

## Территориальная неоднородность населения дождевых червей (*Opisthoroga*, *Lumbricidae*) Омской области и факторы среды: количественная оценка связи

С. Ю. КНЯЗЕВ<sup>1</sup>, А. А. КИСЛЫЙ<sup>1, 2</sup>, И. Н. БОГОМОЛОВА<sup>2</sup>, Е. В. ГОЛОВАНОВА<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Омский государственный педагогический университет  
644099, Омск, наб. Тухачевского, 14  
\*E-mail: labinvert@omgpu.ru

<sup>2</sup>Институт систематики и экологии животных ИСЭЖ СО РАН  
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11

Статья поступила 31.03.2022

После доработки 15.04.2022

Принята к печати 22.04.2022

### АННОТАЦИЯ

По результатам почвенных сборов дождевых червей Омской области за 9 лет, в период с 2009 по 2018 г., проанализировано их население с целью выявления основных факторов среды, связанных с территориальной неоднородностью видового богатства и плотности группы. Выделено пять типов населения люмбрицид, два из которых разделены на два подтипа каждый, где обнаружено 10 видов и 2 подвида дождевых червей. Установлено, что наибольшее влияние на распределение червей оказывают такие факторы среды, как зональность и подзональность, глубина залегания почвенного слоя и, в меньшей степени, характеристика рельефа: 9, 7 и 0,7 % учтенной дисперсии матрицы сходства по плотности соответственно. В целом все природно-антропогенные факторы среды и их сочетания (режимы) объясняют 38 % учтенной дисперсии, коэффициент множественной корреляции – 0,62. Лидерами по доле от плотности населения в большинстве таксонов классификации стали виды-вселенцы европейского происхождения: *Dendrobaena octaedra* (7–52 %), *Aporrectodea caliginosa* (15–74 %) и нативный *Eisenia n. nordenskioldi* (6–28 %), а также виды-вселенцы азиатского происхождения: *E. ventripapillata* (42 %) и *E. nana* (16 %) – для территорий южной лесостепи и степи. Такие изменения в населении дождевых червей, а именно замена нативных видов комплекса *Eisenia nordenskioldi* на виды-вселенцы, способны существенно повлиять на характеристики почвы и экосистемные услуги, определяемые дождевыми червями.

**Ключевые слова:** дождевые черви, Западная Сибирь, факторы среды, распределение, кластерный анализ, ландшафтные выделы.

Дождевые черви доминируют в почве по биомассе среди беспозвоночных [Blouin et al., 2013] и являются ключевыми экосистемными инженерами [Jones et al., 1994; Lavelle et al., 2016]. Они воздействуют на окружающую

среду посредством нескольких процессов, таких как роющая деятельность, биотурбация и трансформация органического вещества [Frelich et al., 2006], таким образом определяя многие экосистемные функции и услуги почв

[Blouin et al., 2013; Jouquet et al., 2014]. Обеспечение выполнения этих функций зависит от таких показателей сообществ дождевых червей, как численность, биомасса, видовое разнообразие [Phillips et al., 2019]. Климатические изменения не только влияют на эти показатели, но и меняют ареалы видов дождевых червей [Fourcade, Vercauteren, 2022], увеличивая интенсивность внедрения инвазивных видов [Hopkins et al., 2007; Eggleton et al., 2009].

Это особенно актуально для Западной Сибири, которая является территорией опережающего потепления климата по сравнению с общемировыми тенденциями [Callaghan et al., 2021] и находится в процессе перестройки экосистем [Kirpotin et al., 2021].

Пространственная неоднородность населения дождевых червей в Западной Сибири была охарактеризована в монографии Б. Р. Стригановой [Стриганова, Порядина, 2005] по материалам сборов в Тюменской области и в работе М. Г. Сергеева с соавт. [Сергеев и др., 2011]. При этом в статье М. Г. Сергеева [Сергеев и др., 2011] не использованы данные по Омской области и не учтена видовая специфика и вертикальная локализация дождевых червей. В то же время на территории юга Западной Сибири в последнее время были обнаружены изменения в ареалах видов дождевых червей [Голованова, 2010; Голованова и др., 2020] и новые виды для территории России [Голованова, 2019; Golovanova et al., 2021]. Поэтому данная работа представляет собой попытку определить закономерности территориальной неоднородности населения дождевых червей на основе актуализированных данных для юга Западной Сибири.

Полученные результаты дополняют материалы о закономерностях распространения дождевых червей в Западной Сибири, показывают актуальную картину пространственной дифференциации населения и состава дождевых червей ландшафтных выделов юга Западной Сибири и дают возможность лучше понимать и прогнозировать возможные модификации сообществ педобионтов в связи с климатическими изменениями.

Цель нашего исследования – выявить пространственно-типологические различия сообществ дождевых червей Омской области и определить факторы среды, определяющие их распределение.

Материал собран на территории Омской области (Западная Сибирь): с юга на север 53–58° с. ш., 73–75° в. д., с запада на восток 57–56° с. ш., 70–76° в. д., 60–120 м над уровнем моря. Территория области входит в таежную, подтаежную, лесостепную и степную природно-климатические зоны умеренного пояса [Булатов, 1999].

Количественные учеты дождевых червей проведены в основных типах зональных ландшафтов Омской области, без учета в азональных и интразональных ландшафтах. Данные качественных фаунистических сборов в исследовании не включались.

Учеты проведены летом 2009–2018 гг. в период максимальной численности дождевых червей. Всего обследовано 35 из 38 выделов согласно карте ландшафтов Атласа Омской области [Булатов, 1999], в каждом из которых произведены количественные сборы дождевых червей в открытых и облесенных местообитаниях минимум в трехкратной повторности. При проведении количественных учетов использовали метод раскопки и ручной послойной разборки [Гиляров, 1987]. В каждом исследуемом биотопе было взято по пять почвенных проб, площадь каждой 0,25 м<sup>2</sup> и глубина 0,4 м. Сбор червей производился послойно через 10 см до глубины их встречаемости: I – подстилка, II – 0–10 см, III – 10–20 см, IV – 20–40 см. Таким образом, в каждом типе ландшафтов отбиралось 120 проб. Их усредненные значения плотности встреченных видов червей служат вариантом населения отдельного выдела ландшафтной карты.

Собранных червей фиксировали в 70%-м этиловом спирте и проводили видовую идентификацию по определителю Т. С. Всеволодовой-Перель [1997] и материалам статьи Т. С. Перель [1985]. Общий объем собранного материала – 3077 особей дождевых червей. На всех пробных площадках проанализированы видовой состав, плотность и биомасса люмбрицид.

