БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ (OLIGOCHAETA, LUMBRICIDAE) В МАЛЫХ РЕЧНЫХ ДОЛИНАХ ЛЕСОСТЕПНОГО ПРИОБЬЯ

С. А. Ермолов

Новосибирский национальный исследовательский государственный университет,
630090, Россия, г. Новосибирск, ул. Пирогова, 1
E-mail: ermserg96@gmail.com

BIOTOPICAL DISTRIBUTION OF EARTHWORMS (OLIGOCHAETA, LUMBRICIDAE) IN SMALL RIVER VALLEYS OF THE FOREST-STEPPE OB REGION

S. A. Ermolov

Novosibirsk State University, 1 Pirogova Street, Novosibirsk, Russia, 630090
E-mail: ermserg96@gmail.com

Аннотация. Актуальность и цели. Ландшафтная неоднородность речных долин весьма интересна с точки зрения оценки распределения почвенных беспозвоночных. В ранних исследованиях фауны дождевых червей (Lumbricidae) Сибири было показано, что наибольшее разнообразие люмбрицид приурочено, главным образом, именно к этим биотопам. Цель настоящей работы – поиск закономерностей биотопического распределения дождевых червей в малых речных долинах лесостепного Приобья. **Материал и методы.** Полевые работы проведены в шести речных долинах лесостепного Приобья в летне-осенние сезоны 2015–2017 гг. В долинах рек выделены три типа местообитаний: нижняя терраса, склон и верхняя пойма. Учеты дождевых червей выполнены стандартными почвенно-зоологическими методами: послойная раскопка и ручной разбор почвенных проб. Определен видовой состав дождевых червей, оценена демографическая структура популяций доминирующих видов. Выделение биотопической приуроченности дождевых червей проведено методом кластерного анализа. **Результаты.** Получены данные о видовом составе, плотности населения и демографической структуре доминирующих видов дождевых червей в трех типах местообитаний малых речных долин. В долине р. Иня проведен анализ межгодовой динамики численности червей за период 2016–2017 гг. На основе кластеризации местообитаний выявлена биотопическая приуроченность четырех доминирующих видов дождевых червей: *E. nordenskioldi nordenskioldi*, *A. caliginosa caliginosa*, *L. rubellus*, *O. lacteum*. **Выводы.** Установлено, что видовой состав дождевых червей малых речных долин лесостепного Приобья представлен в основном видами-космополитами: *L. rubellus*, *O. lacteum* и *A. caliginosa caliginosa*. Широко распространенные в Сибири подвиды *E. nordenskioldi nordenskioldi* и *E. nordenskioldi pallida* – малочисленны. В демографической структуре большей части популяций дождевых червей преобладают ювенильные особи, популяции с преобладанием взрослых особей или одновозрастные популяции крайне редки.

Ключевые слова: дождевые черви, лесостепное Приобье, речная долина, местообитание, межгодовая динамика, возрастная структура популяции.

Для цитирования: Ермолов, С. А. Биотопическое распределение дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) в малых речных долинах лесостепного Приобья / С. А. Ермолов // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2019. – Vol. 4 (2). – <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2019-2-5>

Abstract. Background. The landscape heterogeneity of river valleys is very interesting from the point of view of assessing the distribution of soil invertebrates. In early studies of the fauna of earthworms (Lumbricidae) of Siberia, it was shown that the greatest diversity of lumbricide is confined mainly to these biotopes. The goal of this work is to search for patterns of biotopic distribution of earthworms in small river valleys of the forest-steppe Ob region. **Material and methods.** The field work was carried out in six river valleys of the forest-steppe Ob region in the summer-autumn seasons of 2015–2017. In the river valleys, three types of habitats are distinguished: the lower terrace, the slope and the upper floodplain. Records of earthworms are made by standard soil-zoological methods: layered excavation and manual analysis of soil samples. The species composition of earthworms was determined, the demographic structure of the dominant species populations was estimated. The selection of biotopic confinement of earthworms was carried out by cluster analysis. **Results.** Data were obtained on species composition, population density and demographic structure of the dominant species of earthworms in three types of habitats of small river valleys. In the valley of the Inya River the analysis of the interannual dynamics of the worms

number for the period of 2016–2017 was carried out. Based on the clustering of habitats, the biotopic confinedness of four dominant species of earthworms was revealed: *E. nordenskioldi nordenskioldi*, *A. caliginosa caliginosa*, *L. rubellus*, *O. lacteum*. **Conclusions.** It was established that the species composition of earthworms in small river valleys of the forest-steppe Ob region is represented mainly by cosmopolitan species: *L. rubellus*, *O. lacteum* and *A. caliginosa caliginosa*. The widespread Siberian subspecies *E. nordenskioldi nordenskioldi* and *E. nordenskioldi pallida* are few in number. In the demographic structure of the most species of earthworms was dominant juveniles worms; population with dominant adult worms and even-aged populations were extremely rare.

Keywords: earthworms, forest-steppe Ob region, river valley, habitat, interannual dynamics, population age composition

For citation: Ermolov S.A. Biotopical distribution of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in small river valleys of the forest-steppe Ob region. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2019;4(2). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2019-2-5>

Введение

Дождевые черви (Oligochaeta, Lumbricidae) – группа функционально важных почвообразователей, от которых во многом зависит скорость разложения мертвого органического вещества и формирование гумуса [1, 2]. Данные, полученные при изучении приуроченности дождевых червей к определенным местообитаниям, используются в биологической диагностике почв, например, для оценки режима влажности, кислотности почв, хода разложения растительных остатков [3–5]. Сообщества дождевых червей – видовой состав, соотношение жизненных форм, динамика численности и возрастная структура популяций – изменяются в зависимости от экологических условий местообитаний.

Первые фаунистические сборы и поиски эндемичных видов дождевых червей в Сибири были проведены в 1950–1960-х гг. на юге Западной Сибири, на Салаирском кряже, в Восточной Сибири и на Алтае [3, 6]. Одни из первых результатов изучения дождевых червей в Новосибирской области и на сопредельных территориях были опубликованы в работе И. В. Стебаева, посвященной комплексу почвенных беспозвоночных лесостепей и степей Сибири [7].

Изучение дождевых червей на данной территории продолжилось и в XXI в. В настоящее время М. Н. Ким-Кашменская (НГУ) проводит исследования в долине реки Бердь в Присалаирье (Новосибирская область) и на территории Горной Шории (Кемеровская область) [8]. Также сотрудниками Института цитологии и генетики СО РАН был выполнен ряд работ с использованием методов цитогенетики и молекулярной биологии. А. В. Поляков занимался изучением кариосистематики и внутривидовой изменчивости пяти видов дождевых червей [9]. С. В. Шеховцов проводит уникальные в России исследования филогеографии и филогении дождевых червей. Основное направление его работ касается видового комплекса *Eisenia nordenskioldi*, внутри которого обнаружено девять видов-двойников, каждый из которых име-

ет свой ареал и, возможно, уникальные экологические особенности [10].

Поскольку в ранних работах выявлено большое разнообразие и обилие дождевых червей в отдельных речных долинах [3, 7], мы продолжили исследования в еще не исследованных речных долинах. Принимая во внимание ландшафтную неоднородность речных долин [11], мы попытались учесть разнообразие местообитаний.

Цель данной работы – оценка биотопического распределения дождевых червей в малых речных долинах лесостепного Приобья.

