр | Торф + навоз | Торф + опад |
|---|--------------|-------------|
| рН | 6,9±0,17 | 7,61±0,22 |
| ЕС, $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ | 61,31± 3,5 | 52,88±3,4 |
| K^+ , мг-экв/кг СВ | 5,6±0,63 | 3,6±0,19 |
| NO_3^- , мг-экв/кг СВ | 4,14±1,56 | 0,28±1,8 |
| Ca^{2+} , мг-экв/кг СВ | 4,15±0,32 | 5,6±0,46 |
| $\text{Ca}^{2+}/\text{K}^+$ | 0,74±0,07 | 1,54±0,13 |
| <i>Примечание:</i> ЕС – электропроводность; данные в таблице представлены средними арифметическими и их стандартными ошибками | | |

В целом, исследуя свойства вермикомпоста, полученного из двух разных исходных пищевых субстратов, – конского навоза и тополиного листового опада, мы обнаружили, что полученные образцы вытяжек выражено, различаются по совокупности исследуемых параметров. Таким образом, нами были получены два альтернативных варианта вермикомпоста: традиционный биогумус на основе навоза и вермикомпост на основе тополиного опада.

В дальнейшем эти два варианта были протестированы на растительных объектах в ходе гидропонных экспериментов по проращиванию семян пшеницы сорта Иргина и культивированию изолированных ростков картофеля сорта Невский. Результаты данных экспериментов представлены на рисунке 33.

Как видно из рисунка, для ростков картофеля и семян пшеницы экспозиция на вермикомпосте, полученном на основе тополиного опада, приводила к статистически значимому увеличению относительного веса корней по отношению к контрольному варианту.



* – статистически значимые отличия от контроля при $p < 0,05$

Рисунок 33 – Зависимость относительного веса корней прорастающих семян пшеницы и изолированных ростков картофеля от вида вермикомпоста, добавляемого в питательный раствор

Одним из наиболее уязвимых аспектов росткового размножения картофеля является непосредственный контакт ростков с питательным раствором. Изолированный росток не имеет полноценных морфофизиологических приспособлений для оптимального поглощения нутриентов, рецепторных и транспортных систем для изменения проницаемости мембран в случаях резких колебаний ионной силы, pH окружающего раствора, либо появления в нём токсичных веществ. И здесь на первый план выходят антистрессовые свойства кальция, как макроэлемента минерального питания. Механизмы протекторных свойств Ca^{2+} многообразны, но изучены далеко неполно. Некоторые авторы делают акцент на универсальном каскаде адаптационных реакций, запускаемом ионами кальция, выполняющими роль вторичных мессенджеров в клетках (Poovaiah, Reddy, 1993; Bressan et al., 1998). Однако полученные нами результаты, очевидно, связаны с другим, не менее известным, эффектом Ca^{2+} – стимуляцией процессов корнеобразования (Schiefelbein et al., 1992). Поэтому выраженный эффект увеличения корневой массы наблюдался не только для ростков картофеля, но и для семян пшеницы. Это хорошо согласуется с данными физико-химического анализа полученных образцов вермикомпоста, особенно, – с соотношением «кальций/калий» (таблица 2).

На основании полученных данных можно сделать заключение о значимом стимулирующем влиянии вытяжек из вермикомпоста, полученного из тополиного опада, на корнеобразование ростков картофеля сорта Невский и семян пшеницы сорта Иргина.

Таким образом, полученные в ходе исследования результаты позволили выявить высокий уровень эколого-физиологической пластичности дождевых червей *Eisenia fetida* в отношении варьирующих физико-химических параметров окружающей среды, таких как pH, электропроводность, ионная сила, парциальные концентрации отдельных ионов в почвенном растворе. Можно с уверенностью сказать, что такие физиологические особенности являются важной

частью общей адаптивной стратегии данного вида, так как позволяют занимать экологические ниши в широком диапазоне физико-химических параметров. В частности, лиственный опад от различных видов древесных растений может быть полноценным и единственным пищевым компонентом для червей *Eisenia fetida*, несмотря на то, что данный вид считается компостным, наиболее подходящим для переработки навоза и других субстратов с высоким содержанием богатой азотом органики.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вермипереработка органических отходов, направленная на получение удобрений и других полезных материалов, занимает важный сегмент современных технологий, основанных на биоресурсах (bioresource technology). С каждым годом этот сегмент увеличивается, в том числе, – за счёт разработки технологий вермикомпостирования отходов, которые ранее не входили в круг пищевых субстратов, традиционных для вермикультивирования.

В целом, проведенные исследования позволили рассмотреть актуальные проблемы оптимизации кальциевого питания растений с биотехнологической и эколого-биогеохимической точек зрения. Кальций является одним из самых проблемных элементов минерального питания растений ввиду очень слабой степени реутилизации и медленным, затрудненным возвращением из опада в корнеобитаемые горизонты. Дождевые черви значительно ускоряют этот процесс.

Как показала наша работа, вермикультура *Eisenia fetida* может эффективно использоваться для переработки древесного листового опада некоторых видов древесных растений, характерных для дендрофлоры юга Западной Сибири и используемых в озеленении городов. Вермикомпост, получаемый в результате такой переработки обладает рядом физико-химических особенностей. К таким особенностям относится, в первую очередь, высокое относительное содержание кальция.

Несмотря на то, что аккумуляция солей кальция в стареющих и отмирающих листьях – универсальный биологический процесс, генетическая детерминация минерального питания и биохимического состава листьев древесных растений приводит к существенным различиям в уровне накопления кальция в опаде разных видов деревьев, произрастающих в одинаковых почвенных условиях, в одном и том же биотопе. Наши эксперименты показали, что по содержанию кальция листового опада от трёх видов древесных растений можно расположить в ряд: «тополиный опад» > «ивовый опад» > «берёзовый опад». При этом различия статистически значимы.

Ионометрические измерения в экстрактах, полученных из экспериментальных образцов вермикомпоста, показали, что вермикомпост, произведённый из древесного листового опада обеднён по таким важным макроэлементами питания растений, как калий и нитраты и характеризуется высоким количественным соотношением «кальций/калий». Само по себе это соотношение важно в свете теории антагонизма ионов разной валентности, возникшей еще в начале XX века, автором которой считается знаменитый немецко-американский биолог Жак Лёб. В современной физиологии растений в качестве наиболее важных рассматриваются антагонистические взаимодействия между калием и кальцием. Калий, как и азот (в нитратной и аммонийной формах) играет большую роль в процессах вегетативного роста, кальций – в репродуктивных процессах, адаптации к стрессам, корнеобразовании. Стимуляция корнеобразования, собственно, и является для растений одним из важных адаптационных механизмов, включающихся в ответ на действие широкого спектра неблагоприятных факторов среды.

Проведенные на ростках картофеля и семенах пшеницы эксперименты показали статистически значимый стимулирующий эффект вытяжек из вермикомпоста, полученного из тополиного листового опада, на корнеобразование. Вполне вероятно, что одной из причин этой установленной нами закономерности может быть высокое значение количественного отношения «кальций/калий» в вермикомпосте на основе тополиного опада.

В целом, у специалистов в области агротехнологий уже давно есть понимание того факта, что применение вермикомпоста в качестве удобрения должно осуществляться на основе контроля его состава, в том числе и минерального компонента. Еще более прогрессивный подход заключается в направленном варьировании химического состава биогумуса посредством использования исходных субстратов различной природы – например, смесей, содержащих разные виды навоза, торфа и листовой опад от растений разных видов. С нашей точки зрения, в перспективе, многообразие комбинаций исходных компонентов позволит получить ряд конечных продуктов вермикомпостирования,

отличающихся между собой по таким параметрам, как содержание калия, азота, кальция и некоторых других элементов минерального питания. При этом каждый вид биогумуса будет обладать специфическими полезными свойствами для определенных растений и на определенных этапах онтогенеза.