Всего в результате количественных исследований встречено 10 видов и два подвида дождевых червей. К первому морфоэкологическому типу – питающихся на поверхности почвы – отнесены, по Т. С. Перель [1979; 1985]: подстилочные черви: *Bimastos rubidus tenuis*

(Eisen, 1874), *B. r. subrubicundus* (Eisen, 1874), *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826); *E. nana* Perel, 1985; почвенно-подстилочные *Eisenia n. nordenskioldi* (Eisen, 1879), *E. atlavinytiae* Perel, Graphodatsky, 1984; подгруппа амфибиотические – *E. balatonica* (Pop, 1943). Ко второму – собственно-почвенным – относятся верхнеярусные: *Octalasion lacteum* (Orley, 1885), *E. n. pallida* Malevic, 1956; среднеярусные: *Aporrectodea caliginosa* (Savigny, 1826), *E. ventripapillata* Perel, 1985, и нижнеярусный – *E. tracta* Perel, 1985.

Использованные материалы усреднены по почвенным слоям и выделам ландшафтной карты Омской области [Булатов, 1999], так как данный тип карты является наиболее подходящей основой для типологии и картографирования педобионтов [Бессолицына, 2013]. Всего рассмотрено 244 варианта населения, усредненных по годам и выделам ландшафтной карты раздельно по почвенным слоям. Фоновыми считали виды с плотностью не менее 1 особи/м<sup>2</sup>, лидерами – первые три по обилию.

Пространственно-типологическая организация населения дождевых червей выявлена с помощью одного из методов кластерного анализа с использованием программы “Факторная классификация” [Трофимов, 1976]. В качестве меры сходства взят коэффициент Жаккара для количественных признаков [Наумов, 1964]. Алгоритм этой программы предусматривает агрегацию всех имеющихся проб (в нашем случае – вариантов населения) в заданное число групп таким образом, чтобы учитываемая объединением часть дисперсии матрицы сходства стала максимальной. Для этого сначала из всех коэффициентов вычитают среднее по матрице значение. В результате показатели ниже этого порога становятся отрицательными. Далее строки с положительными в сумме значениями попарно сопоставляют и выбирают пару строк, объединение которых учитывает наибольшую часть дисперсии. Данные по этой паре усредняют. После этого процедуру поиска и агрегации повторяют. Подобное преобразование продолжают до тех пор, пока учитываемая им дисперсия возрастает [Трофимов, Равкин, 1980]. Сформированные при этом крупные группы с помощью той же программы при необходимости могут быть дополнительно разделены на подгруппы.

Нулевые значения вариантов населения, где ни один из видов дождевых червей не

встречен, заменены при классификации местообитаний на бесконечно малую величину плотности (десятая часть наименьшего по выборке ненулевого значения). Это приводит к их объединению в один класс. Оценка внутри- и межклассового сходства, а также информативности факторов среды и режимов проведена на основании матрицы сходства по реальной плотности, без такой замены.

После формализованного разбиения состав выделенных таксонов классификации идеализирован, т. е. концептуально переработан. Для этого отклоняющиеся от разработанной концепции пробы перенесены в те группы, в которые они должны входить в соответствии с принятым объяснением. При этом, с одной стороны, оценка информативности классификации (доля учтенной ею дисперсии матрицы сходства) снижается. С другой стороны, подобная перестановка упрощает понимание классификации и приводит ее в соответствие с нашими реальными представлениями о предмете исследования [Равкин, Ливанов, 2008].

На основании полученной классификации прослежено влияние факторов среды, определяющих неоднородность населения и плотность отдельных видов и подвидов. Оценка связи полученных представлений о населении дождевых червей с факторами среды и режимами, совокупностью неразделимых сочетаний факторов проведена с помощью линейной качественной аппроксимации матриц связи [Равкин и др., 1978]. Она не требует количественной оценки проявления факторов среды, достаточно их балльной оценки или неранжированных признаков [Равкин, Ливанов, 2008].

## РЕЗУЛЬТАТЫ

По результатам кластерного анализа матрицы сходства почвенных слоев ландшафтов Омской области по плотности дождевых червей выделено пять типов населения, два из которых разделены на два подтипа каждый (табл. 1). На основании этой классификации построен пространственно-типологический граф населения (рис. 1).

При анализе иерархической классификации и графа прослежена связь неоднородности населения дождевых червей Омской области с такими факторами среды, как зональность и подзональность, глубина залегания почвен-

## Пространственная неоднородность населения дождевых червей Омской области

Типы (1–5) и подтипы (1.1–2.2) населения (I–IV – глубина почвенного слоя)	Количество видов/из них фоновых	Плотность населения, особей/м <sup>2</sup>	Лидеры, % от плотности населения
1. Южно-таежных и лесостепных ландшафтов (I), исключая надпойменные террасы южной лесостепи и древние долины	8/2	6	<i>D. octaedra</i> 49, <i>E. n. nordenskioldi</i> 21, <i>B. r. tenuis</i> 12
1.1. Южно-таежных ландшафтов (I)	8/2	7	<i>D. octaedra</i> 40, <i>E. n. nordenskioldi</i> 28, <i>B. r. tenuis</i> 19
1.2. Лесостепных ландшафтов (I), исключая надпойменные террасы южной лесостепи и древние долины	8/2	6	<i>D. octaedra</i> 52, <i>E. n. nordenskioldi</i> 18, <i>B. r. tenuis</i> 10
2. Южно-таежных ландшафтов (III, IV)	6/2	5	<i>A. caliginosa</i> 35, <i>E. balatonica</i> 29, <i>E. n. pallida</i> 20
3. Южно-таежных (II), лесостепных (II–IV), исключая надпойменные террасы южной лесостепи и древние долины, и степных равнинных (II, III) ландшафтов	10/3	6	<i>A. caliginosa</i> 53, <i>E. n. nordenskioldi</i> 19, <i>D. octaedra</i> 18
3.1. Южно-таежных и лесостепных ландшафтов (II), исключая надпойменные террасы южной лесостепи и древние долины	10/3	11	<i>A. caliginosa</i> 42, <i>E. n. nordenskioldi</i> 26, <i>D. octaedra</i> 23
3.2. Лесостепных (III, IV), исключая надпойменные террасы южной лесостепи и древние долины, и степных равнинных (II, III) ландшафтов	7/1	3	<i>A. caliginosa</i> 74, <i>D. octaedra</i> 7, <i>E. n. nordenskioldi</i> 6
4. Надпойменных террас южной лесостепи и степи (I–IV)	6/5	12	<i>E. ventripapillata</i> 42, <i>E. nana</i> 16, <i>A. caliginosa</i> 15
5. Степных ландшафтов (I–IV), исключая равнины (II, III) и надпойменные террасы (I–IV), и лесостепные древние долины (I–IV)	0	0	–

ного слоя, а также характеристика рельефа: равнины/древние долины/надпойменные террасы/склоны и понижения (табл. 2). Наиболее информативны первые два фактора – 9 и 7 % учтенной дисперсии матрицы сходства соответственно. Связь пространственной неоднородности населения по плотности и видовому составу с характеристикой рельефа местности выражена меньше (0,7 %).