Задачи:

1. Оценить видовой состав дождевых червей и их обилие в разных местообитаниях каждой речной долины.
2. Исследовать демографическую структуру популяций дождевых червей.
3. Выявить наиболее благоприятные местообитания для дождевых червей в каждой из исследованных речных долин.

Материалы и методы

Регион исследований

Полевой материал был собран в долинах малых рек на территории лесостепного Приобья. В ходе работы исследовали долины рек (рис. 1): Барышиха, Ноздриха, Крутиха – притоки Ини; 2-я Ельцовка, Тула, Иня – притоки Оби.

Отбор проб

На профиле речных долин нами выделены три местообитания (фации) – нижняя терраса, склон и верхняя пойма (рис. 2–5). В качестве основного метода учета использовалась *послойная раскопка и ручной разбор почвенных проб* по методике Гилярова [13]. В пределах каждого местообитания на почве размечался квадрат со сторонами 25 см. Сначала перебиралась подстилка, затем снимались слои почвы толщиной 0–2 см, 2–5 см, 5–10 см и более 10 см (~до 30 см или глубже) с последующим ручным разбором. В каждом местообитании было сделано четыре пробы.

Рис. 1. Исследованные речные долины

Fig.1. River valleys studied

Рис. 2. Схема расположения местообитаний в речной долине

Fig.2. Location of habitats in the river valley

Рис. 3. Примеры местообитаний (долина реки Иня): верхняя пойма

Fig. 3. Examples of habitats (Inya River valley): upper floodplain

Рис. 4. Примеры местообитаний (долина реки Иня): склон

Fig.4. Examples of habitats (Inya River valley): slope

Рис. 5. Примеры местообитаний (долина реки Иня): нижняя терраса

Fig. 5. Examples of habitats (Inya River valley): lower terrace

Для извлечения червей с большой глубины метод ручного разбора был дополнен *выгонкой червей с помощью 0,25 % раствора формальдегида* [14]: после завершения выкопки в вырытую яму заливалось ~ 0,5–1 л раствора и отслеживался выход червей на поверхность; при необходимости раствор доливали.

Обнаруженные черви были *умерщвлены* 2 % раствором формальдегида и *зафиксированы* в 4 % растворе формальдегида с глицерином для длительного хранения [1]. Видовой состав дождевых червей был установлен по определителю Т. С. Всеволодовой-Перель [15]. Помимо *половозрелых червей* (adultus) до вида были определены и *ювенильные черви* (juvenile), что возможно на основе сходства с взрослыми особями по ряду признаков. В данном случае это допустимо потому, что видовой состав дождевых червей на исследованной территории небольшой, а ювенильные особи заметно отличаются друг от друга по основным систематическим признакам: положение щетинок, положение первой спинной поры, форма головной лопасти. Также у большинства видов четко выделялась промежуточная возрастная группа – так называемые *созревающие черви* (subadultus) – особи, у которых начинают формироваться половые структуры (имеются только пубертатные валики, иногда и слабо выраженный пояс), но к размножению они еще не способны [15, 16]. По остальным признакам они схожи с взрослыми особями конкретного вида (в частности, по форме головной лопасти и положению щетинок были разделены ювенильные особи *L. rubellus* и *E. nordenskioldi nordenskioldi*, а по слабо выраженному пояску – созревающие особи).

Полевые работы проводились в летне-осенние сезоны 2015–2017 гг. Долина реки Иня была исследована только в пределах Новосибирского района. Летом 2015 г. в долине р. Иня проведены только фаунистические сборы дождевых червей. В 2016–2017 гг. трижды проводились количественные учеты – два в августе и один в сентябре. В 2016 г. были выбраны 36 стандартных проб с послойным разбором глубин 0–2 см, 2–5 см, 5–10 см, 10–20 см; собрано 314 особей червей.

В 2017 г. помимо долины р. Иня были исследованы долины малых рек: Барышиха, Ноздриха, Крутиха, 2-я Ельцовка, Тула. Всего за сезон было взято 96 стандартных проб с послойным разбором: 0–2 см, 2–5 см, 5–10 см, 10–30 (40) см; собрано 1879 особей дождевых

червей. Каждая стандартная проба дополнялась выгонкой формалином.

Статистическая обработка

Для построения *классификации биотопов по составу населения дождевых червей* использован метод кластерного анализа. Объектом классификации было местообитание (фация), в качестве признака использовался *показатель предпочтения (предпочтения)* – показатель комфортности вида в данном биотопе, введенный И. В. Стебаевым [17].

Кластерный анализ проводился с помощью программного пакета *Statistica*. В расчетах использовались данные о плотности населения червей, полученные при взятии проб в четырех повторностях во всех местообитаниях (рассчитано как особи/м²). Далее проводилась нормировка данных: в каждом местообитании рассчитывалось среднее арифметическое плотности населения червей; затем для каждого вида отмечалось максимальное значение плотности населения в определенном местообитании (считается наиболее благоприятным для вида) и обозначалось за единицу, а в других местообитаниях плотность населения того же вида червей рассчитывалась как доля от единицы. Описанная нормировка позволяет получить однородные единицы измерения признаков. Для измерения расстояния между объектами было использовано Евклидово расстояние, так как исходные признаки однородны по смыслу и одинаково важны для классификации. Для построения дендрограммы использовался метод Уорда (Ward's method), в основе которого лежат методы дисперсионного анализа для оценки расстояний между кластерами. Этот метод подходит для работы с близко расположенными кластерами. Сначала объединяются два ближайших кластера, для которых определяются средние значения каждого признака и рассчитывается сумма квадратов отклонений. Далее на каждом шаге алгоритма объединяются те объекты, которые дают наименьшее приращение этой величины [18].

Результаты

Распределение дождевых червей в речных долинах

При исследовании обнаружены представители семейства Lumbricidae – как видо-космополиты: *Dendrobaena octaedra*, *Octolasion lacteum*, *Lumbricus rubellus*, *Aporrectodea caligi-*

nosa caliginosa, *Dendrodrilus rubidus subrubicundus*, так и виды с ограниченными ареалами: *E. nordenskioldi nordenskioldi*, *E. nordenskioldi pallida*, которые населяют территории Восточ-

ной Европы, Сибири, Урала, Дальнего Востока, Казахстана и Монголии [3, 10, 19]. В табл. 1 приведен видовой состав дождевых червей для каждой речной долины.

Таблица 1

Table 1

Видовой состав дождевых червей (Lumbricidae) в речных долинах

Species composition of earthworms (Lumbricidae) in river valleys

Вид	Долины рек					
	Барышиха	2-я Ельцовка	Тула	Ноздриха	Крутиха	Иня
<i>Dendrobaena octaedra</i> (Savigny, 1826)	+	+	—	+	+	+
<i>Lumbricus rubellus</i> (Hoffmeister, 1843)	+	+	+	+	+	+
<i>Octolasion lacteum</i> (Örley, 1885)	+	+	+	+	+	+
<i>Aporrectodea caliginosa caliginosa</i> (Savigny, 1826)	+	+	+	—	+	+
<i>Eisenia nordenskioldi nordenskioldi</i> (Eisen, 1873)	+	—	—	+	—	+
<i>Eisenia nordenskioldi pallida</i> (Malevič, 1956)	+	+	—	+	+	+
<i>Dendrodrilus rubidus subrubicundus</i> (Eisen, 1874)	—**	+	—	—	—	—
Всего видов	6	6	3	5	5	6

Примечание. * — присутствие вида в местообитании; ** — отсутствие вида в местообитании.