Несмотря на то, что степень развития кальциевых желёз у *Eisenia fetida* относительно невелика (по сравнению с почвенными видами червей), высокая технологичность (плодовитость, экологическая пластичность, простота в содержании) этого компостного вида с успехом позволяет использовать его при переработке листового опада. В конечном итоге это позволит существенно оптимизировать и повысить эффективность и вариативность использования вермикомпоста в качестве удобрения в растениеводстве.

По результатам проведенного исследования можно сделать следующие выводы:

1. При культивировании дождевых червей вида *Eisenia fetida* на органических отходах с разным углеводным составом максимальная начальная скорость прироста биомассы червей (за первые 14 суток эксперимента) уменьшалась в ряду экспериментальных групп: солома ($2 \text{ \%} \cdot \text{сутки}^{-1}$) > листовой опад ($0,74 \text{ \%} \cdot \text{сутки}^{-1}$) > картофельные отходы ($0,43 \text{ \%} \cdot \text{сутки}^{-1}$). На 70-е сутки эксперимента наименьшая убыль веса ($-7,5 \text{ \%}$) была зафиксирована для червей, культивируемых на субстратах с картофельными отходами, а наибольшая – для червей, культивируемых на субстратах со смешанным листовым опадом ($-28,7 \text{ \%}$) и соломой ($-22,8 \text{ \%}$).

2. Скорость образования коконов и скорость последующего рождения молоди статистически значимо различалась для червей *Eisenia fetida*, культивируемых на углеводных отходах трёх типов и возрастала в ряду: солома <листовой опад <картофельные отходы.

3. В результате вермикомпостирования смесей с высоким и низким содержанием азота и запасных углеводов было показано, что отношение $\text{Ca}^{2+}/\text{K}^{+}$ в тканях червей *Eisenia fetida* составило, в среднем, 1,7 для субстратов на основе листового опада и 0,7–0,9 для субстратов с конским навозом, крахмалом и целлюлозой.

4. Общее содержание растворимых солей в смешанном листовом опаде в процессе его переработки червями *Eisenia fetida* уменьшалось на 30–50 %. Этот эффект вызван переводом растворимых солей из опада в песчаную фракцию субстрата. Ca^{2+} выражено преобладает в количественном отношении среди других ионов, извлекаемых червями *Eisenia fetida* из листового опада.

5. Самым высоким значением рН (7,4–7,6), и самым высоким количественным отношением $\text{Ca}^{2+}/\text{K}^{+}$, (вплоть до шестикратного преобладания кальция), характеризовался вермикомпост, полученный на основе переработанной смеси торфа и тополиного опада, самый низкий коэффициент $\text{Ca}^{2+}/\text{K}^{+}$ и самые низкие значения рН (6,7–6,9) были зафиксированы в вытяжках вермикомпоста, полученного путем переработки червями *Eisenia fetida* конского навоза. Содержание NO_3^- в вермикомпосте на основе конского навоза варьировало в диапазоне 80–100 мг-экв/кг сухого веса, в то время как в вермикомпостах, полученных путем переработки тополиного, ивового и березового опада содержание этого аниона не превышало 20 мг-экв/кг сухого веса.

6. Проращивание семян пшеницы сорта Иргина и изолированных ростков картофеля сорта Невский на вытяжках из вермикомпоста, полученного из тополиного опада, приводило к статистически значимому увеличению относительного веса образовавшихся корней по сравнению с ростками и семенами, проращиваемыми на водопроводной воде. Для вытяжек из вермикомпоста, полученного из конского навоза, такого эффекта не наблюдалось.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ И ЛИТЕРАТУРЫ

1. Атлавините О. П. Влияние дождевых червей на агроценозы / О. П. Атлавините. – Вильнюс: Мокслас, 1990. – 176 с.
2. Атлавините О. П. Экология дождевых червей и их влияние на плодородие почвы в Литовской ССР / О. П. Атлавините. – Вильнюс: Мокслас, 1975. – 202 с.
3. Бабенко А. С. Экология почвенных беспозвоночных: учебное пособие / А. С. Бабенко. – Томск: ИНТЛ, 2006. – 103 с.
4. Бахтин П. У. О роли дождевых червей в структурообразовании дерново-подзолистых почв / П. У. Бахтин, М. Н. Польский // Почвоведение. – 1950. – № 8. – С. 487–491.
5. Безбородов Г. А. Влияние дождевых червей на агрохимические и водно-физические свойства орошаемых серозёмов / Г. А. Безбородов, Р. А. Халбаева // Почвоведение. – 1989. – № 12. – С. 79–83.
6. Битюцкий Н. П. Влияние червей на трансформацию органических субстратов и почвенное питание растений / Н. П. Битюцкий [и др.] // Почвоведение. – 1998. – № 3. – С. 309–315.
7. Ванагас И. Ю. Влияние дождевых червей на химические свойства почвы / И. Ю. Ванагас // Проблемы почвенной зоологии: сб. ст. Проблемы почвенной зоологии. – Вильнюс: Мокслас, 1975. – С. 93–94.
8. Всеволодова-Перель Т. С. Дождевые черви фауны России / Т. С. Всеволодова-Перель. – М.: Наука, 1997. – 102 с.
9. Всеволодова-Перель Т. С. Распространение дождевых червей на севере Палеарктики (в пределах СССР) / Т. С. Всеволодова-Перель // Биология почв Северной Европы. – М.: Наука, 1988. – С. 84–103.
10. Гармаш С. Н. Исследования микробиологических и биохимических свойств вермикомпоста на основе жома сахарной свеклы / С. Н. Гармаш // Вопросы химии и химической технологии. – 2005. – № 5. – С. 23–25.
11. Гедройц К. К. Химическая роль земляных червей / К. К. Гедройц, Г. Д. Аншальд // Журн. опыт. агрон. – 1902. – № 5. – С. 616–617

12. Гиляров К. И. Адаптация почвенных животных к условиям среды / К. И. Гиляров. – М.: Наука, 1977. – 192 с.
13. Гиляров М. С. Жизнь в почве / М. С. Гиляров, Д. А. Криволуцкий. – М.: Молодая гвардия, 1985. – 191 с.
14. Гиляров М. С. Зоологические методы компостирования органических отходов / М. С. Гиляров // Вестник АН СССР. – 1982. – № 9. – С. 80–83.
15. Гиляров М. С. Почвенная фауна и жизнь почвы / М. С. Гиляров // Почвоведение. – 1939. – № 6. – С. 3–17.
16. Гиляров М. С. Природа как система / М. С. Гиляров // Наука и жизнь. – 1982. – № 3. – С. 42–45.
17. Гиляров М. С. Роль почвенных беспозвоночных животных в разложении растительных остатков и круговороте веществ / М. С. Гиляров, Б. Р. Стриганова // Зоология беспозвоночных. Почвенная зоология. – 1978. Т. 5. – С. 8–69.
18. Городний Н. М. Биоконверсия органических отходов в биодинамическом хозяйстве / Н. М. Городний, И. А. Мельник, М. Ф. Повхан. – Киев: Урожай, 1990. – 170 с.
19. ГОСТ 11623-89. Торф и продукты его переработки для сельского хозяйства. Методы определения обменной и активной кислотности. [Текст] – М.: Издательство стандартов, 1990. – 6 с.
20. ГОСТ 27753.0-88-ГОСТ 27753.12-88. Грунты тепличные. Методы определения основных агрохимических показателей.: Сб. ГОСТов. [Текст] – М.: Издательство стандартов, 1989. – 5 с.
21. ГОСТ 27894.0-88-ГОСТ 27894.11-88. Торф и продукты его переработки для сельского хозяйства. Метод определения содержания водорастворимых солей. Методы анализа: Сборник. [Текст] – М.: Издательство стандартов, 1989. – 5 с.
22. Гриднев П. И. Технологии и технические средства для уборки и утилизации навоза в фермерских хозяйствах / П. И. Гриднев, Н. П. Мишуров. – М.: Информагротех, 1996. – 44 с.
23. Громова В. С. Вермикультура на службе экологии. Использование

биогумуса в экологически неблагоприятных районах. / В. С. Громова, М. В. Палий // Химия в сельском хозяйстве. – 1994. – № 4. – С. 18–19.