Влияние структурообразующих факторов среды и их сочетаний обычно не ортогонально, т. е. взаимно скоррелировано. В результате множественная оценка связи обычно меньше простой суммы индивидуальных значений. Однако глубина залегания почвенного слоя, зональности и подзональности связана с неоднородностью населения дождевых червей по большей части независимо друг от друга – их влияние в целом равно сумме индивидуальных оценок (16 %). Классификационные режимы дают приращение к оценке силы связи факторов среды в 20 % учтенной дис-

персии. В целом все факторы и режимы объясняют 38 % дисперсии матрицы сходства по плотности (коэффициент множественной корреляции 0,62).

## ОБСУЖДЕНИЕ

В Омской области четко выражены градиенты тепло- (температуры) и влагообеспеченности [Западная Сибирь, 1963; Трофимова, Балыбина, 2015]. Это и объясняет зависимость плотности дождевых червей от зональности (подзональности) (см. табл. 2). Влияние на население люмбрицид климатических факторов по природным зонам отмечено в работах Е. П. Бессолициной, где распределение дождевых червей в почвах юга Средней Сибири зависело главным образом от широтно-зонального положения и тепло- и влагообеспеченности [Бессолицына, 2013]. В то же время М. Г. Сергеев [Сергеев и др., 2011] в зональном распределении в первую очередь выделял

**1.1. Южно-таежных ландшафтов (I);**  
 видовое/фоновое богатство 8/2; плотность населения  
 7 особей/м<sup>2</sup>; лидеры, в % от плотности населения:  
*D. octaedra* 40, *E. n. nordenskioldi* 28, *B. r. tenuis* 19

**2. Южно-таежных ландшафтов**  
**(III, IV);** 6/2; 5; *A. calignosa* 35,  
*E. balatonica* 29, *E. n. pallida* 20

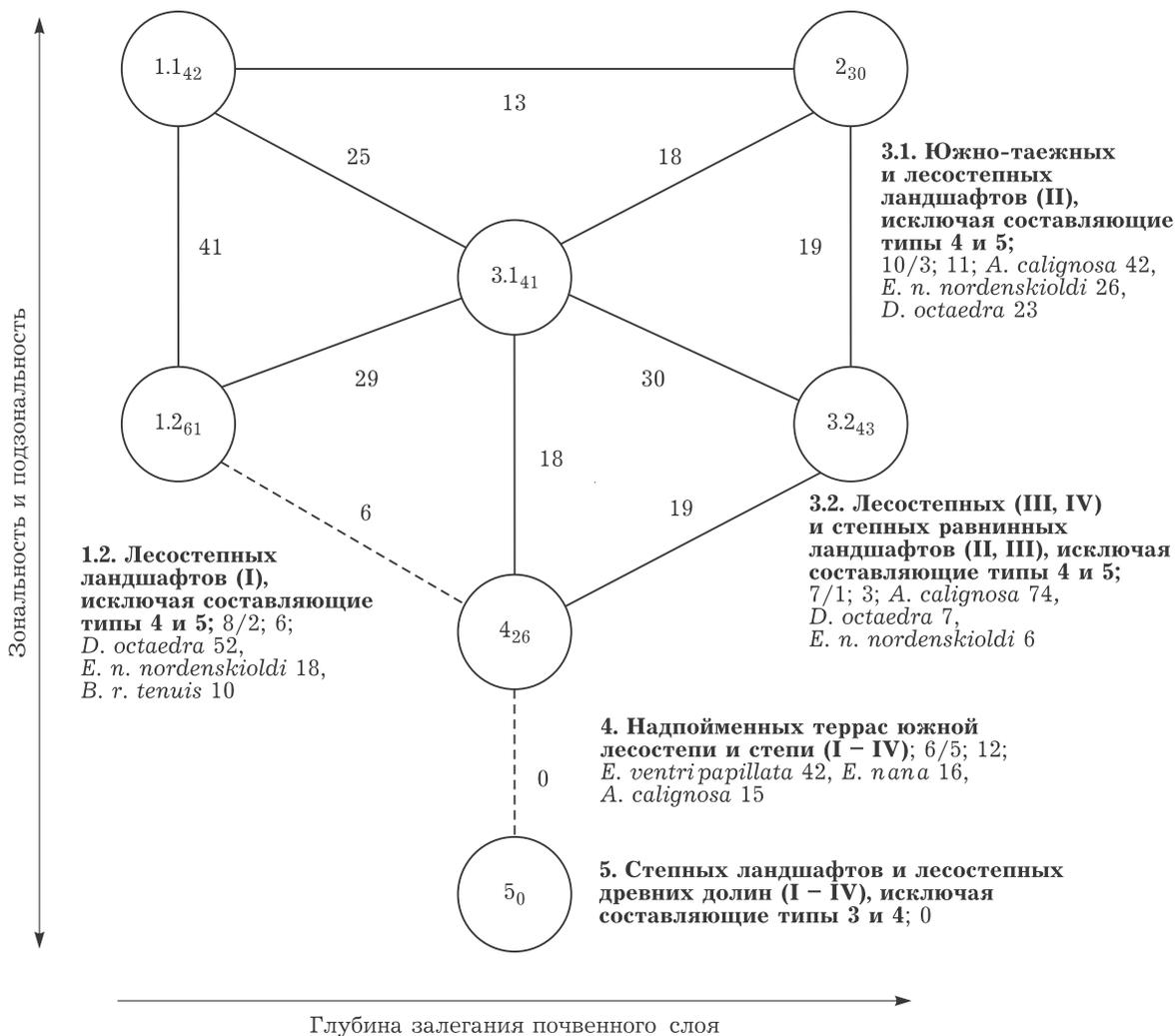


Рис. 1. Пространственно-типологическая структура населения дождевых червей Омской области.

Граф построен на уровне подтипа (порог значимости сходства – 13 %). Кругами обозначены таксоны классификации, цифрами внутри – номера типов или подтипов населения, индексом показано их внутреннее сходство, около линий – межгрупповое сходство. Сплошные линии – сверхпороговые связи, штриховые – дополнительные. Рядом с фигурами дано описание таксона, указано его видовое и, через косую черту, фоновое богатство, плотность населения (особей/м<sup>2</sup>), курсивом – три лидирующих вида с указанием их доли в плотности (%)

влияние фактора теплообеспеченности для дождевых червей. В обзоре о глобальном распространении и разнообразии дождевых червей [Phillips et al., 2019] авторы также подчеркивают, что климатические условия являются определяющими на ландшафтно-региональном уровне. В меньшей степени на неоднородность видового состава и плотности населения дождевых червей в нашем исследовании влияют локальные характеристики и особенности ре-

льефа (см. табл. 2). Возможно, это происходит за счет видоизменения зональных особенностей распределения тепла и влаги [Бессолицина, 2013] и локальной неоднородности почвенных факторов [Walsh et al., 2016], таких как текстура почвы [Millican, Lutterschmidt, 2007], доступность пищи [Johnston et al., 2014], рН почвы [Curry, Schmidt, 2007].