В долине реки Барышиха обитают представители шести видов и подвидов семейства Lumbricidae. Из них наибольшие показатели

плотности населения отмечены у космополитов: *O. lacteum*, *L. rubellus*, *A. caliginosa caliginosa*. Прочие виды малочисленны (табл. 2).

Таблица 2

Table 2

Видовой состав и плотность населения (особи/м², $\bar{X} \pm SE$) долины р. Барышиха

Species composition and density of population (individuals per m², $\bar{X} \pm SE$), Baryshikha River valley

Виды	Местообитания		
	Пойма	Склон	Терраса
<i>Dendrobaena octaedra</i>	24±15	4*	12±7
<i>Lumbricus rubellus</i>	64±19	28±13	12±7
<i>Octolasion lacteum</i>	96±36	84±23	144±38
<i>Aporrectodea caliginosa caliginosa</i>	92±32	52±18	36±17
<i>Eisenia nordenskioldi nordenskioldi</i>	0**	8	0
<i>Eisenia nordenskioldi pallida</i>	0	4	12±7

Примечание. * — вид обнаружен только в одной или в двух повторностях и его обилие очень мало; ** — вид не обнаружен в местообитании.

В долине реки 2-я Ельцовка семейство Lumbricidae представлено тремя видами и тремя подвидами (табл. 3), все они отмечены почти на каждой позиции долины. Эта долина — единственная из рассмотренных, где обнаружен *Dendrodrilus rubidus subrubicundus*. Также отличительная особенность этой территории — доминирование *A. caliginosa caliginosa* (доля от общей численности — 52,13 %), в то время как в других долинах преобладающий вид — *O. lacteum*.

В долине реки Крутиха обитают три вида и два подвида семейства Lumbricidae. Здесь доминирует *O. lacteum* (табл. 4), его плотность в 2–4 раза превышает плотность остальных видов во всех местообитаниях, а доля от общего населения составляет 67,16 %. Также в долине реки Крутиха, по сравнению с другими долинами, отмечена очень высокая плотность *E. nordenskioldi pallida* (14,33 %).

Таблица 3

Table 3

Видовой состав и плотность населения (особи/м², $X \pm SE$) долины р. 2-я Ельцовка

Species composition and density of population (individuals per m², $X \pm SE$), Eltsovka-2 River valley

Виды	Местообитания		
	Пойма	Склон	Терраса
<i>Dendrobaena octaedra</i>	12	12	16±9
<i>Lumbricus rubellus</i>	156±26	100±13	32±21
<i>Octolasion lacteum</i>	216±57	68±24	76±30
<i>Aporrectodea caliginosa caliginosa</i>	296±54	304±80	232±43
<i>Eisenia nordenskioldi pallida</i>	20±10	16±6	0
<i>Dendrodrius rubidus subrubicundus</i>	0	0	4

Таблица 4

Table 4

Видовой состав и плотность населения (особи/м², $X \pm SE$) дождевых червей долины р. Крутиха

**Species composition and density of population (individuals per m², $X \pm SE$)
of earthworms, Krutikha River valley**

Виды	Местообитания		
	Пойма	Склон	Терраса
<i>Dendrobaena octaedra</i>	8	12	4
<i>Lumbricus rubellus</i>	56±5	48±20	28±12
<i>Octolasion lacteum</i>	292±74	332±67	276±20
<i>Aporrectodea caliginosa caliginosa</i>	36±20	20±10	8±8
<i>Eisenia nordenskioldi pallida</i>	136±23	44±23	12±7

В долине реки Тула найдены всего два вида и один подвида семейства Lumbricidae (табл. 5). По профилю долины дождевые черви расселены крайне неравномерно: пойма почти не заселена; на склоне с луговой растительностью

преобладал подвида *A. caliginosa caliginosa*. Наиболее заселенным местообитанием оказалась поросшая тополями терраса, где доминировал *O. lacteum*, а *L. rubellus* и *A. caliginosa caliginosa* были представлены незначительно.

Таблица 5

Table 5

Видовой состав и плотность населения (особи/м², $X \pm SE$) долины р. Тула

Species composition and density of population (individuals per m², $X \pm SE$), Tula River valley

Виды	Местообитания		
	Пойма	Склон	Терраса
<i>Lumbricus rubellus</i>	24±10	12	64±13
<i>Octolasion lacteum</i>	0	36	568±147
<i>Aporrectodea caliginosa caliginosa</i>	32±18	132±36	40

В долине реки Ноздриха семейство Lumbricidae представлено тремя видами и двумя подвидами, среди которых преобладали *O. lacteum* и *L. rubellus* (табл. 6), обильно населяющие склон и террасу. В пойме дождевые черви встречались редко. Среди всех рассмотренных биотопов только в долине реки Ноздриха не был обнаружен подвида *A. caliginosa caliginosa*.

В долине реки Иня учеты проводились в августе и в сентябре 2016–2017 гг. Здесь семейство

Lumbricidae представлено тремя видами и двумя подвидами. Высокие показатели плотности населения отмечены у космополитных видов *O. lacteum* и *L. rubellus*. В долине также были отмечены *D. octaedra* и *A. caliginosa caliginosa*, но они малочисленны. В сборах 2017 г. обнаружено несколько особей *E. nordenskioldi nordenskioldi*.

Таблица 6

Table 6

Видовой состав и плотность населения (особи/м², $X \pm SE$) долины р. Ноздриха

Species composition and density of population (individuals per m², $X \pm SE$), Nozdrikha River valley

Виды	Местообитания		
	Пойма	Склон	Терраса
<i>Dendrobaena octaedra</i>	4	12±7	24±10
<i>Lumbricus rubellus</i>	36±25	44±18	144±70
<i>Octolasion lacteum</i>	8	324±119	152±43
<i>Eisenia nordenskioldi nordenskioldi</i>	8	4	0
<i>Eisenia nordenskioldi pallida</i>	20±12	8	0

Самая заселенная часть долины – пойма, почва в ней увлажнена за счет близкого расположения грунтовых вод. Хорошо выражен горизонт подстилки из опада листьев кустарников и высоких трав. На склоне и террасе плотность населения дождевых червей существенно ниже из-за пересыхания верхних горизонтов почвы и подстилки и антропогенных

причин – пал (выжигание) сухого травостоя в весеннее время года. Основные различия в межгодовой динамике следующие: по сборам 2016 г. было установлено, что доминирующий вид – *L. rubellus*, а субдоминант – *O. lacteum* (табл. 7). Сборы 2017 г. показали обратный результат: доминирующий вид – *O. lacteum*, а субдоминант – *L. rubellus* (табл. 8).

Таблица 7

Table 7

Видовой состав и плотность населения (особи/м², $X \pm SE$) долины р. Иня, 2016 г.