24. Давид О. Ф. О природе спонтанной электрической активности соматической мускулатуры земляного червя *Allolobophora longa* / О. Ф. Давид // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. – 1974. – Т. 10. – С. 413–416.

25. Догель В. А. Зоология беспозвоночных / В. А. Догель. – М.: Высшая школа, 1981. – 606 с.

26. Евдокимов Е. В. Динамика популяции в задачах и решениях: учебное пособие / Е. В. Евдокимов. – Томск: Том. гос. ун-т., 2001. – 72 с.

27. Ерёмин А. В. Эффективность вермитехнологии на различных субстратах условиях Брянской области: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук / А. В. Ерёмин. – Брянск, 2000. – 113 с.

28. Жариков Г. А. Утилизация отходов предприятий микробиологической промышленности методом вермикомпостирования / Жариков Г. А. [и др.] // Биотехнология. – 1993. – № 1. – С. 21–23.

29. Зражевский А. И. Дождевые черви как фактор плодородия лесных почв / А. И. Зражевский. – Киев: изд-во АН УССР, 1957. – 271 с.

30. Зражевский А. И. О значении фауны беспозвоночных в повышении плодородия лесных почв / А. И. Зражевский // Тр. Инст. леса АН СССР. – 1954. – №23. – С. 237–265.

31. Игонин А. М. Переработка навоза и другой органики с помощью дождевых червей / А. М. Игонин // Земледелие. – 1989. – № 12. – С. 52–54.

32. Иларионов С. А. Биоконверсия органических отходов с помощью вермикультивирования / С. А. Иларионов, И. Г. Калашникова // Дождевые черви и плодородие почв: материалы I международной конференции. Владимир, 21–23 ноября 2002 г. – Владимир, 2002. – С. 34–36.

33. Карпец И. П. Вермикюльтура – источник нового эффективного удобрения / И. П. Карпец, И. А. Мельник // Достижение науки и техники АПК. – 1990. – № 10. – С. 17–19.

34. Климашевский Э. Л. Генетический аспект минерального питания растений / Э. Л. Климашевский. – М.: Агропромиздат, 1991. – 416 с.

35. Кодолова О. П. Селекция навозного червя для вермикультивирования / О. П. Кодолова [и др.] // Химия в сельском хозяйстве. – 1994. – № 4. – С. 8.
36. Койка С. А. Нитраты и нитриты в продукции растениеводства / С. А. Койка, В. Т. Скориков // Вестн. Рос. ун-та Дружбы Народов. Агрономия и животноводство. – 2008. – № 3. – С. 58–63.
37. Куровский А. В. Введение в биологическую ионометрию: учебно-методическое пособие / А. В. Куровский, К. А. Петроченко, Ю. Е. Якимов. – Томск: ЦНТИ, 2013. – 23 с.
38. Куровский А. В. Комплексонометрический метод определения кальция и магния в экологии и биологии: учебно-методическое пособие. Изд. 2-е, испр. и доп. / А. В. Куровский, К. А. Петроченко. – Томск: ЦНТИ, 2013. – 15 с.
39. Куровский А. В. Практикум по кондуктометрии для студентов экологических и биологических специальностей: учебно-методическое пособие / А. В. Куровский, Ю. Е. Якимов. – Томск: ЦНТИ, 2013. – 20 с.
40. Куровский А. В. Эколого-физиологические аспекты кальциефильности травянистых растений / А. В. Куровский // Вестн. Том. Гос. ун-та. – 2009. – № 329. – С. 237–240.
41. Курчева Г. Ф. Роль животных в почвообразовании / Г. Ф. Курчева. – М.: Знание, 1973. – 64 с.
42. Курчева Г. Ф. Роль почвенных животных в разложении и гумификации растительных остатков / Г. Ф. Курчева. – М.: Наука, 1971. – 156с.
43. Лархер В. Экология растений / В. Лархер. – М.: Мир, 1978. – 384 с.
44. Лемешко Б. Ю. Сравнительный анализ критериев проверки отклонения распределения от нормального закона / Б. Ю. Лемешко, С. Б. Лемешко // Метрология. – 2005. – № 2. – С. 3–23.
45. Малевич, И. И. Собираение и изучение дождевых червей – почвообразователей / И. Малевич; отв. ред. Е. Н. Павловский. – М.: АН СССР – 1950. – С. 38–39.
46. Морев Ю. Б. Искусственное разведение дождевых червей / Ю. Б. Морев. – Фрунзе: Илим, 1990. – 63с.
47. Осмоловская Н. Г. Особенности ионного гомеостатирования у

гликофитных растений / Н. Г. Осмоловская // Вестник СПбГУ. – 1998. – Сер.3. – Вып.2. – № 10. – С. 78–84.

48. Осмоловская Н. Г. Роль органических кислот при формировании ионного состава листьев гликофитов в онтогенезе / Н. Г. Осмоловская, Л. Н. Кучаева, В. А. Новак // Физиология растений. – 2007. – Т. 54, № 3. – С. 381–388.

49. Островерхова Г. П. Зоология беспозвоночных / Г. П. Островерхова. – Томск: Томский университет, 2005. – 660 с.

50. Патент RU 2570565 Российская Федерация, МПК C05F11/00 (2006.01). Способ получения вермикомпоста / К. А. Петроченко [и др.]; патентообладатель Том. Гос. ун-т. – №2014131287/13; заявлено 29.07.2014; опублик. 10.12.2015, Бюл. № 34. – 5 с.

51. Патент RU 2408563 Российская Федерация, МПК C05F11/08 (2006.01). Способ получения биогумуса / Н. Н. Терещенко [и др.]; патентообладатель ГНУ Сиб. НИИ с/х и торфа СО РАСХН. – №2009128803/10; заявлено 27.07.2009; опублик. 10.01.2011, Бюл. № 1. – 7 с.

52. Перель Т. С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР / Т. С. Перель. – М.: Наука, 1979. – 275 с.

53. Петрова Г. В. Оценка характера развития смешанной популяции калифорнийского гибрида и местных червей *Eisenia foetida* / Г. В. Петрова, В. А. Симоненкова, А. В. Долбня // Дождевые черви и плодородие почв: материалы II международной научно-практической конференции. Владимир, 17–19 марта 2004 г. – Владимир, 2004. – С. 59–60.

54. Петрова О. Н. Физиологические параметры дождевых червей рода *Eisenia*, культивируемых в почвогрунтах с разным содержанием кальция / О. Н. Петрова, К. А. Петроченко, Е. Ю. Никифорова, А. В. Куровский, Ю. Е. Якимов // Биология – наука XXI века: сборник тезисов 15-ой Международной Пушчинской школы-конференции молодых учёных. Пушкино, 2011. – С. 377.

55. Петроченко К. А. Вермикомпост на основе листового опада – перспективное кальциевое удобрение / К. А. Петроченко, А. В. Куровский, Ю. Е. Якимов // Вестн. Том. Гос. ун-та. Биология. – 2015. – № 2 (30). – С. 20–34.

56. Петроченко К. А. Влияние вермикомпоста на основе тополиного

листового опада на корнеобразование у семян пшеницы / К. А. Петроченко, А. В. Куровский, Ю. Е. Якимов // Сиб. вестн. сельскохозяйственной науки. – 2015. – № 3. – С. 98–101.

57. Петроченко К. А. Некоторые физико-химические аспекты переработки листового опада дождевыми червями *Eisenia fetida* в лабораторных условиях / К. А. Петроченко, А. В. Куровский, А. С. Бабенко // Биогеоценология и ландшафтная экология: итоги и перспективы: материалы IV Международной конференции, посвящённой памяти Ю. А. Львова. Томск, 28–30 ноября 2012 г. – Томск, 2012. – С. 401–404.

58. Проссер Л. Сравнительная физиология животных / Л. Проссер, Ф. Браун. – М.: Мир, 1967. – 767 с.

59. Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий. – Минск: Высш.школа, 1973. – 320 с.

60. Соколов А. А. Значение дождевых червей в почвообразовании / А. А. Соколов. – Алма-Ата: АН КазССР, 1956. – 263 с.