Сильнее зональность сказывается на видовом составе подстилочных и почвенно-подсти-

## Оценка силы связи факторов среды и населения дождевых червей Омской области

Фактор, режим	Учтенная дисперсия, %	
	индивидуально	нарастающим итогом
Зональность и подзональность	9	9
Глубина залегания почвенного слоя	7	16
Рельеф (равнины/древние долины/надпойменные террасы/склоны и понижения)	0,7	16
Режимы по иерархической классификации	32	36
Режимы по пространственно-типологической структуре	35	38
Все факторы и режимы		38
Коэффициент множественной регрессии		0,62

лочных дождевых червей, обитающих в слое I (рис. 2). Это может быть связано с сезонным промерзанием почв, что является ограничивающим фактором распространения дождевых червей [Мещерякова, Берман, 2014].

Виды с высокой экологической пластичностью и толерантностью к низким температурам и низкой влажности распространены по всем зонам Омской области и входят в число лидеров по плотности (см. табл. 1). Это почвенно-подстилочный *E. n. nordenskioldi*, подстилочный *D. octaedra* и собственно почвенный *A. caliginosa*. Преобладание их в местообитаниях характерно для Западной Сибири [Стриганова, Порядина, 2005; Голованова и др., 2020; Ермолов, 2020].

*A. caliginosa* [Savigny, 1826] является экзотическим (перегринным) для территории России [Shekhovtsov et al., 2016; Шеховцов и др., 2017] и одним из самых распространенных видов дождевых червей в почвах умеренной зоны, особенно многочисленным на культурных почвах [Всеволодова-Перель, 1997; Perez-Losada et al., 2009; Decaëns et al., 2011]. За счет того что *A. caliginosa* переносит температуру до  $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$  во взрослом состоянии, а на стадии кокона – до  $-15\text{ }^{\circ}\text{C}$ , он широко распространился на территории промерзающих почв, зимую на глубине до 60 см [Мещерякова, Берман, 2014], а по нашим данным – до 1,60 м (неопубликованные данные Князева, Головановой). В Омской области он смог распространиться по всей территории [Голованова и др., 2020] и преобладает во многих естественных местообитаниях. Способность *A. caliginosa* к летней спячке делает его успешным колонизатором в условиях дефицита влаги [Bengtson

et al., 1979]. Он способен переносить сильные перепады влажности почвы – от 35 до 65 % [Zorn et al., 2008] – и выносить не менее трех недель засухи [McDaniel et al., 2013], поэтому данный вид способен обитать и в засушливой части южной лесостепи Омской области (см. табл. 1). Кроме того, *A. caliginosa* может выжить в почвах с низким содержанием органического вещества 1,4 % органического углерода (McDaniel et al., 2013) и в широком диапазоне pH – от 3,7 до 8,5 [Najar et al., 2020].

В то же время для *D. octaedra* и *E. n. nordenskioldi* показана высокая холодо- и морозостойкость на обеих стадиях жизненного цикла: кокона (до  $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$  для обоих видов) и взрослых особей ( $-15\text{ }^{\circ}\text{C}$  для *D. octaedra* и  $-35\text{ }^{\circ}\text{C}$  для *E. n. nordenskioldi*) [Берман, Лейрих, 1985; Берман и др., 2002а; Лейрих и др., 2005; Holmstrup, Overgaard, 2007]. *E. nordenskioldi* также проявляет устойчивость к экстремально низкой влажности почвы за счет создания капсул в полости почвы [Берман и др., 2002б], что объясняет его распространенность в южных лесостепных ландшафтах (см. табл. 1, рис. 2).

Способность переносить низкие температуры в зимнее время обеспечило возможность *E. n. nordenskioldi*, *D. octaedra*, *A. caliginosa* широко распространиться по всей территории Омской области (см. рис. 2).

Другие виды, такие как *O. lacteum*, *L. rubellus*, не выдерживают отрицательных температур [Мещерякова, Берман, 2014; Берман и др., 2001, 2002а] и встречаются на территории Омской области редко и чаще всего локально в определенных условиях среды [Голованова, 2010].