Species composition and density of population (individuals per m², $X \pm SE$), Inya River valley, 2016

Виды	Местообитания, летний учет № 1 (05–07.08.2016)		
	Пойма	Склон	Терраса
<i>Dendrobaena octaedra</i>	16±6	4	12±7
<i>Lumbricus rubellus</i>	160±36	52±23	28±16
<i>Octolasion lacteum</i>	176±98	32±9	32±6
<i>Aporrectodea caliginosa caliginosa</i>	12±7	0	0
Виды	Местообитания, летний учет № 2 (24–25.08.2016)		
	Пойма	Склон	Терраса
<i>Dendrobaena octaedra</i>	0	0	16±0
<i>Lumbricus rubellus</i>	104±8	72±21	52±22
<i>Octolasion lacteum</i>	120±66	28±10	20±4
<i>Aporrectodea caliginosa caliginosa</i>	12±7	0	0
Виды	Местообитания, осенний учет (07–11.09.2016)		
	Пойма	Склон	Терраса
<i>Dendrobaena octaedra</i>	4	0	8
<i>Lumbricus rubellus</i>	120±38	28±13	48±14
<i>Octolasion lacteum</i>	96±26	0	4
<i>Aporrectodea caliginosa caliginosa</i>	4	0	0

Таблица 8

Table 8

Видовой состав и плотность населения (особи/м², $X \pm SE$) долины р. Иня, 2017 г.

Species composition and density of population (individuals per m², $X \pm SE$), Inya River valley, 2017

Виды	Местообитания, летний учет № 1 (10–11.08.2017)		
	Пойма	Склон	Терраса
1	2	3	4
<i>Dendrobaena octaedra</i>	12±7	0	8±4
<i>Lumbricus rubellus</i>	148±66	44±7	52±25
<i>Octolasion lacteum</i>	268±122	116±38	156±41

Окончание табл. 8

1	2	3	4
<i>Aporrectodea caliginosa caliginosa</i>	24	0	44±24
<i>Eisenia nordenskioldi nordenskioldi</i>	0	4	0
<i>Eisenia nordenskioldi pallida</i>	0	0	4
Виды	Местообитания, летний учет № 2 (30–31.08.2017)		
	Пойма	Склон	Терраса
<i>Dendrobaena octaedra</i>	12	12±7	4
<i>Lumbricus rubellus</i>	80±17	68±25	16±6
<i>Octolasion lacteum</i>	188±33	56±24	76±22
<i>Aporrectodea caliginosa caliginosa</i>	32	40±30	0
<i>Eisenia nordenskioldi nordenskioldi</i>	0	0	8
<i>Eisenia nordenskioldi pallida</i>	0	0	0
Виды	Местообитания, осенний учет (11–13.09.2017)		
	Пойма	Склон	Терраса
<i>Dendrobaena octaedra</i>	28±10	0	8±4
<i>Lumbricus rubellus</i>	136±31	16±6	96±32
<i>Octolasion lacteum</i>	184±40	100±28	180±60
<i>Aporrectodea caliginosa caliginosa</i>	40±16	0	16±6
<i>Eisenia nordenskioldi nordenskioldi</i>	0	4	12
<i>Eisenia nordenskioldi pallida</i>	0	0	0

Синэкологические индексы

Для сравнительной оценки видового разнообразия дождевых червей в рассмотренных речных долинах нами были рассчитаны синэкологические индексы. В качестве меры разнообразия был использован индекс Шеннона [20]. Наибольших значений индекс достигает в долине реки Барышиха (1,88), наименьших – в долине реки Тула (1,23). Индексы остальных долин (2-я Ельцовка, Ноздриха, Иня) примерно одинаковы (табл. 9).

Для оценки выравненности и доминирования использован индекс Бергера-Паркера [20]. Его значения были высоки в долинах рек Барышиха (2,07) и 2-я Ельцовка (1,88). Наименьшее значение индекса отмечено в долине реки Крутиха (1,46). В других долинах значения индекса промежуточные в зависимости от разной степени доминирования одних видов над другими (см. табл. 9). Для долины Ини индексы были рассчитаны за период 2017 г.

Таблица 9

Table 9

Значение индексов Шеннона и Бергера-Паркера в исследованных долинах

Values of the Shannon and Berger-Parker indices in the valleys studied

Биотопы	Барышиха	2-я Ельцовка	Ноздриха	Тула	Крутиха	Иня
Индекс Шеннона (<i>H</i>)	1,88	1,7	1,43	1,23	1,43	1,58
Индекс Бергера-Паркера (<i>d</i>)	2,07	1,88	1,63	1,5	1,46	1,73

Демографические структуры популяций в долинах

Возрастные структуры приведены по данным сборов 2017 г. В большей части рассмотренных биотопов популяции видов-космополитов состояли из червей трех стадий развития: ювенильные, созревающие и половозрелые.

Вид *D. octaedra* обнаружен в долинах пяти рек: в долинах Барышихи, Крутихи и Ноздрихи были отмечены популяции с преобладанием ювенильных особей; в долинах рек Иня

и 2-я Ельцовка в популяциях преобладали взрослые особи. Созревающих особей (subadultus) у данного вида отмечено не было (рис. 6).

Представители вида *L. rubellus* обнаружены во всех исследованных долинах. Во всех рассмотренных популяциях преобладали ювенильные особи, а также хорошо выделялись созревающие особи (3–9 %), кроме долины реки Крутиха, где эта возрастная стадия не отмечалась (рис. 7).

Рис. 6. Демографическая структура *Dendrobaena octaedra*: 1 – ювенильные особи; 2 – половозрелые особи

Fig. 6. Demographic structure of *Dendrobaena octaedra*: 1 – juvenile individuals; 2 – mature individuals

Рис. 7. Демографическая структура *Lumbricus rubellus*:

1 – ювенильные особи; 2 – созревающие особи (subadult); 3 – половозрелые особи

Fig. 7. Demographic structure of *Lumbricus rubellus*:

1 – juvenile individuals; 2 – subadults; 3 – mature individuals

O. lacteum также обнаружен во всех биотопах. В долинах рек Барышиха, Крутиха, Ноздриха, Тула и Иня доля ювенильных особей в популяциях была очень высока (66–89 %),

созревающие особи встречались крайне редко (1–2 %). Только в долине реки 2-я Ельцовка доля взрослых особей превышала долю ювенильных (53 % взрослые, 47 % ювенильные) (рис. 8).

Рис. 8. Демографическая структура *Octolasion lacteum* (здесь и далее условные обозначения как для рис. 7)

Fig. 8. Demographic structure of *Octolasion lacteum* (hereinafter the legend as for Fig. 7.)

Подвид *A. caliginosa caliginosa* отсутствовал только в долине реки Ноздриха. В остальных биотопах были обнаружены популяции с рез-

ким преобладанием неполовозрелых особей (70–81 %) над половозрелыми (8–22 %). Нередко явно выделялись созревающие особи (рис. 9).

Рис. 9. Демографическая структура *Aporrectodea caliginosa caliginosa*

Fig. 9. Demographic structure of *Aporrectodea caliginosa caliginosa*

В некоторых из рассмотренных биотопов подвиды *E. nordenskioldi nordenskioldi* и *E. nordenskioldi pallida* малочисленны, их популяции часто состояли только из ювенильных и созревающих особей.

E. nordenskioldi nordenskioldi найден только в трех биотопах, где численность его очень низкая: долина Барышиха – 2 особи subadultus; долина Ноздрихи – 3 особи juv., долина Иня – 2 особи juv. и 4 особи subadultus. Половозрелые черви не были обнаружены.

E. nordenskioldi pallida обнаружен в пяти долинах. На территории долины Ноздрихи найдено только 7 неполовозрелых особей, в долине Иня найдена только одна неполовозрелая особь. В долинах рек Барышиха, Крутиха и 2-я Ельцовка популяции подвида содержали все возрастные стадии, кроме долины реки 2-я Ельцовка, где созревающие черви не были обнаружены (рис. 10). В долине Крутихи доля ювенильных и созревающих особей заметно превышала долю половозрелых.