61. Сорокин И. Б. Применение биоресурса *Eisenia foetida* в земледелии подтаежной зоны Сибири / И. Б. Сорокин [и др.] // Вермикомпостирование и вермикультивирование как основа экологического земледелия в XXI веке: достижения, проблемы, перспективы: сб. науч. тр. / ред. кол.: С. Л. Максимова [и др.]. – Минск, 2013. – С. 95–100

62. Терещенко Н. Н. Микробиологические механизмы формирования фунгистатических свойств вермикомпоста и грунтов на его основе / Н. Н. Терещенко, А. Б. Бубина // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. – 2007. – № 11. – С. 1–7.

63. Терещенко Н. Н. Эффективность применения микроорганизмов, изолированных из копролитов дождевых червей, для увеличения урожайности зерновых культур / Н. Н. Терещенко [и др.] // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. – 2013. – № 5. – С. 10–17.

64. Титов И. Н. Дождевые черви. Руководство по вермиккультуре в двух частях. Часть 1: Компостные черви / И. Н. Титов. – М.: ООО МКФ Точка Опоры, 2012. – 284 с.

65. Титов И. Н. Вермикультура: инновационная технология вермифильтрации очистки сточных вод / И. Н. Титов // Вермикомпостирование и вермикультивирование как основа экологического земледелия в XXI веке: достижения, проблемы, перспективы: сб. науч. тр. / ред. кол.: С.Л. Максимова [и др.]. – Минск, 2013. – С. 19–25
66. Чекановская О. В. Дождевые черви и почвообразование / О. В. Чекановская. – М.: АН СССР, 1960. – 207 с.
67. Чистякова Ю. А. Возможности применения метода кондуктометрии для оценки статуса минерального питания растений / Ю. А. Чистякова, К. А. Петроченко, А. В. Куровский, Ю. Е. Якимов // Биология – наука XXI века: сборник тезисов 16-ой Международной Пушинской школы-конференции молодых учёных. Пушино, 2012. – С. 481–482.
68. Якимов Ю. Е. Эффективность размножения семенного картофеля частями клубня / Ю. Е. Якимов, М. А. Елисеева, А. В. Куровский // Современные проблемы и достижения аграрной науки в животноводстве, растениеводстве и экономике: сб. тр. региональной научно-практич. конф. – Томск, 18 февраля 2010 г. – Томск, 2010. – Вып. 12. – С. 92–96.
69. Albanell E. Chemical changes during vermicomposting (*Eisenia fetida*) of sheep manure mixed with cotton industrial wastes / E. Albanell, J. Plaixats, T. Cabrera // Biol. Fertil. Soils. – 1988. – Vol. 6. – № 3. – P. 266–269.
70. Álvarez-Otero R. Could the histology of the earthworm body wall become a useful identification character in earthworm identification? / R. Álvarez-Otero, S. Barja-Fernández, M. J. I. Briones // Book of Abstracts of the 6th International Oligochaete Taxonomy Meeting (6th IOTM). Palmeira de Faro, Portugal, 22-25 April. – Palmeira de Faro, 2013. – P. 7.
71. Anil V. S. Calcium-mediated signal transduction in plants: A perspective on the role of Ca^{2+} and CDPKs during early plant development / V. S. Anil, K. S. Rao // Journal of Plant Physiology. – 2001. – Vol. 158, № 10. P. 1237–1256.
72. Arancon N. Management of plant parasitic nematodes by use of vermicomposts / N. Arancon [et al.] // Proceedings of Brighton Crop Protection Conference – Pests and Diseases. – 2002. – Vol. 2. P. 705–710.

73. Arancon N. Q. Effects of humic acids from vermicomposts on plant growth / N. Q. Arancon [et al.] // *European Journal of Soil Biology*. – 2006. – Vol. 42. P. 65–69.
74. Arancon N. Q. Effects of vermicomposts produced from cattle manure, food waste and paper waste on the growth and yield of peppers in the field / N. Q. Arancon [et al.] // *Pedobiologia*. – 2005. – Vol. 49. – P. 297–306.
75. Arancon N. Q. Effects of vermicomposts produced from food waste on the growth and yields of greenhouse peppers / N. Q. Arancon // *Bioresource Technology*. – 2004. – Vol. 93, is. 2. – P. 139–144.
76. Arancon N. Q. Influences of vermicompost, produced by earthworms and microorganisms from cattle manure, food waste and paper waste, on the germination, growth and flowering of petunias in the greenhouse / Arancon N. Q. [et al.] // *Applied Soil Ecology*. – 2008. – Vol. 39, is. 1. – P. 91–99.
77. Armour-Chelu M. Some effects of bioturbation by earthworms (*Oligochaeta*) on archaeological sites / M. Armour-Chelu, P. Andrews // *Journal of Archaeological Science*. – 1994. – Vol. 21, is. 4. – P. 433–443.
78. Arnold R. E. Development of a methodology to investigate the importance of chemical speciation on the bioavailability of contaminants to *Eisenia Andrei*: The 7th international symposium on earthworm ecology. – Cardiff, Wales, 2002 / R. E. Arnold [et al.] // *Pedobiologia*. – 2003. – Vol. 47. – P. 633–639.
79. Arouiee H. Influence of vermicompost on the growth of tomato transplants / H. Arouiee [et al.] // *Acta Horticulturae*. – 2009. – Vol. 809. – P. 147–154.
80. Atiyeh R. M. Changes in biochemical properties of cow manure during processing by earthworms (*Eisenia Andrei*, Bouché) and the effects on seedling growth / R. M. Atiyeh [et al.] // *Pedobiologia*. – 2000a. – Vol. 44, is. 6. P. 709–724.
81. Atiyeh R. M. Earthworm-processed organic wastes as components of horticultural potting media for growing marigold and vegetable seedlings / R. M. Atiyeh [et al.] // *Compost Science & Utilization*. – 2000b. – Vol. 8, № 3. P. 215–223.
82. Atiyeh R. M. Effects of vermicomposts and composts on plant growth in horticultural container media and soil / R. M. Atiyeh [et al.] // *Pedobiologia*. – 2000c. – Vol. 44, is. 5. – P. 579–590.

83. Atiyeh R. M. Pig manure vermicompost as a component of a horticultural bedding plant medium: effects on physicochemical properties and plant growth / R. M. Atiyeh [et al.] // *Bioresource Technology*. – 2001. – Vol. 78, is. 1. – P. 11–20.
84. Awang Y. Chemical and physical characteristics of cocopeat-based media mixtures and their effects on the growth and development of *Celosia cristata* / Y. Awang // *American Journal of Agricultural and Biological Sciences*. – 2009. – Vol. 4, is. 1. – P. 63–71.
85. Berg B. *Plant Litter: Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration* / B. Berg, C. McClaugherty. – Berlin: Springer, 2003. – 286 S.
86. Blair J. M. Nutrient release from decomposing foliar litter of three tree species with special reference to calcium, magnesium and potassium dynamics / J. M. Blair // *Plant and Soil*. – 1988. – Vol. 110. – P. 49–55.
87. Blakemore R. J. *Cosmopolitan Earthworms: An Eco-taxonomic Guide to the Peregrine Species of the World* / R. J. Blakemore. – Australia: Verm Ecology, 2012. – 419 S.
88. Blakemore R. J. Saga of Herr Hilgendorf's worms... (Oligochaeta: Megascolecidae) / R. J. Blakemore // *Advances in Earthworm Taxonomy IV (Annelida: Oligochaeta): Proceedings of the 4th International Oligochaete Taxonomy Meeting (4th IOTM)*. – Diyarbakır, Turkey, 20–24 April, 2009. Heidelberg: Kasperek Verlag, 2010. – P. 7–22.
89. Bloomfield J. Decay rate of substrate quality of fine roots and foliage of two tropical tree species in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico / J. Bloomfield, K. A. Vogt, D. J. Vogt // *Plant and Soil*. – 1993. – Vol. 150. – P. 233–245.
90. Bressan R. A. Plants use calcium to resolve salt stress / R. A. Bressan, P. M. Hasegawa, J. M. Pardo // *Trends in Plant Science*. – 1998. – Vol. 3. – P. 411–412.
91. Brinza L. Can earthworm-secreted calcium carbonate immobilise Zn in contaminated soils? / L. Brinza [et al.] // *Soil Biology & Biochemistry*. – 2014. – Vol. 74. – P. 1–10
92. Brinza L. Incorporation of strontium in earthworm-secreted calcium carbonate granules produced in strontium-amended and strontium-bearing soil / L. Brinza [et al.] // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. – 2013. – Vol. 113. – P. 21–37.