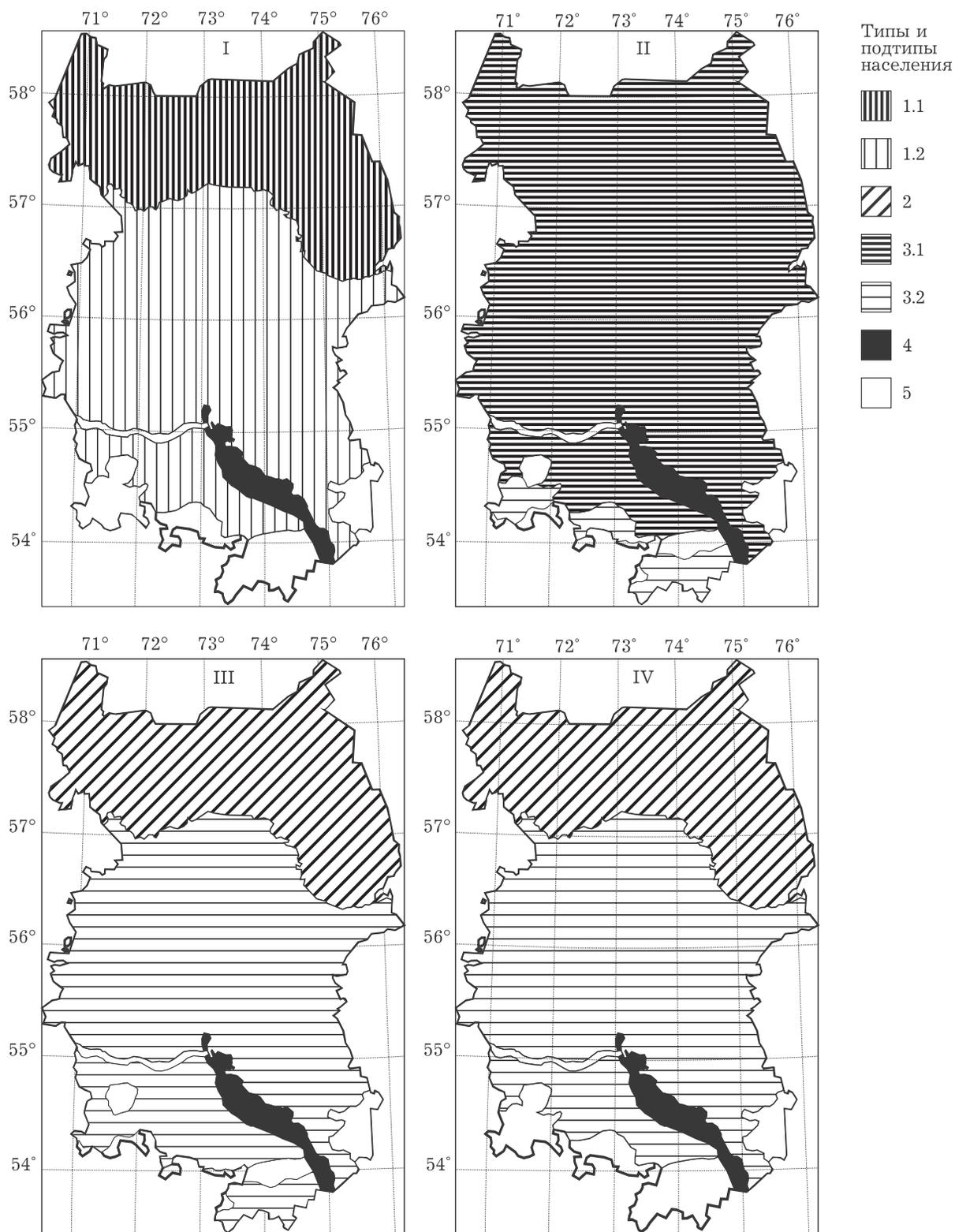


Рис. 2. Районирование Омской области по населению дождевых червей. Масштаб 1: 9 000 000.  
 Номера таксонов классификации соответствуют таковым в табл. 1 и рис. 1

Обнаружение подстилочного *B. rubidus tenuis* и его достаточно высокая численность для того, чтобы входить в группу лидеров по плотности в южно-таежных и лесостепных ландшафтах (см. табл. 1), кажутся странными, так как этот вид не переносит низких температур (взрослые особи не могут выжить при температуре ниже  $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) [Мещерякова, Берман, 2014], при этом данный вид найден в почвах со сходными почвенно-климатическими условиями на Среднем Урале [Воробейчик и др., 2020] и Северном Урале в Печеро-Ильчском заповеднике с достаточной численностью [Гераськина, 2016]. Возможной причиной распространения *B. rubidus tenuis* является высокая холодоустойчивость коконов [Berman et al., 2010], способность к партеногенетическому размножению [Frenot, 1992] и использование древесного валежа или слоя гниющей древесины как “микросайт выживания” [Воробейчик и др., 2020] в зимний период с учетом достаточного уровня снежного покрова [Макарова, Колесникова, 2019] и функции древесной мульчи как механизма, способного значительно повысить температуры почвы [Yang et al., 2019]. Немаловажным является факт повышения температуры почвы в Западной Сибири и в России в целом в последние десятилетия [Chen et al., 2021]. Ряд исследователей также предполагают, что *B. rubidus tenuis* также мог приспособиться завершать свой жизненный цикл в короткий теплый период с учетом устойчивости его коконов к низким температурам [Kolesnikova et al., 2019].

Распределение дождевых червей по почвенным горизонтам зависят как от абиотических факторов (влажность и температура), так и от принадлежности дождевых червей к определенной экологической группе [Martin, Lavelle, 1992; Jiménez, Decaëns, 2000]. В нашем исследовании глубина почвенного слоя тоже влияла на различия в населении дождевых червей (см. табл. 2). Чаще всего в верхнем почвенном слое встречали подстилочный вид *D. octaedra*, но также он обнаруживался до глубины 20 см. Несмотря на то что вид в первую очередь населяет верхний слой и подстилку [Акулова и др., 2017], в Омской области он заходит и в нижележащий почвенный слой (II), как и в сходных по климатическим условиям почвах Юго-Западной Альберты (Ка-

нада) [Dymond et al., 1997]. *E. n. nordenskioldi* и *A. caliginosa* населяют весь изученный нами почвенный профиль (см. табл. 1). *A. caliginosa*, которая относится к среднеярусным почвенным червям, обитает в слое от 0 до 50 см [Felten, Emmerling, 2009; Capowiez et al., 2015] в зависимости от абиотических условий и локализации источника пищи.

В южно-таежных ландшафтах в глубоких слоях одним из лидеров по численности является *E. n. pallida*, который раньше считался доминирующим нативным почвенным видом в Западной Сибири [Всеволодова-Перель, 1997; Всеволодова-Перель, Лейрих, 2014]. Уже в 2010 г., по данным Е. В. Головановой [2010], *E. n. pallida* в Омской области встречали не южнее северной лесостепи. Возможно, причиной такого резкого снижения численности вида в том, что *A. caliginosa* попросту вытеснила *E. n. pallida* с большей части территории области [Стриганова, Порядина, 2005; Tiunov et al., 2006].

Особенно интересно доминирование видов *E. nana* и *E. ventripapillata* в надпойменных террасах южной лесостепи и степи (см. табл. 1, рис. 2). Очевидно, что эти виды попали на территорию Омской области из Рудного Алтая [Golovanova et al., 2021] и стали осваивать территории, где условия обитания позволяют им закрепиться.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выделено пять типов населения, два из которых разделены на два подтипа каждый. Наибольший вклад в неоднородность населения дождевых червей вносят два фактора: зональность (подзональность) и глубина залегания почвенного слоя. Влияние характеристик рельефа местности выражено меньше и имеет только локальную значимость.

В полученной типологии населения во всех выделах лидерами являются экологически пластичные виды и виды-вселенцы. Нативный вид занимает в южной тайге и лесостепи вторую позицию по плотности, уступая перергинному *D. octaedra* и инвазивному *A. caliginosa*. В надпойменных террасах южной лесостепи нативные виды заменяются не только инвазивным видом европейского происхождения, но и вселенцами из Рудного Алтая Казахстана: *E. ventripapillata*, *E. nana*. Известно,

что эти виды-вселенцы могут изменять доступность питательных веществ в почве [Бабий и др., 2021; Vabiy et al., 2021], что может иметь последствия для экосистем юга Западной Сибири.