Рис. 10. Демографическая структура *Eisenia nordenskioldi pallida*

Fig. 10. Demographic structure of *Eisenia nordenskioldi pallida*

Классификация местообитаний по степени предпочтения их видами

С помощью кластерного анализа нами было получено 4 группы местообитаний, выделенных по приуроченности к ним разных видов дождевых червей (рис. 11):

1. Группа местообитаний с доминированием *E. nordenskioldi nordenskioldi*: пойма р. Ноздриха, склоны р. Иня и р. Барышиха и терраса р. Иня.

2. Группа местообитаний с доминированием *A. caliginosa caliginosa*: пойма, склон и терраса реки 2-я Ельцовка. Кроме того, только на террасе реки 2-я Ельцовка обнаружен *D. rubidus subrubicundus*.

3. Группа местообитаний с доминированием *O. lacteum*: долины рек Крутиха и Тула. В долине Крутихи также была отмечена самая высокая плотность подвида *E. nordenskioldi pallida* (особенно в пойме).

4. Группа местообитаний с доминированием *D. octaedra* и *L. rubellus*: склон и терраса р. Ноздриха, пойма и терраса р. Барышиха, пойма р. Иня.

5. Данная группа включает местообитания, где (по сравнению с прочими территориями) преобладали виды-космополиты, населяющие самые верхние горизонты почвы (до 10 см) и питающиеся на ее поверхности [21].

Рис. 11. Классификация местообитаний по видовому предпочтению

Fig. 11. Classification of habitats according to species preferences

Обсуждение

Распределение дождевых червей в речных долинах

В исследованных речных долинах выявлено неравномерное распределение плотности дождевых червей по местообитаниям и доминирование отдельных видов, за исключением долины р. Барышиха, где плотность часто встречающихся видов дождевых червей была примерно одинакова в различных местообитаниях (см. табл. 2).

В долине реки 2-я Ельцовка отмечено доминирование *A. caliginosa caliginosa*, что связано с наличием в долине слабо увлажненных луговых и лесных почв с развитым гумусовым горизонтом [22]; особенно на склоне, где была отмечена наибольшая плотность этого подвида. Плотность других видов существенно ниже. Подобные результаты в сходных местообитаниях были получены в почвах лугов и пойм Казахстана и пойменно-лесных почв приустьев реки Самара Днепровская на Украине [23, 24].

В долине реки Крутиха абсолютный доминант – *O. lacteum*. Этот космополитный вид обитает на небольшой глубине и предпочитает насыщенные перегноем почвы [1, 3, 21]. В долине почва с хорошо развитым гумусовым горизонтом, умеренно увлажнена; благоприятные трофические ресурсы обеспечивают разлагающаяся листовая подстилка на склоне и дернина на террасе. Поэтому плотность *O. lacteum* очень высока во всех местообитаниях. Подобные условия благоприятны и для *E. nordenskioldi pallida*, это единственный биотоп, где плотность подвида высока.

В долине Тулы упомянутые выше дождевые черви преобладали по численности в разных местообитаниях: на пологом открытом склоне доминировал подвид *Aporrectodea caliginosa caliginosa*, приспособленный к подобным ландшафтам, так как для него характерна летняя диапауза, вследствие чего вид хорошо переносит засуху [16, 21]. Согласно литературным данным, он способен обитать даже в сухой степной зоне [23]. В свою очередь, терраса, поросшая тополиным лесом, оказалась более благоприятной для *Octolasion lacteum*, предпочитающего влажные

и тенистые местообитания [25]. В меньшей степени на террасе был представлен *Lumbricus rubellus*, обитающий в развитой листовенной подстилке и верхних (0–5 см) слоях почвы.

В долине Ноздрихи в пойме почва сильно переувлажнена, на террасе – сухая, песчаная со слабо развитым гумусовым горизонтом, что является неподходящими условиями для червей, населяющих средние и глубокие слои почвы, о чем также свидетельствуют результаты исследований Кисенко Т. И. [24] и Антощенко-ва В. Ф. [26] по распределению червей в зависимости от почвенных условий. Поэтому данные местообитания населял в основном только *Lumbricus rubellus*, обитающий близко к поверхности почвы. Наиболее заселенным местообитанием с преобладанием вида *Octolasion lacteum* являлся склон. Также примечательно, что в долине Ноздрихи во время сбора дождевых червей в каждом местообитании было отмечено довольно много представителей сем. *Enchytraeidae* (попадались во время перебора почвы). Особенно они изобиловали в подстилке и верхних слоях почвы, где питаются разлагающейся органикой, принимая непосредственное участие в формировании гумусового горизонта. При малой численности дождевых червей энхитреиды в определенной мере компенсируют их функцию в почвенных экосистемах [27].

В долине реки Иня наибольшая плотность населения наблюдалась у *O. lacteum* и *L. rubellus*. По литературным данным эти виды широко распространены в речных долинах, например, они часто встречаются в пойме Днепра [26]. Известно, что *O. lacteum* хорошо переносит переувлажнение и способен обитать в плохо аэрируемых почвах благодаря физиологическим особенностям кровеносной системы [3, 21, 26]. У данного вида имеется хорошо развитая густая подкожная сеть кровеносных сосудов и высокое содержание гемоглобина в крови [3]; он даже способен выдерживать затопление почвы морской водой, т.е. переносит высокую соленость [28]. Поэтому *O. lacteum* был обнаружен в большом количестве в верхней пойме Ини, которая избыточно увлажняется за счет многочисленных родников и грунтовых вод. Также эти условия объясняют низкую плотность подвида *A. caliginosa caliginosa*, который чаще обитает в сухих местах, в том числе и в менее увлажненных поймах [23, 26]. Многими исследователями в поймах была отмечена довольно высокая плотность *L. rubellus*, так как вид тяготеет к влажным местообитаниям с развитой подстилкой, служащим ему пищей и средой обитания [25, 29]. *L. rubellus* хорошо переносит затопление, а также является

г-стратегом, что позволяет ему сохранять стабильную динамику популяции даже при резких изменениях гидротермических характеристик пойм [25, 29, 30]. Склон в долине Ини хорошо освещается солнцем, древостой на нем разрежен, а влага плохо скапливается из-за крутизны, поэтому из-за частого пересыхания почвы и подстилки плотность населения дождевых червей низкая. Нами отмечено, что около 2/3 населения червей сосредоточено в глубоких горизонтах почвы. Терраса тоже пересыхает в летнее время; некоторые ее участки несколько лет назад сильно пострадали от весеннего пала травы, который повредил не только подстилку, но и верхние горизонты почвы. В настоящее время такие участки террасы постепенно зарастают травянистой растительностью и небольшими кустарниками, в них накапливается подстилка и происходит заселение дождевыми червями [31].

Согласно результатам двухлетних наблюдений в долине реки Иня, численное соотношение дождевых червей разных видов в целом было примерно одинаковым в течение рассмотренного временного промежутка за август и сентябрь. Изменялись показатели плотности червей, которые в осенних сборах были ниже по сравнению с летними, что объясняется погодными изменениями: понижением среднесуточной температуры и началом периода осенних заморозков. С наступлением холодов многие черви постепенно уходят в почву на большую глубину, где впадают в состояние диапаузы на зимний период [1, 3].