93. Briones M. J. I. Stable isotopes reveal that the calciferous gland of earthworms is a CO₂-fixing organ / M. J. I. Briones, N. J. Ostle, T. G. Pearce // *Soil Biol. Biochem.* – 2008. – Vol. 40, is. 2. – P. 554–557.
94. Brown G. G. With Darwin, earthworms turn intelligent and become human friends: The 7th international symposium on earthworm ecology. – Cardiff, Wales, 2002 / G. G. Brown [et al.] // *Pedobiologia.* – 2003. – Vol. 47. – P. 924–933.
95. Canti M. G. Earthworm Activity and Archaeological Stratigraphy: A Review of Products and Processes / M. G. Canti // *Journal of Archaeological Science.* – 2003. – Vol. 30. – P. 135–148.
96. Canti M. G. Experiments on the origin of ¹³C in the calcium carbonate granules produced by the earthworm *Lumbricus terrestris* / M. G. Canti // *Soil Biology & Biochemistry.* – 2009. – Vol. 41, – № 12. – P. 2588–2592.
97. Canti M. G. Morphology and dynamics of calcium carbonate granules produced by different earthworm species: The 7th international symposium on earthworm ecology. – Cardiff, Wales, 2002 / M. G. Canti, T. G. Pearce // *Pedobiologia.* – 2003. – Vol. 47, is. 5-6. – P. 511–521.
98. Canti M. G. Origin of calcium carbonate granules found in buried soils and Quaternary deposits / M. G. Canti // *Boreas.* – 1998. – Vol. 27, is. 4. – P. 275–288.
99. Canti M.G. Deposition and taphonomy of earthworm granules in relation to their interpretative potential in Quaternary stratigraphy / M.G. Canti // *J. Quatern. Sci.* – 2007. – Vol. 22. – P. 111–118.
100. Carnol M. Nutrient return to the forest floor through litter and throughfall under 7 forest species after conversion from Norway spruce / M. Carnol, M. Bazgir // *Forest Ecology and Management.* – 2013. – Vol. 309. – P. 66–75.
101. Chan P. L. S. The vermicomposting of pre-treated pig manure / P. L. S. Chan, D. A. Griffiths // *Biological Wastes.* – 1988. – Vol. 24, is. 1. – P.57–69.
102. Chaoui H. Suppression of the plant diseases, *Pythium* (damping-off), *Rhizoctonia* (root rot) and *Verticillium* (wilt) by vermicompost / H. Chaoui [et al.] // *Pests and Diseases: Proceedings of Brighton Crop Protection Conference.* – UK, 2002. – Vol. 2. – P. 711–716.
103. Chaudhuri P. S. Rubber leaf litters (*Hevea brasiliensis*, var RRIM 600) as

vermiculture substrate for epigeic earthworms, *Perionyx excavatus*, *Eudrilus eugeniae* and *Eisenia fetida*: The 7th international symposium on earthworm ecology. – Cardiff, Wales, 2002 / P. S. Chaudhuri // *Pedobiologia*. – 2003. – Vol. 47, is. 5–6. – P. 796–800.

104. Cizungu L. Litterfall and leaf litter decomposition in a central African tropical mountain forest and Eucalyptus plantation / L. Cizungu [et al.] // *Forest Ecology and Management*. – 2014. – Vol. 326. – P. 109–116.

105. Clause J. The interactions between soil type and earthworm species determine the properties of earthworm casts / J. Clause [et al.] // *Applied Soil Ecology*. – 2014. – Vol. 83. – P. 149–158.

106. Cuchietti A. Leaf litter mixtures and neighbor effects: Low-nitrogen and high-lignin species increase decomposition rate of high-nitrogen and low-lignin neighbours / A. Cuchietti [et al.] // *Applied Soil Ecology*. – 2014. – Vol. 82. – P. 44–51.

107. Darwin C. The Formation of Vegetable Mould through the Action of Worms, with Observations on their Habits / C. Darwin. – London: John Murray, Albemarle Street, 1881. – 326 S.

108. Doan T. T. Interactions between compost, vermicompost and earthworms influence plant growth and yield: A one-year greenhouse experiment / T. T. Doan [et al.] // *Sci. Horticulturae*. – 2013. – Vol. 160. – P. 148–154.

109. Dunn N. Manure, a protein-making by-product / N. Dunn // *Misset World Poultry*. – 1991. – Vol. 7, № 4. – P. 64–65.

110. Edwards C. A. A historical overview of vermicomposting / C. A. Edwards // *BioCycle*. – 1995. – Vol. 36, is. 6. – P. 56–58.

111. Edwards C. A. Biology and Ecology of Earthworms / C. A. Edwards, P. J. Bohlen. – London: Publ. Chapman & Hall, 1996. – 426 S.

112. Edwards C. A. The potential of earthworm compost as plant growth media / C. A. Edwards, I. Burrows // *Earthworms in Waste and Environmental Management*, in C. A. Edwards, E. F. Neuhauser (Eds.). – SPB, 1988. – P. 21–32.

113. Edwards C. A. The use of earthworms for composting farm wastes / C. A. Edwards // *Composting Agricultural and Other Wastes*, in J.K.R. Gasser (Eds.). – London; New York. – 1985. – P. 229–241.

114. Edwards C. A. The use of earthworms in the breakdown of organic wastes

for produce vermicomposts and animal food protein / C. A. Edwards, N. Arancon // *Earthworms Ecology* (2nd Edition) C.R.C. Press, Boca Raton, Fl., London, New York, Washington. – 2004. – P. 345–438.

115. Elphick B. L. Studies in use of agricultural limestone. Ii. Solubility of limestone in acid soil as influenced by particle size / B. L. Elphick // *New Zealand J. Sci. Technol.* – 1955. – Vol. 37A. – P. 156–173.

116. Fraser A. Incorporation of lead into calcium carbonate granules secreted by earthworms living in lead contaminated soils / A. Fraser [et al.] // *Geochimica et Cosmochimica Acta.* – 2011. – Vol. 75, is. 9. – P. 2544–2556.

117. Gago-Duport L. Amorphous calcium carbonate biomineralization in the earthworm's calciferous gland: pathways to the formation of crystalline phases / L. Gago-Duport [et al.] // *J Struct Biol.* – 2008. – Vol. 162. – P. 422–435.

118. Gajalakshmi S. Composting–vermicomposting of leaf litter ensuing from the trees of mango (*Mangifera indica*) / S. Gajalakshmi, E. V. Ramasamy, S. A. Abbasi // *Bioresource Technology.* – 2005. – Vol. 96, is. 9. – P. 1057–1061.

119. Garg V. K. Vermistabilization of textile mill sludge spiked with poultry droppings by an epigeic earthworm *Eisenia foetida* / V. K. Garg, P. Kaushik // *Bioresource Technology.* – 2005. – Vol. 96. – Is. 9. – P. 1063–1071.

120. Goldstein N. Biosolids composting makes healthy progress / N. Goldstein, R. Steuteville // *Biocycle.* – 1993. – Vol. 34. – P. 48–57.

121. Goldstein N. Sludge composting on the rise / N. Goldstein // *BioCycle.* – 1987. – Vol. 28. – № 10. – P. 24–32.

122. Granhall U. Leaf litter decomposition in energy forestry. First year nutrient release and weight loss in relation to the chemical composition of different litter types / U. Granhall, T. Slapokas; K. Pertu (Ed.) // *Ecology and Management of Forest Biomass Production Systems.* – 1984. – Vol. 15. – P. 131–153.