Выражаем признательность Равкину Юрию Соломоновичу за анализ рукописи и ценные советы при обсуждении. Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РНФ (№ 22-14-20034).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Акулова Л. И., Долгин М. М., Колесникова А. А. Распространение и численность дождевых червей (Lumbricidae) в подзоне средней тайги Республики Коми // Вестн. Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН. 2017. Т. 1, № 199. С. 4–16.
- Бабий К. А., Князев С. Ю., Голованова Е. В., Абраменко А. С. Влияние экзотического *Eisenia nana* (Opisthoroga, Lumbricidae) на катионный состав трех типов почв юга Западной Сибири (эксперимент в микрокосмах) // Rus. J. Ecosyst. Ecol. 2021. Т. 6, № 3.
- Берман Д. И., Лейрих А. Н. О способности дождевого червя *Eisenia nordenskioldi* (Eisen) (Lumbricidae: Oligochaeta) переносить отрицательные температуры // Докл. АН СССР. 1985. Т. 285, № 5. С. 1258–1261.
- Берман Д. И., Лейрих А. Н., Алфимов А. В. Об устойчивости дождевого червя *Eisenia nordenskioldi* (Oligochaeta, Lumbricidae) к экстремально низкой влажности почвы на северо-востоке Азии // Зоол. журн. 2002а. Т. 81, № 11. С. 1308–1318. [Berman D. I., Leirikh A. N., Alfimov A. V. On tolerance of earthworm *Eisenia nordenskioldi* (Oligochaeta, Lumbricidae) for extremely low soil moisture in the northeast of Asia // Zoologicheskii zhurnal. 2002a. Vol. 81, N 11. P. 1308–1318].
- Берман Д. И., Лейрих А. Н., Мещерякова Е. Н. Распространение и холодоустойчивость дождевых червей на северо-востоке и востоке Европы // Проблемы почвенной зоологии: тез. докл. III (XIII) Всерос. совещ. по почвенной зоологии. Йошкар-Ола, 2002б. С. 24–25.
- Берман Д. И., Мещерякова Е. Н., Алфимов А. В., Лейрих А. Н. Распространение дождевого червя *Dendrobaena octaedra* (Lumbricidae: Oligochaeta) из Европы в Северную Азию ограничено недостаточной морозостойкостью // Докл. РАН. 2001. Т. 377, № 3. С. 415–418.
- Бессолицына Е. П. Ландшафтно-экологические закономерности распределения дождевых червей (Oligochaeta, lumbricidae) в почвах юга Средней Сибири // Сиб. экол. журн. 2013. Т. 18, № 1. С. 27–36. [Bessolitsyna E. P. Landscape-ecological patterns of earthworm (Oligochaeta, Lumbricidae) distribution in the soils of Southern Middle Siberia // Contemporary Problems of Ecology. 2013. Vol. 6, N 1. P. 20–27].
- Булатов В. И. Ландшафты // Атлас Омской области. Омск: Омская картогр. фабрика, 1999. 59 с.
- Воробейчик Е. Л., Ермаков А. И., Нестеркова Д. В., Гребенников М. Е. Крупные древесные остатки как микростация обитания почвенной мезофауны на загрязненных территориях // Изв. РАН. Сер. биол. 2020. № 1. С. 85–95. [Vorobeichik E. L., Ermakov A. I., Nesterkova D. V., Grebennikov M. E. Coarse Woody Debris as Microhabitats of Soil Macrofauna in Polluted Areas // Biol. Bull. Russ. Acad. Sci. 2020. Vol. 47. P. 87–96.]
- Всеволодова-Перель Т. С. Дождевые черви фауны России: Кадастр и определитель. М.: Наука, 1997. 102 с.
- Всеволодова-Перель Т. С., Лейрих А. Н. Распространение и экология дождевого червя *Eisenia nordenskioldi pallida* (Oligochaeta, Lumbricidae), массового на юге Сибири и Дальнего Востока // Зоол. журн. 2014. Т. 93, № 1. С. 45–52. [Vsevolodova-Perel T. S., Leirikh A. N. Distribution and ecology of the earthworm *Eisenia nordenskioldi pallida* (Oligochaeta, Lumbricidae) dominant in southern Siberia and the Russian Far East // Entomol. Rev. 2014. Vol. 94, N 4. P. 479–485.]
- Гераськина А. П. Население дождевых червей (Lumbricidae) в основных типах темнохвойных лесов Печоро-Ильчского заповедника // Зоол. журн. 2016. Т. 95, № 4. С. 394–405. [Geraskina A. P. The population of earthworms (Lumbricidae) in the main types of dark coniferous forests in Pechora-Ilych Nature Reserve // Biol. Bull. 2016. Vol. 43, N 8. P. 819–830.]
- Гилларов М. С. Учет крупных беспозвоночных (мезофауны) // Количественные методы в почвенной зоологии М.: Наука, 1987. С. 9–26.
- Голованова Е. В. Дождевые черви Омской области // Тр. Том. гос. ун-та. Сер. биол. 2010. Т. 275. С. 111–113.
- Голованова Е. В. Дождевые черви-вселенцы в Западной Сибири // Экология и эволюция: новые горизонты: материалы Междунар. симп., посвящ. 100-летию академика С. С. Шварца. Екатеринбург: Гум. ун-т, 2019. С. 494–495.
- Голованова Е. В., Князев С. Ю., Бабий К. А., Цвирко Е. И. Распространение чужеродного вида дождевых червей *Aporrectodea caliginosa* в естественных местообитаниях Омской области // Познание и деятельность: от прошлого к настоящему: сб. науч. тр. конф. Омск: Изд-во Омск. гос. пед. ун-та, 2020. С. 299–302.
- Ермолов С. А. Сообщества дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) хвойных и мелколиственных лесов лесостепного Приобья // Вopr. лесн. науки. 2020. Т. 3, № 2. С. 1–24.
- Западная Сибирь / под ред. Г. Д. Рихтера. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 488 с.
- Лейрих А. Н., Мещерякова Е. Н., Берман Д. И. Механизмы и экологические следствия холодоустойчивости коконов дождевого червя *Dendrobaena octaedra* (Sav.) (Lumbricidae: Oligochaeta) // Зоол. журн. 2005. Т. 84, № 8. С. 929–936. [Leirikh A. N., Meshcheryakova E. N., Berman D. I. The mechanism of cold hardness of egg cocoons of the earthworm *Dendrobaena octaedra* (Sav.) (Lumbricidae: Oligochaeta) // Doklady of Biological Sciences. 2004. Vol. 398. P. 385–387.]
- Макарова О. Л., Колесникова А. А. Дождевые черви (Oligochaeta, Lumbricidae) в тундрах Восточной Европы // Изв. РАН. Сер. биол. 2019. № 5. С. 466–477. [Makarova O. L., Kolesnikova A. A. Earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in the Tundra of Eastern Europe // Biol. Bull. Russ. Acad. Sci. 2019. Vol. 46. P. 438–449.]
- Мещерякова Е. Н., Берман Д. И. Устойчивость к отрицательным температурам и географическое распространение дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae, Moniligastridae) // Зоол. журн. 2014. Т. 93, № 1. С. 53–65. [Meshcheryakova E. N., Berman D. I. Cold hardness and geographic distribution of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae, Moniligastridae) // Entomol. Rev. 2014. Vol. 94, N 4. P. 486–497.]