Приведенные выше заключения подтверждаются синэкологическими индексами. Согласно индексу Шеннона наибольшее разнообразие дождевых червей наблюдалось в долине реки Барышиха (1,88), наименьшее – в долине реки Тула (1,23) (см. табл. 9). Низкое значение индекса в данном случае подтверждается небольшим числом видов (всего 3) с заметным преобладанием одного вида *O. lacteum*. Значения индекса Шеннона остальных долин примерно одинаковы и имеют промежуточные значения (см. табл. 9), в них встречалось по 5–6 видов, однако некоторые представители были отмечены лишь в нескольких экземплярах, вследствие чего значение индекса снижается. Наибольшие показатели индекса выравненности и доминирования Бергера-Паркера – также в долине р. Барышиха (2,07), где видовое разнообразие высокое и отсутствует резкое доминирование отдельных видов. В других долинах низкие значения обусловлены разной степенью преобладания одного вида над другими и отсутствием некоторых видов (например, в долинах Тулы и Ноздрихи). Наименьшее значение ин-

декса в долине реки Крутиха (1,49) обусловлено очень высокой плотностью населения *O. lacteum*, которая примерно в 7 раз превышает другие виды.

Классификация местообитаний по степени предпочтения их видами

Приуроченность дождевых червей к определенным территориям была также проиллюстрирована с помощью кластерного анализа. Используемый при нормировке данных показатель предпочтения должен был определить наиболее благоприятные местообитания для червей конкретного вида [17].

Например, в одну группу были сведены все данные по учетам червей в местообитаниях долины реки 2-я Ельцовка, так как почвы этой территории умеренно увлажнены и имеют хорошо развитый гумусовый горизонт, что обеспечивает *A. caliginosa caliginosa* благоприятные условия обитания. По результатам кластеризации все местообитания Тулы и Крутихи были объединены как наиболее благоприятные для вида *O. lacteum*; поймы данных рек сильно увлажнены, а на склонах и террасах присутствуют серые лесные почвы с хорошо выраженной листовенной подстилкой [22]. Пойма, склон и терраса Крутихи образовали также своеобразную подгруппу, где помимо высокой плотности *O. lacteum* изобиловал подвид *E. nordenskioldi pallida*. Пойма и склон р. Тула выделены как самые малозаселенные местообитания и включены в эту группу за счет сходства в низком видовом разнообразии с террасой р. Тула.

Местообитания следующих трех долин согласно кластеризации – наиболее благоприятны для подстилочных и почвенно-подстилочных видов дождевых червей, так как в них имеется хорошо развитая подстилка (в долине реки Ноздриха – листовенная, в долинах рек Иня и Барышиха – смешанная), которая служит им основной пищей [21]. Также развитая подстилка способствует миграциям и расселению червей во влажные периоды сезона, так как в ней червям намного проще передвигаться, чем в почве [2, 3, 32]. Таким образом, были четко выделены группы местообитаний с присутствием подвидов *E. nordenskioldi nordenskioldi* и наиболее высокой плотностью населения *D. octaedra* и *L. rubellus*.

Демографические структуры популяций в долинах

Для каждого биотопа было приведено соотношение возрастных стадий обнаруженных ви-

дов дождевых червей. Нами было решено объединять созревающих особей с ювенильными, так как к ним мы относили червей, у которых были заметны только пубертатные валики (иногда слегка сегментированные) и слабо сформированный пояс. Такие черви, согласно литературным данным, к размножению еще не приступали [8, 15, 16].

На территориях долин Барышихи, Крутихи и Ноздрихи в популяциях вида *D. octaedra* доля ювенильных особей (60–67 %) превышала долю взрослых (33–40 %), в то время как в долинах Ини и 2-й Ельцовки наблюдалась обратная картина (доля взрослых 70–76 %). Это, возможно, обусловлено отсутствием подходящих условий для размножения червей или гибелью большого числа особей, не приступивших к размножению (особенно ювенильных), поскольку данный вид обитает в подстилке и довольно чувствителен к изменению факторов среды, например, к чрезмерному пересыханию подстилки на слабо затененных участках, или ее выжиганию, что имело место в некоторых биотопах [31, 32].

Популяции видов *L. rubellus* и *O. lacteum* из-за большой доли ювенильных червей (55–89 %) можно считать устойчивыми [34], так как велика вероятность, что в них определенная доля ювенильных особей доживет до половозрелой стадии, и будет происходить смена поколений. Это наблюдалось во всех долинах, кроме 2-й Ельцовки, где доля взрослых особей *O. lacteum* превышала долю ювенильных. Вероятно, это связано с неблагоприятными почвенными условиями для обитания этого вида [31–33].

Во всех популяциях подвида *A. caliginosa caliginosa* отмечено значительное преобладание ювенильных особей над взрослыми, особенно в долинах с часто пересыхающими луговыми почвами (Тула, 2-я Ельцовка). Это объясняется высокой конкурентоспособностью вида: из-за способности к летней диапаузе он расселяется даже в засушливых местах, а также имеет сравнительно высокую плодовитость, что было показано при изучении возрастных стадий данного подвида [16].

Подвиды *E. nordenskioldi nordenskioldi* и *E. nordenskioldi pallida* встречались крайне редко. *E. nordenskioldi nordenskioldi* найден единично, поэтому делать какие-либо обоснованные выводы о состоянии популяций этого подвида в данных биотопах невозможно. Низкая численность и одновозрастный состав могут быть обусловлены неподходящими условиями среды обитания или конкуренцией с другими видами, что экспериментально доказывалось некоторыми авторами [19, 34].

Наиболее устойчивая популяция *E. nordenskioldi pallida* обнаружена в долине реки Крутиха, где этот подвид второй по обилию после *O. lacteum*. В популяции присутствуют особи трех стадий развития, большую долю составляют ювенильные черви (71 %), что повышает устойчивость популяции [33]. Это также подтверждает, что местообитания долины реки Крутиха наиболее благоприятные для *E. nordenskioldi pallida*. На территориях рек Барышиха и 2-я Ельцовка плотность населения подвида *E. nordenskioldi pallida* была низкая, что гипотетически обуславливают конкуренцией с другими видами этой же экологической группы: *O. lacteum* и *A. caliginosa caliginosa*, плотность которых в данных местообитаниях была весьма высока [34].

Заключение

В ходе исследований установлено, что видовой состав дождевых червей малых речных долин лесостепного Приобья представлен в основном видами-космополитами, а также подвидами *E. nordenskioldi nordenskioldi* и *E. nordenskioldi pallida*, населяющими азиатскую часть России и сопредельные территории.

Наибольшее видовое разнообразие выявлено в долине реки Барышиха, наименьшее – в долине реки Тула. Высокие плотности червей отмечены в популяциях *L. rubellus*, *O. lacteum* и *A. caliginosa caliginosa*, что отличается от данных по речным долинам других регионов. Чаще всего в долинах преобладал *O. lacteum*, лишь только в долине р. 2-я Ельцовка высокая плотность подвида *A. caliginosa caliginosa*. Примечательно, что на всех рассмотренных территориях широко распространенные в Сибири *E. nordenskioldi nordenskioldi* и *E. nordenskioldi pallida* были весьма малочисленны.

При сравнении населения дождевых червей в разных долинах у некоторых видов была выяв-

лена биотопическая приуроченность к определенным местообитаниям. *A. caliginosa caliginosa* обитает в умеренно увлажненных почвах открытых местообитаний. Виды *D. octaedra* и *L. rubellus* обнаружены в залесенных местообитаниях пойм и террас с серыми лесными почвами и мощной подстилкой. Вид *O. lacteum* приурочен к поймам с аллювиальными почвами и также часто встречается на затененных участках террас с серыми лесными почвами.