123. Grappelli A. Earthworm casting effect on *Agaricus bisporus* fructification / A. Grappelli, E. Galli, V. Tomati // *Agrochimica.* – 1987. – Vol. 31. – P. 457–462.

124. Grappelli A. Earthworm casting in plant propagation / A. Grappelli, U. Tomati, E. Galli // *Hort Science.* – 1985. – Vol. 20. – №5. – P. 874–877.

125. Gutiérrez-Miceli F. A. Vermicompost as a soil supplement to improve

growth, yield and fruit quality of tomato (*Lycopersicon esculentum*) / F. A. Gutiérrez-Miceli [et al.] // *Bioresource Technology*. – 2007. – Vol. 98. – Is. 15. – P. 2781–2786.

126. Hanc A. Nutrient recovery from apple pomace waste by vermicomposting technology / A. Hanc, Z. Chadimova // *Bioresource Technology*. – 2014. – Vol. 168. – P. 240–244.

127. Hand P. Vermicomposting of cow slurry / P. Hand [et al.] // *Pedobiologia*. – 1988. – Vol. 31. – P. 199–209.

128. Hartenstein R. Composition of the earthworm *Eisenia foetida* (Savigny) and assimilation of 15 elements from sludge during growth / R. Hartenstein [et al.] // *Comp. Biochem. Physiol. Part C: Comparative Pharmacology*. – 1980. – Vol. 66. – Is. 2. – P.187–192.

129. Hartenstein R. Earthworm biotechnology and global biogeochemistry / R. Hartenstein // *Advances in ecological research*. – 1986. – Vol. 15. P. 379–409.

130. Hartenstein R. Use of earthworm biotechnology for the management of effluents from intensively housed livestock / R. Hartenstein, M. S. Bisesi // *Outlook on Agriculture*. – 1989. – Vol. 18. – № 2. – P. 72–76.

131. Hendrix P. F. Earthworm ecology and biogeography in North America / P. F. Hendrix. – Florida: Lewis Publishers, 1995. – 256 S.

132. Hill G. B. The effectiveness and safety of vermi-versus conventional composting of human feces with ascaris suum ova as model helminthic parasites / G. B. Hill, C. Lalander, S. A. Baldwin // *Journal of Sustainable Development*. – 2013. – Vol. 6. – №. 4. – P. 1–10.

133. Hirth J. R. Long-term effects of lime on earthworm abundance and biomass in an acidic soil on the south-western slopes of New South Wales, Australia / J. R. Hirth [et al.] // *Applied Soil Ecology*. – 2009. – Vol. 43. – Is. 1. – P. 106–114.

134. Hsiao T. C. Role of potassium in plant-water relations / T. C. Hsiao, A. Läubli // *Advances in Plant Nutrition*, in B. Tinker, A. Läubli (Eds). – N. Y.: Praeger Scientific. – 1985. – Vol. 2. – P. 281–312.

135. James S. W. Earthworms (Clitellata, Acanthodrilidae) of the mountains of Eastern Jamaica / S. W. James // *Organisms Diversity & Evolution*. – 2004. – Vol. 4. Is. 4. – 277–294.

136. James S. W. Revision of the earthworm genus *Archipheretima* Michaelsen (Clitellata: Megascolecidae), with descriptions of new species from Luzon and Catanduanes Islands, Philippines / S. W. James // *Organisms Diversity & Evolution*. – 2009. – Vol. 9. Is. 3. – P. 244–260.
137. James S. W. The earthworm genus *Pleionogaster* (Clitellata: Megascolecidae) in southern Luzon, Philippines / S. W. James // *Organisms Diversity & Evolution*. – 2006. – Vol. 6. Is. 3. – P. 167–170.
138. Johansson M.-B. Decomposition rates of Scots pine needle litter related to site properties, litter quality and climate / M.-B. Johansson // *Canadian Journal of Forest Research*. – 1994. – Vol. 24. – № 9. – P. 1771–1781.
139. Joschko M. Assessment of earthworm burrowing efficiency in compacted soil with a combination of morphological and soil physical measurements / M. Joschko, H. Diestel, O. Larink // *Biology and Fertility of Soils*. – 1989. – Vol. 8. – Is. 3. – P. 191–196.
140. Judd K. W. Earthworm populations of a restored landfill site / K. W. Judd, C. F. Mason // *Pedobiologia*. – 1995. – Vol. 39. – P. 107–115.
141. Kurovsky A. V. Amaranth Nutritional Properties Assessment Based on Potassium and Nitrate Concentration in Tissues / A. V. Kurovsky, A. A. Burenina, S. I. Mikhaylova, K. A. Petrochenko, T. P. Astafurova // *Biosciences biotechnology research Asia*. – 2015. – Vol. 12(3). – P. 2161–2166.
142. Kurovsky A. V. The peculiar physicochemical and agrochemical properties of vermiculture-processed poplar leaf litter / A. V. Kurovsky, K. A. Petrochenko, A. S. Babenko, Y. E. Yakimov // *Key Engineering Materials*. – 2016. – Vol. 683. – P. 519–524.
143. Lambkin D. C. Dissolution rates of earthworm-secreted calcium carbonate / D. C. Lambkin [et al.] // *Applied Geochemistry*. – 2011c. – Vol. 26. – P. 67–69.
144. Lambkin D. C. Production and dissolution rates of earthworm-secreted calcium carbonate / D. C. Lambkin [et al.] // *Pedobiologia*. – 2011a. – Vol. 54. – P. 119–129.
145. Lambkin D. C. Soil pH governs production rate of calcium carbonate secreted by the earthworm *Lumbricus terrestris* / D.C. Lambkin [et al.] // *Applied Geochemistry*. – 2011b. – Vol. 26. – P. 64–66.

146. Laverack M. S. The physiology of earthworms / M. S. Laverack. – Oxford: Pergamon press. 1963. – 206 S.
147. Lee K. E. Earthworms: Their ecology and relationships with soils and land use / K. E. Lee. – Academic Press, – 1985. – 411 S.
148. Leiber J. Konkretionen organischen Ursprungs im Löß. Jahresheft Geologisches Landesamt / J. Leiber, H. Maus // Baden-Württemberg. – 1969. – Vol. 11. – P. 299–308.
149. Lemma B. Decomposition and substrate quality of leaf litters and fine roots from three exotic plantations and a native forest in the southwestern highlands of Ethiopia / B. Lemma [et al.] // Soil Biology & Biochemistry. – 2007. – Vol. 39. – Is. 9. – P. 2317–2328.
150. Li T. Dynamics of decomposition and nutrient release of leaf litter in *Kandelia obovata* mangrove forests with different ages in Jiulongjiang Estuary, China / T. Li, Y. Ye // Ecological Engineering. – 2014. – Vol. 73. – P. 454–460.
151. Lisanework N. Litterfall and nutrient release by decomposition in three plantations compared with a natural forest in the Ethiopian highland / N. Lisanework, A. Michelsen // Forest Ecology and Management. – 1994. – Vol. 65. – Is. 2–3. – P. 149–164.
152. Loehr R. C. Factors affecting the vermistabilization process: Temperature, moisture content and polyculture / R. C. Loehr, E. F. Neuhauser, M. R. Malecki // Water Research. – 1985. – Vol.19. – Is. 10. – P.1311–1317.
153. Lofs-Holmin A. Processing of municipal sludges through earthworms (*Dendrobaena veneta*) / A. Lofs-Holmin // Swedish Journal of Agricultural Research. – 1986. – Vol. 16. – №2. – P. 67–71.
154. Ma Y. Controls on wood and leaf litter incorporation into soil fractions in forests at different successional stages / Y. Ma [et. al.] // Soil Biology & Biochemistry. – 2014. – Vol. 69. – P. 212–222.
155. Mácsik L. L. Induction of apoptosis-like cell death by coelomocyte extracts from *Eisenia andrei* earthworms / L. L. Mácsik [et al.] // Molecular Immunology. – 2015. – Vol. 67. – P. 213–222.
156. Manh V. H. Vermicompost as an important component in substrate: effects

on seedling quality and growth of muskmelon (*Cucumis Melo L.*) / V. H. Manh, C. H. Wang // *APCBEE Procedia*. – 2014. – Vol. 8. – P. 32–40.