- Наумов Р. Л. Птицы природного очага клещевого энцефалита Красноярского края: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Моск. обл. пед ин-т. М., 1964. 19 с.
- Перель Т. С. Особенности фауны дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) в Алтайских рефугиумах неморальной растительности // Докл. АН СССР. 1985. Т. 283, № 3. С. 752–756.
- Перель Т. С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. М., 1979. 272 с.
- Равкин Ю. С., Куперштох В. Л., Трофимов В. А. Пространственная организация населения птиц // Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1978. С. 253–269.
- Равкин Ю. С., Ливанов С. Г. Факторная зоогеография. Новосибирск: Наука, 2008. 205 с.
- Сергеев М. Г., Стриганова Б. Р., Мордкович В. Г., Молодцов В. В., Богомолова И. Н., Николаева О. Н. Пространственно-типологическая дифференциация экосистем Западно-Сибирской равнины. Сообщение III. Наземные беспозвоночные // Сиб. экол. журн. 2011. Т. 18, № 4. С. 467–474. [Sergeev M. G., Striganova B. R., Mordkovich V. G., Molodtsov V. V., Bogomolova I. N., Nikolaeva O. N. Spatial-Typological Differentiation of Ecosystems of the West Siberian Plain. Communication III: Terrestrial Invertebrates // Contemporary Problems of Ecology. 2011. Vol. 4. P. 467–474.]
- Стриганова Б. Р., Порядина Н. М. Животное население почв бореальных лесов Западно-Сибирской равнины. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2005. 234 с.
- Трофимов В. А. Модели и методы качественного факторного анализа матрицы связи // Проблемы анализа дискретной информации. Новосибирск, 1976. Ч. 2. С. 24–36.
- Трофимов В. А., Равкин Ю. С. Экспресс-метод оценки связи пространственной неоднородности животного населения и факторов среды // Количественные методы в экологии животных. Л., 1980. С. 113–115.
- Трофимова И. Е., Балыбина А. С. Районирование Западно-Сибирской равнины по термическому режиму почв // География и природные ресурсы. 2015. Т. 20, № 3. С. 27–38.
- Щеховцов С. В., Голованова Е. В., Базарова Н. Э., Белова Ю. Н., Берман Д. И., Держинский Е. А., Шашков М. П., Пельтек С. Е. Генетическое разнообразие видов комплекса *Aporrectodea caliginosa* на территории России // Вавилов. журн. генетики и селекции. 2017. Т. 21, № 3. С. 374–379. [Shchekhovtsov S. V., Golovanova E. V., Bazarova N. E., Belova Yu. N., Berman D. I., Derzhinsky E. A., Shashkov M. P., Peltek S. E. Genetic diversity of the *Aporrectodea caliginosa* complex in Russia // Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2017. Vol. 21, N 3. P. 374–379.]
- Babiy K. A., Kniazev S. Yu., Golovanova E. V., Solomatina D. V., Bel'skaya L. V. What Determines Ion Content of Lumbricid Casts: Soil Type, Species, or Ecological Group? // Polish J. Ecol. 2021. Vol. 69, N 2. P. 96–110.
- Bengtson S. A., Nilsson A., Nordström S., Rundgren S. Shortterm colonizaton success of Lumbricid founder populatons // Oikos. 1979. Vol. 33. P. 308–315.
- Berman D. I., Meshcheryakova E. N., Leirikh A. N. Egg cocoons of the earthworm *Dendrodrilus rubidus tenuis* (Lumbricidae, Oligochaeta) withstand the temperature of liquid nitrogen // Dokl. Biol. Sci. 2010. Vol. 434, N 1. P. 347–350.
- Blouin M., Hodson M. E., Delgado E. A., Baker G., Brussaard L., Butt K. R. et al. A review of earthworm impact on soil function and ecosystem services // Eur. J. Soil. Sci. 2013. Vol. 64. P. 161–182.
- Callaghan T. V., Shaduyko O., Kirpotin S. N. et al. Siberian environmental change: Synthesis of recent studies and opportunities for networking // Ambio. 2021. Vol. 50, N6. P. 2104–2127.
- Capowiez Y., Bottinelli N., Sammartino S., Michel E., Jouquet P. Morphological and functional characterisation of the burrow systems of six earthworm species (Lumbricidae) // Biol. Fertil. Soils. 2015. Vol. 51, N 7. P. 869–877.
- Chen L., Aalto J., Luoto M. Significant shallow-depth soil warming over Russia during the past 40 years // Global and Planet. Change. 2021. Vol. 197. P. 103394.
- Curry J. P., Schmidt O. The feeding ecology of earthworms: a review // Pedobiologia. 2007. Vol. 50, N 6. P. 463–477.
- Decaëns T., Margerie P., Renault J., Bureau F., Aubert M., Hedde M. Niche overlap and species assemblage dynamics in an ageing pasture gradient in north-western France // Acta Oecol. 2011. Vol. 37, N3. P. 212–219.
- Dymond P., Scheu S., Parkinson D. Density and distribution of *Dendrobaena octaedra* (Lumbricidae) in aspen and pine forests in the Canadian Rocky Mountains (Alberta) // Soil Biol. Biochem. 1997. Vol. 29, N 3. P. 265–273.
- Eggleton P., Inward K., Smith J., Jones D. T., Sherlock E. A six year study of earthworm (Lumbricidae) populations in pasture woodland in southern England shows their responses to soil temperature and soil moisture // Soil Biol. Biochem. 2009. Vol. 41, N 9. P. 1857–1865.
- Felten D., Emmerling C. Earthworm burrowing behaviour in 2D terraria with single-and multi-species assemblages // Biol. Fert. Soils. 2009. Vol. 45, N 8. P. 789–797.
- Fourcade Y., Vercauteren M. Predicted changes in the functional structure of earthworm assemblages in France driven by climate change // Diversity and Distributions. 2022. Vol. 28, N 1. P. 1050–1066.
- Frelich L. E., Hale C. M., Scheu S., Holdsworth A. R., Heneghan L., Bohlen P. J., Reich P. B. Earthworm invasion into previously earthworm-free temperate and boreal forests // Biol. Invas. 2006. Vol. 8. P. 1235–1245.
- Frenot Y. Introduced populations of *Dendrodrilus rubidus* ssp. (oligochaeta: lumbricidae) at Crozet, Kerguelen and Amsterdam islands: effects of temperature on growth patterns during the juvenile stages // Soil Biol. Biochem. 1992. Vol. 24, N 12. P. 1433–1439.
- Golovanova E. V., Kniazev S. Yu., Babiy K. A., Tsvirko E. I., Karaban K., Solomatina D. V. Dispersal of earthworms from the Rudny Altai (Kazakhstan) into Western Siberia // Ecologica Montenegrina. 2021. Vol. 45. P. 48–61.
- Holmstrup M., Overgaard J. Freeze tolerance in *Aporrectodea caliginosa* and other earthworms from Finland // Cryobiology. 2007. Vol. 55, N 1. P. 80–86.
- Hopkins J. J., Allison H. M., Walmsley C. A., Gaywood M., Thurgate G. Conserving biodiversity in a changing climate: guidance on building capacity to adapt // Department for Environment, Food and Rural Affairs, London. 2007.
- Jiménez J. J., Decaëns T. Vertical distribution of earthworms in grassland soils of the Colombian llanos // Biol. Fertil. Soils. 2000. Vol. 32, N 6. P. 463–473.
- Johnston A. S. A., Holmstrup M., Hodson M. E., Thorbek P., Alvarez T., Sibly R. M. Earthworm distribution