В демографической структуре большей части популяций дождевых червей преобладают ювенильные особи, популяции с преобладанием взрослых особей или одновозрастные популяции крайне редки.

Данное исследование – начальный этап в изучении сообществ дождевых червей как лесостепного Приобья, так и Новосибирской области в целом.

В дальнейшем планируется исследовать не только речные долины, но и другие биотопы: мелколиственные леса, овраги, заболоченные местности, луга, валежники. Это позволит расширить сведения о биотопическом распределении видов и подвидов дождевых червей и, возможно, обнаружить новые виды.

Благодарности

Автор выражает искреннюю признательность и благодарность аспиранту кафедры общей биологии и экологии НГУ М. Н. Ким-Кашменской за помощь в определении материала и многочисленные консультации, взаимопонимание и поддержку на основных этапах работы; проф. М. Г. Сергееву и ст. преп. В. В. Молодцову за помощь в организации исследования, технические и научные советы по обработке материала; к.б.н. А. П. Гераськиной за консультирование по организационным вопросам, а также анонимным рецензентам за ценные советы, рекомендации и справедливые замечания.

Библиографический список

1. Чекановская, О. В. Дождевые черви и почвообразование / О. В. Чекановская. – Москва ; Ленинград : Изд-во АН СССР, 1960. – 208 с.
2. Гапонов, С. П. Почвенная зоология / С. П. Гапонов, Л. Н. Хицова. – Воронеж : Воронеж. гос. ун-т, 2005. – 143 с.
3. Перель, Т. С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР / Т. С. Перель. – Москва : Наука, 1979. – 272 с.
4. Impact of flood deposits on earthworm communities in alder forests from a subalpine floodplain (Kandersteg, Switzerland) / G. Bullinger-Weber, C. Guenat, C. Salome, J.-M. Gobat, R.-C. Le Bayon // European journal of soil biology. – 2011. – Vol. 30. – P. 1–7.
5. Didden, W. Oligochaeta // Bioindicators and Biomonitoring: Principles, Concepts and Applications / ed. by B. A. Markert, A. M. Breure, H. G. Zechmeister. – Elsevier, Amsterdam, 2003. – P. 555–576.
6. Стебаев, И. В. Экологическое своеобразие и пространственная структура почвенно-зоологических комплексов каштановых и сопутствующих им почв гор юга Сибири : автореф. ... дис. д-ра биол. наук / Стебаев И. В. – Москва, 1971. – 55 с.

7. Стебаев, И. В. Животное население почв северной части Барабинской лесостепи и водный режим почв / И. В. Стебаев, В. В. Волковинцер // Зоологический журнал. – 1964. – Т. 43, № 10. – С. 1425–1438.
8. Ким-Кашменская, М. Н. Фауна дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*), долина р. Бердь в Присалаирье / М. Н. Ким-Кашменская // Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы : тез. докл. Всерос. конф. молодых ученых с междунар. участием (23–27 июня 2016 г.). – Улан-Удэ, 2016. – С. 242–243.
9. Поляков, А. В. Перспективы кариотипической диагностики для изучения структуры видов дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) в Западной Сибири / А. В. Поляков // V Международная конференция по кариосистематике беспозвоночных животных : тез. докл. (16–20 августа 2010 г.). – Новосибирск, 2010. – С. 66.
10. ДНК-штрихкодирование: сколько видов дождевых червей живет на юге Западной Сибири? / С. В. Шеховцов, Н. Э. Базарова, Д. И. Берман, Н. А. Булахова, Е. В. Голованова, С. В. Коняев, Т. М. Кругова, И. И. Любечанский, С. Е. Пельтек // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2016. – № 20. – С. 125–130.
11. Исаченко, А. Г. Ландшафтоведение и физико-географическое районирование / А. Г. Исаченко. – Москва : Высш. шк., 1991. – 366 с.
12. Мугако, А. Л. Природа Новосибирской области / А. Л. Мугако. – Новосибирск : Новосибирский государственный краеведческий музей, 2008. – 40 с.
13. Методы почвенно-зоологических исследований / под ред. М. С. Гилярова. – Москва : Наука, 1975. – 281 с.
14. Raw, F. Estimating earthworms population using formalin / F. Raw // Nature. – 1959. – Vol. 184. – P. 1661–1662.
15. Всеволодова-Перель, Т. С. Дождевые черви фауны России. Кадастр и определитель / Т. С. Всеволодова-Перель. – Москва : Наука, 1997. – 102 с.
16. Шашков, М. П. Популяционно-демографические подходы к изучению внутривидовых дождевых червей в лесах Калужской области / М. П. Шашков // Лесоведение. – 2016. – № 1. – С. 55–64.
17. Стебаев, И. В. Пространственная структура животного населения и биогеоценозов в стоково-геохимических сериях ландшафтов / И. В. Стебаев // Зоологический журнал. – 1976. – Т. 55, № 2. – С. 191–204.
18. Райзин, Дж. Вэн. Классификация и кластер / Дж. Вэн Райзин ; пер. с англ. П. П. Кольцова ; под ред. Ю. И. Журавлева. – Москва : Мир, 1980. – 390 с.
19. Шеховцов, С. В. Видовой комплекс *Eisenia nordenskioldi* (*Lumbricidae*, *Oligochaeta*): филогения, филогеография, экология / С. В. Шеховцов, Д. И. Берман // XVIII Всероссийское совещание по почвенной зоологии : тез. докл. (22–26 октября 2018 г.). – Москва, 2018. – С. 224–225.
20. География и мониторинг биоразнообразия : серия учеб. пособий / под ред. Н. С. Касимова, Э. П. Романовой, А. А. Тишкова. – Москва : Изд-во Научного и учебно-методического центра, 2002. – 432 с.
21. Перель, Т. С. Жизненные формы дождевых червей (*Lumbricidae*) / Т. С. Перель // Журнал общей биологии. – 1975. – Т. 36, № 2. – С. 189–202.
22. Семендяева, Н. В. Почвы Новосибирской области и их сельскохозяйственное использование : учеб. пособие / Н. В. Семендяева, Л. П. Галеева, А. Н. Мармулев ; под ред. Н. В. Семендяевой. – Новосибирск : Новосиб. гос. аграр. ун-т, 2010. – 187 с.
23. Новак, А. И. Биотопическое распределение дождевых червей семейства *Lumbricidae* в Алма-Атинской области / А. И. Новак // Вестник Ульяновской государственной сельскохозяйственной академии. – 2015. – № 4. – С. 78–83.
24. Кисенко, Т. И. Почвенная мезофауна поймы реки Самара Днепропетровская / Т. И. Кисенко, А. В. Жуков // Вестник Днепропетровского университета. – 2000. – № 7. – С. 62–68.
25. Bauer, R. Characterization of the lumbricid fauna in alluvial soils in the Danube River floodplain area east of Vienna / R. Bauer, K. Kupper, H. W. Muller // Biologiezentrum. – 1998. – Vol. 30/1. – P. 11–20.
26. Антощенко, В. Ф. Особенности распределения дождевых червей в зависимости от почвенных условий / В. Ф. Антощенко, А. П. Гераськина, О. А. Ревина // Чтения памяти проф. В. В. Станчинского. – Смоленск : СГПУ, 2004. – № 4. – С. 642–644.
27. Чекановская, О. В. Водные малощетинковые черви фауны СССР / О. В. Чекановская. – Москва ; Ленинград : Изд-во АН СССР, 1962. – 411 с.
28. Effect of flooding by fresh and brackish water on earthworm communities along Matsalu Bay and the Kasari River / M. Ivask, M. Meriste, A. Kuu, S. Kutti, E. Sizov // European journal of soil biology. – 2012. – Vol. 53. – P. 11–15.
29. Earthworm communities in alluvial forests: Influence of altitude, vegetation stages and soil parameters / C. Salome, C. Guenat, G. Bullinger-Weber, J.-M. Gobat, R.-C. Le Bayon // Pedobiologia. – 2011. – Vol. 54S. – P. 89–89.
30. Plum, N. M. Floods and drought: response of earthworms and potworms (*Oligochaeta*: *Lumbricidae*, *Enchytraeidae*) to hydrological extremes in wet grassland / N. M. Plum, J. Filser // Pedobiologia. – 2005. – Vol. 49. – P. 443–453.
31. Ермолов, С. А. Сравнительный анализ населения почвенно-подстилочных беспозвоночных в биотопах речных долин / С. А. Ермолов // 54-я Международная научная студенческая конференция МНСК-2016 : тез. докл. (16–20 апреля 2016 г.). – Новосибирск, 2016. – С. 23.
32. Гераськина, А. П. Экологическая оценка динамики комплекса дождевых червей (*Lumbricidae*) в ходе восстановительных сукцессий : монография / А. П. Гераськина. – Смоленск : Изд-во СГМУ, 2016. – 149 с.
33. Крылова, Л. П. Дождевые черви (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) таежной зоны республики Коми / Л. П. Крылова, Л. И. Акулова, М. М. Долгин. – Сыктывкар, 2011. – 104 с.