157. Marschner H. *Mineral Nutrition of Higher Plants* / A. Marschner. – London: Academic Press, 1995. – 889 S.

158. Melillo J. M. Global climate change and terrestrial net primary production / J. M. Melillo [et al.] // *Nature*. – 1993. – Vol. 363. – P. 234–240.

159. Mendoza-Hernández D. Compost and vermicompost of horticultural waste as substrates for cutting rooting and growth of rosemary / D. Mendoza-Hernández, F. Fornes, R. M. Belda // *Scientia Horticulturae*. – 2014. – Vol. 178. – P. 192–202.

160. Molnár L. Cold-stress induced formation of calcium and phosphorous rich chloragocyte granules (chloragosomes) in the earthworm *Eisenia fetida* / L. Molnár [et al.] // *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A: Molecular & Integrative Physiology*. – 2012. – Vol. 163. – Is. 2. – P. 199–209.

161. Morgan A. J. A morphological and electron-microprobe study of the inorganic composition of the mineralized secretory products of the calciferous gland and chloragogenous tissue of the earthworm, *Lumbricus terrestris L.* / A. J. Morgan // *Cell Tissue Res*. – 1981. – Vol. 220. – Is. 4. – P. 829–844.

162. Morgan J. E. Contrasting accumulative patterns of two cationic analogues, Ca and Sr, in ecophysiologicaly contrasting earthworm species (*Aporrectodea longa* and *Allolobophora chlorotica*) from the field / J. E. Morgan, S. P. G. Richards, A. J. Morgan // *Applied Soil Ecology*. – 2002. – Vol. 21. – Is 1. – P. 11–22.

163. Murry Jr A. C. Effect of the earthworm (*Eisenia foetida*) on *Salmonella enteritidis* in horse manure / A. C. Murry Jr, L. S. Hinckley // *Bioresource Technology*. – 1992. – Vol. 41. – Is. 2. P. 97–100.

164. Nahmani J. A review of studies performed to assess metal uptake by earthworms / J. Nahmani, M. E. Hodson, S. Black // *Environmental Pollution*. – 2007. – Vol. 145. – Is. 2. – P. 402–424.

165. Neaman A. Effects of lime and compost on earthworm (*Eisenia fetida*) reproduction in copper and arsenic contaminated soils from the Puchuncaví Valley, Chile / A. Neaman, S. Huerta, S. Sauvé // *Ecotoxicol Environ Saf*. – 2012. – Vol. 80. – P. 386–392.

166. Nedunchezhiyan M. Effect of tuber crop wastes/byproducts on nutritional and microbial composition of vermicomposts and duration of the vermicomposting process / M. Nedunchezhiyan [et al.] // *J. of Botany*. – 2011. – Vol. 2011. – P. 1–6.
167. O’Connell A. M. Nutrient dynamics in decomposing litter in Karri (*Eucalyptus Diversicolor* F. Muell.) forests of south-western Australia / A. M. O’Connell // *Journal of Ecology*. – 1988. – Vol. 76. – № 4. – P. 1186–1203.
168. Ohta T. Calcium concentration in leaf litter alters the community composition of soil invertebrates in warm-temperate forests / T. Ohta [et. al.] // *Pedobiologia*. – 2014. – Vol. 57. – Is. 4–6. – P. 257–262.
169. Opper B. Calcium is required for coelomocyte activation in earthworms / B. Opper, P. Németh, P. Engelmann // *Molecular Immunology*. – 2010. – Vol. 47. – P. 2047–2056.
170. Palm J. Modelling distribution patterns of anecic, epigeic and endogeic earthworms at catchment-scale in agro-ecosystems / J. Palm, N. L. M. B. van Schaik, B. Schröder // *Pedobiologia*. – 2013. – Vol. 56. – Is. 1. – P. 23–31.
171. Pavlíček T. Opening Pandora’s box II: Segmentation and evolution of hermaphroditic annelids / T. Pavlíček [et al.] // *Advances in Earthworm Taxonomy VI (Annelida: Oligochaeta): Proceedings of the 6th International Oligochaete Taxonomy Meeting (6th IOTM)*. – Palmeira de Faro, Portugal, 22-25 April, 2013. Germany, Heidelberg: Kasperek Verlag, 2014. – P. 38–49.
172. Pavlíček T. Opening Pandora’s box: Clitellum in phylogeny and taxonomy of earthworms / T. Pavlíček, Y. Hadid, C. Csuzdi // *Advances in Earthworm Taxonomy IV (Annelida: Oligochaeta): Proceedings of the 4th International Oligochaete Taxonomy Meeting (4th IOTM)*. – Diyarbakır, Turkey, 20–24 April, 2009. Heidelberg: Kasperek Verlag, 2010. – P. 31–46.
173. Pavlíček T. Why are difficulties so numerous in earthworm taxonomy and in the reconstruction of their phylogeny? / T. Pavlíček, Y. Hadid // *Sixth International Oligochaete Taxonomy Meeting (6th IOTM): Book of abstracts*. – Palmeira de Faro, Portugal, 22–25 April, 2013. P. 45.
174. Peigné J. Earthworm populations under different tillage systems in organic farming / J. Peigné [et al.] // *Soil and Tillage Research*. – 2009. – Vol. 104. – Is. 2. – P.

207–214.

175. Petrochenko K. A. Influence of slaked lime addition on biotechnological specification of vermicultivation / K. A. Petrochenko, A. V. Kurovsky, A. S. Babenko, Y. E. Yakimov // *Advanced materials research*. – 2015. – Vol. 1085. – P. 390–393.

176. Petrochenko K. A. Ionic homeostasis and some other features of *Eisenia fetida* (Oligochaeta) cultivated on substrates of various characters and of different chemical composition / K. A. Petrochenko, A. V. Kurovskiy, A. S. Babenko // *Advances in earthworm taxonomy VI (Annelida: Oligochaeta): Book of abstracts of the 6th international Oligochaete taxonomy meeting (6th IOTM)*. – Palmeira de Faro, Portugal, 2013. – P. 47.

177. Petrochenko K. Ionic homeostasis and some other features of *Eisenia fetida* (Oligochaeta) cultivated on substrates of various characters and of different chemical composition / K. Petrochenko, A. Kurovskiy, K. Petrochenko, A. Babenko // *Advances in earthworm taxonomy VI (Annelida: Oligochaeta): Proceedings of the 6th International Oligochaete taxonomy meeting (6th IOTM)*. – Palmeira de Faro, Portugal, 22–25 April, 2013. Germany, Heidelberg: Kasperek Verlag, 2014. – P. 171–176.

178. Petrussi F. Characterization of organic matter from animal manures after digestion by earthworms / F. Petrussi [et al.] // *Plant and soil*. – 1988. – Vol. 105. – P. 41–46.

179. Pearce T. G. Acid intolerant and ubiquitous *Lumbricidae* in selected habitats in North Wales / T. G. Pearce [et. al.] // *J. of Anim. Ecol.* – 1972b. – Vol. 41. – № 2. – P. 397–410.

180. Pearce T. G. The calcium relations of selected *Lumbricidae* / T. G. Pearce // *J. of Anim. Ecol.* – 1972a. – Vol. 41. – № 1. – P. 167–188.

181. Ponge J. F. Interactions between earthworms, litter and trees in an old-growth beech forest / J. F. Ponge [et al.] // *Biol. Fertil. Soils*. – 1999. – Vol. 29. – P. 360–370.

182. Poovaiah B. W. Calcium and signal transduction in plants / B. W. Poovaiah, A. S. Reddy // *Crit. Rev. Plant Sci.* – 1993. – Vol. 12. – Is. 3. – P. 185–211.