- and abundance predicted by a process-based model // *Appl. Soil Ecol.* 2014. Vol. 84. P. 112–123.
- Jones C. G., Lawton J. H., Shachak M. Organisms as ecosystem engineers // *Oikos*. 1994. Vol. 69, N 3. P. 373–386.
- Jouquet P. E., Blanchart E., Capowiez Y. Utilization of earthworms and termites for the restoration of ecosystem functioning // *Appl. Soil Ecol.* 2014. Vol. 73. P. 34–40.
- Kirpotin S. N., Callaghan T. V., Peregon A. M. et al. Impacts of environmental change on biodiversity and vegetation dynamics in Siberia // *Ambio*. 2021. Vol. 50, N 11. P. 1926–1952.
- Kolesnikova A. A., Baturina M. A., Shadrin D. M., Konakova T. N., Taskaeva A. A. New records of Lumbricidae and Collembola in anthropogenic soils of East European tundra // *ZooKeys*. 2019. Vol. 885, N 199. P. 15–25.
- Lavelle P., Spain A., Blouin M., Brown G., Decaens T., Grimaldi M., Jimenez J. J., McKey D., Mathieu J., Velasquez E., Zangerle A. Ecosystem engineers in a self-organized soil: a review of concepts and future research questions // *Soil Sci.* 2016. Vol. 181, N 3/4. P. 91–109.
- Martin S., Lavelle P. A simulation model of the vertical movements of an earthworm population (*Millsonia anomala*, Omodeo, Megascolecidae) in an African savanna (Lamto, Ivory Coast) // *Soil Biol. Biochem.* 1992. Vol. 24, N 12. P. 1419–1424.
- McDaniel J. P., Stromberger M. E., Barbarick K. A., Cranshaw W. Survival of *Aporrectodea caliginosa* and its effects on nutrient availability in biosolids amended soil // *Appl. Soil Ecol.* 2013. Vol. 71. P. 1–6.
- Millican D. S., Lutterschmidt W. I. Comparative seasonal observations of soil temperature and moisture and the occurrence of two earthworms inhabiting prairie and deciduous woodland sites // *Southwest. Nat.* 2007. Vol. 52, N 4. P. 468–474.
- Najar I. A., Khan A. B., Hai A. Occurrence of the *Aporrectodea caliginosa caliginosa* (Savigny, 1826) (Annelida: Clitellata: Haplotaxida) from Kashmir Valley, Jammu & Kashmir // *India J. Threatened Taxa*. 2020. Vol. 12, N 15. P. 17138–17146.
- Perez-Losada M., Ricoy M., Marshall J. C., Dominguez J. Phylogenetic assessment of the earthworm *Aporrectodea caliginosa* species complex (Oligochaeta: Lumbricidae) based on mitochondrial and nuclear DNA sequences // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2009. Vol. 52, N2.
- Phillips H. R., Guerra C. A., Bartz M. L., Briones M. J., Brown G., Crowther T. W., Orgiazzi A. Global distribution of earthworm diversity // *Science*. 2019. Vol. 366, N 6464. P. 480–485.
- Shekhovtsov S. V., Golovanova E. V., Peltek S. E. Different dispersal histories of lineages of the earthworm *Aporrectodea caliginosa* (Lumbricidae, Annelida) in the Palearctic // *Biol. Invasions*. 2016. Vol. 18, N 3. P. 751–761.
- Tiunov A. V., Hale C. M., Holdsworth A. R., Vsevolodova-Perel T. S. Invasion patterns of Lumbricidae into the previously earthworm-free areas of northeastern Europe and the western Great Lakes region of North America // *Biolo. Invasions*. 2006. Vol. 8. P. 223–234.
- Walsh C. L., Johnson-Maynard J. L. Earthworm distribution and density across a climatic gradient within the Inland Pacific Northwest cereal production region // *Appl. Soil Ecol.* 2016. Vol. 104. P. 104–110.
- Yang H., Zhou J., Feng J., Zhai S., Chen W., Liu J., Bian X. Ditch-buried straw return: A novel tillage practice combined with tillage rotation and deep ploughing in rice-wheat rotation systems // *Adv. Agron.* 2016. Vol. 154. P. 257–290.
- Zorn M. I., van Gestel C. A. M., Morrien E., Wagenaar M., Eijsackers H. Flooding responses of three earthworm species *Allolobophora chlorotca*, *Aporrectodea caliginosa* and *Lumbricus rubellus*, in a laboratory-controlled environment // *Soil Biol. Biochem.* 2008. Vol. 40, N 3. P. 587–593.

## Territorial heterogeneity of the earthworm population (*Opisthopora*, Lumbricidae) of the Omsk Region and environmental factors: a quantitative assessment of the relationship

S. Yu. KNIAZEV<sup>1\*</sup>, A. A. KISLYI<sup>1, 2</sup>, I. N. BOGOMOLOVA<sup>2</sup>, E. V. GOLOVANOVA<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Omsk State Pedagogical University  
644099, Omsk, Tukhachevskogo emb., 14  
E-mail: labinvert@omgpu.ru*

<sup>2</sup>*Institute of the Systematics and Ecology of Animals SB RAS  
630091, Novosibirsk, Frunze str., 11*

According to the results of soil collections of earthworms in the Omsk Region for 9 years, in the period from 2009 to 2018, their population was analyzed in order to identify the main environmental factors associated with the territorial heterogeneity of species richness and group density. Five types of Lumbricidae populations have been identified, two of which are divided into two subtypes each, where of 10 species and 2 subspecies of earthworms were found. It has been established that the greatest influence on the distribution

of worms is exerted by such environmental factors as zonality and subzonality, the depth of the soil layer, and, to a lesser extent, the topography characteristics: 9, 7 and 0.7 % of the considered variance of the density similarity matrix, respectively. In general, all environmental factors and their combinations (modes) explain 38 % of the considered variance, the multiple correlation coefficient is 0.62. Invading species of European origin *Dendrobaena octaedra* (7–52 %) and *Aporrectodea caliginosa* (15–74 %) and native *Eisenia n. nordenskioldi* (6–28 %), as well as of Asian origin: *Eisenia ventripapillata* (42 %) and *E. nana* (16 %), for the territories of the southern forest-steppe and steppe, became the leaders in terms of the share of the population density in most taxa of the classification. Such changes in earthworm populations, namely the replacement of native species of the *Eisenia nordenskioldi* complex with invasive species, can significantly affect soil characteristics and ecosystem services determined by earthworms.

**Key words:** earthworms, Western Siberia, environmental factors, distribution, cluster analysis, landscape sections.