183. Pop, A. A. Use of 18S, 16S rDNA and cytochrome c oxidase sequences in earthworm taxonomy (Oligochaeta, Lumbricidae): The 7th international symposium on

earthworm ecology. – Cardiff, Wales, 2002 / A. A. Pop, M. Wink, V. V. Pop // *Pedobiologia*. – 2003. – Vol. 47. – Is. 5–6. – P. 428–433.

184. Preece R. C. Stratigraphical investigations / R. C. Preece, D. R. Bridgland, M. J. Sharp // *Late Quaternary Environmental Change in North-West Europe: Excavations at Holywell Coombe*, in R. C. Preece, D. R. Bridgland (Eds), South-east England. – London: Chapman and Hall, 1998. – P. 33–68.

185. Rajapaksha N. S. S. Earthworm selection of Short Rotation Forestry leaf litter assessed through preference testing and direct observation / N.S.S. Rajapaksha [et al.] // *Soil Biology & Biochemistry*. – 2013. – Vol. 67. – P. 12–19.

186. Raviv M. The use of peat and composts as growth media for container-grown plants / M. Raviv, Y. Chen, Y. Inbar // *The Role of Organic Matter in Modern Agriculture*, in Y. Chen, Y. Avnimelech (Eds.) – Martinus Nijhoff Publ., 1986. – P. 257–287.

187. Reich P. B. Linking litter calcium, earthworms and soil properties: a common garden test with 14 tree species / P. B. Reich [et. al.] // *Ecology Letters*. – 2005. – Vol. 8. – Is. 8. – P. 811–818.

188. Reinecke A. J. The influence of feeding patterns on growth and reproduction of the vermicomposting earthworm *Eisenia fetida* (Oligochaeta) / A. J. Reinecke, S. A. Viljoen // *Biol. Fertil. Soils*. – 1990. – Vol. 10. – Is. 3. – P. 184–187.

189. Ribeiro C. Decomposition and nutrient release from leaf litter of *Eucalyptus globulus* grown under different water and nutrient regimes / C. Ribeiro, M. Madeira, M. C Araújo // *Forest Ecology and Management*. – 2002. – Vol. 171. – Is. 1–2. – P. 31–41.

190. Robertson J. D. The function of the calciferous glands of earthworms / J. D. Robertson // *Journal of Experimental Biology*. – 1936. – Vol. 13. – 279–297.

191. Rowell D. L. Soil Science: Methods and Applications / Rowell D. L // *Journal of the Science of Food and Agriculture*. – 1994. Vol. 66. – Is. 4. – P. 573–574.

192. Sangwan P. Feasibility of utilization of horse dung spiked filter cake in vermicomposters using exotic earthworm *Eisenia foetida* / P. Sangwan, C. P. Kaushik, V. K. Garg // *Bioresource Technology*. – 2008. – Vol. 99. – Is. 7. – P. 2442–2448.

193. Sariyildiz T. Variation in the chemical composition of green leaves and

leaf litters from three deciduous tree species growing on different soil types / T. Sariyildiz, J. M. Anderson // *Forest Ecology and Management*. – 2005. – Vol. 210. – Is.1–3. – P. 303–319.

194. Schiefelbein J. W. Calcium influx at the tip of growing root-hair cells of *Arabidopsis thaliana* / J. W. Schiefelbein, A. Shipley, P. Rowse // *Planta*. – 1992. – Vol. 187. – P. 455–459.

195. Sharma E. Litterfall, decomposition and nutrient release in an age sequence *Alnus Nepalensis* plantation stands in the Eastern Himalaya / E. Sharma, R. S. Ambasht // *Journal of Ecology*. – 1987. – Vol. 75. – № 4. P. 997–1010.

196. Sims R. W. Earthworms. Keys and notes for the identification and study of the species / R.W Sims, B. M. Gerard. – Brill Archive, 1985. – 171 S.

197. Singh R. Vermicompost from biodegraded distillation waste improves soil properties and essential oil yield of *Pogostemon cablin* (patchouli) Benth / R. Singh [et al.] // *Appl. Soil. Ecol.* – 2013. – Vol. 70. – P. 48–56.

198. Šlapokas T. Decomposition of willow-leaf litter in a short-rotation forest in relation to fungal colonization and palatability for earthworms / T. Šlapokas, U. Granhall // *Biology and Fertility of Soils*. – 1991. – Vol. 10. – Is. 4. – P. 241–248.

199. Smith F. The calciferous glands of Lumbricidae and Diplocardia (Illinois Biological Monographs) / F. Smith. – Johnson Reprint Corp, 1970. – 76 S.

200. Spurgeon D. J. Comparisons of metal accumulation and excretion kinetics in earthworms (*Eisenia fetida*) exposed to contaminated field and laboratory soils / D. J. Spurgeon, S. P. Hopkin // *Appl. Soil Ecol.* – 1999. – Vol. 11. – № 2. – P. 227–243.

201. Spurgeon D. J. The effects of metal contamination on earthworm populations around a smelting works: quantifying species effects / D. J. Spurgeon, S. P. Hopkin // *Applied Soil Ecology*. – 1996. – Vol. 4. – Is. 2. – P. 147–160.

202. Stewart A. The Earth Moved: On the Remarkable Achievements of Earthworms / A. Stewart // Algonquin Books. – 2004. – 240 S.

203. Swift M. J. Decomposition in Terrestrial Ecosystems / Swift M. J., Heal O.W., Anderson, J. M. – University of California Press, 1979. – 384 S.

204. Tereshchenko N. N. Influence of different ecological groups of earthworms on the intensity of nitrogen fixation / N. N. Tereshchenko, N. N. Naplekova // *Biology*

Bulletin. – 2002. – Vol. 29. – № 6. – P. 628–632.

205. Tripathi G. Comparative studies on biomass production, life cycles and composting efficiency of *Eisenia fetida* (Savigny) and *Lampito mauritii* (Kinberg) / G. Tripathi, P. Bhardwaj. // Bioresource Technology. – 2004. – Vol. 92. – Is. 3. – P. 275–283.

206. Tsukamoto J. Influence of temperature on hatching and growth of *Eisenia foetida* (Oligochaeta, Lumbricidae) / J. Tsukamoto, H. Watanabe // Pedobiologia. – 1977. – Vol. 17. – № 5. – P. 338–342.

207. Vahder S. Effect of pure and multi-species beech (*Fagus sylvatica*) stands on soil characteristics and earthworms in two northern German forests / S. Vahder, U. Irmeler // European Journal of Soil Biology. – 2012. – Vol. 51. – 45–50.

208. Versteegh E. A. A. Environmental controls on the production of calcium carbonate by earthworms / E. A. A. Versteegh, S. Black, M. E. Hodson // Soil Biology & Biochemistry. – 2014. – Vol. 70. – P. 159–161.

209. Warfvinge P. Modelling limestone dissolution in soils / P. Warfvinge, H. Sverdrup // Soil Sci. Soc. Am. J. – 1989. – Vol. 53. – № 1. – P. 44–51.

210. Weicek C. S. Calcite contributions by earthworms to forest soils in Northern Illinois / C. S. Weicek, A. S. Messenger // Soil Science Society of America Proceedings. – 1972. – Vol. 36. – P. 478–480.

211. West H. K. Intraspecific variation in calcium and strontium accumulation / depuration in an epigeic earthworm species / H. K. West [et al.] // Eur. J. Soil. Biol. – 2001. – Vol. 37. – Is. 4. – P. 329–332.

212. Wiecek C. S. Calcite contributions by earthworms to forest soils in Northern Illinois / C. S. Wiecek, A. S. Messenger // Soil Sci. Soc. Am. J. – 1971. – Vol. 36. – № 3. – P. 478–480.

213. Xu D. Effect of earthworm *Eisenia fetida* and wetland plants on nitrification and denitrification potentials in vertical flow constructed wetland / D. Xu [et al.] // Chemosphere. – 2013. – Vol. 92. – Is. 2. – P. 201–206.

214. Zaller J. G. Vermicompost as a substitute for peat in potting media: Effects on germination, biomass allocation, yields and fruit quality of three tomato varieties / J. G. Zaller // Scientia Horticulturae. – 2007. – Vol. 112. – Is. 2. – P. 191–199.