34. Голованова, Е. В. Есть ли преимущества у аборигенного вида дождевых червей по сравнению с видами вселенцами в Западной Сибири? / Е. В. Голованова, С. Ю. Князев, К. Карабан // XVIII Всероссийское совещание по почвенной зоологии : тез. докл. (22–26 октября 2018 г.). – Москва, 2018. – С. 60–61.

References

1. Chekanovskaya O. V. *Dozhdevye chervi i pochvoobrazovanie* [Earthworms and soil formation]. Moscow; Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1960, 208 p. [In Russian]
2. Gaponov S. P., Khitsova L. N. *Pochvennaya zoologiya* [Soil zoology]. Voronezh: Voronezh. gos. un-t, 2005, 143 p. [In Russian]
3. Perel' T. S. *Rasprostranenie i zakonomernosti raspredeleniya dozhdevykh chervev fauny SSSR* [Distribution and distribution pattern of earthworms of the USSR fauna]. Moscow: Nauka, 1979, 272 p. [In Russian]
4. Bullinger-Weber G., Guenat C., Salome C., Gobat J.-M., Le Bayon R.-C. *European journal of soil biology*. 2011, vol. 30, pp. 1–7.
5. Didden W. *Bioindicators and Biomonitors: Principles, Concepts and Applications*. Elsevier, Amsterdam, 2003, pp. 555–576.
6. Stebaev I. V. *Ekologicheskoe svoeobrazie i prostranstvennaya struktura pochvenno-zoologicheskikh kompleksov kashtanovykh i soputstvuyushchikh im pochv gor yuga Sibiri: avtoref. dis. d-ra biol. nauk* [Ecological identity and spatial structure of soil zoological complexes of the chestnut and their corresponding soils in the southern Siberian mountains: abstract of thesis of doctor of biol. sciences]. Moscow, 1971, 55 p. [In Russian]
7. Stebaev I. V., Volkovintser V. V. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 1964, vol. 43, no. 10, pp. 1425–1438. [In Russian]
8. Kim-Kashmenskaya M. N. *Bioraznoobrazie: global'nye i regional'nye protsessy: tez. dokl. Vseros. konf. molodykh uchennykh s mezhdunar. uchastiem (23–27 iyunya 2016 g.)* [Biological diversity: global and regional processes: proceedings of the National conference of young scientists with international participation]. Ulan-Ude, 2016, pp. 242–243. [In Russian]
9. Polyakov A. V. *V Mezhdunarodnaya konferentsiya po karyosistematike bespozvonochnykh zhivotnykh: tez. dokl. (16–20 avgusta 2010 g.)* [International conference in karyotaxonomy of the invertebrate animals: proceedings (16–20 August, 2010)]. Novosibirsk, 2010, p. 66. [In Russian]
10. Shekhovtsov S. V., Bazarova N. E., Berman D. I., Bulakhova N. A., Golovanova E. V., Konyaev S. V., Krugova T. M., Lyubchanskiy I. I., Pel'tek S. E. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii* [Vavilov journal on genetics and selection]. 2016, no. 20, pp. 125–130. [In Russian]
11. Isachenko A. G. *Landshaftovedenie i fiziko-geograficheskoe rayonirovanie* [Landscape studies and physical and geographic zoning]. Moscow: Vyssh. shk., 1991, 366 p. [In Russian]
12. Mugako A. L. *Priroda Novosibirskoy oblasti* [Nature of the Novosibirsk Region]. Novosibirsk: Novosibirskiy gosudarstvennyy kraevedcheskiy muzey, 2008, 40 p. [In Russian]
13. *Metody pochvenno-zoologicheskikh issledovaniy* [Methods of soil and zoological research]. Ed. by M. S. Gilyarov. Moscow: Nauka, 1975, 281 p. [In Russian]
14. Raw F. *Nature*. 1959, vol. 184, pp. 1661–1662.
15. Vsevolodova-Perel' T. S. *Dozhdevye chervi fauny Rossii. Kadastr i opredelitel'* [Earthworms of the fauna of Russia. Cadastre and determinant]. Moscow: Nauka, 1997, 102 p. [In Russian]
16. Shashkov M. P. *Lesovedenie* [Forest studies]. 2016, no. 1, pp. 55–64. [In Russian]
17. Stebaev I. V. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 1976, vol. 55, no. 2, pp. 191–204. [In Russian]
18. Rayzin Dzh. Ven. *Klassifikatsiya i klaster* [Classification and cluster]. Transl. from Engl. by P. P. Kol'tsov. Moscow: Mir, 1980, 390 p. [In Russian]
19. Shekhovtsov S. V., Berman D. I. *XVIII Vserossiyskoe soveshchanie po pochvennoy zoologii: tez. dokl. (22–26 oktyabrya 2018 g.)* [XVIII National meeting on soil zoology: proceedings (22–26 October, 2018)]. Moscow, 2018, pp. 224–225. [In Russian]
20. *Geografiya i monitoring bioraznoobraziya: seriya ucheb. posobiy* [Biodiversity geography and monitoring: guidelines series]. Eds. N. S. Kasimov, E. P. Romanova, A. A. Tishkov. Moscow: Izd-vo Nauchnogo i uchebno-metodicheskogo tsentra, 2002, 432 p. [In Russian]
21. Perel' T. S. *Zhurnal obshchey biologii* [General biology journal]. 1975, vol. 36, no. 2, pp. 189–202. [In Russian]
22. Semendyaeva N. V., Galeeva L. P., Marmulev A. N. *Pochvy Novosibirskoy oblasti i ikh sel'skokhozyaystvennoe ispol'zovanie: ucheb. posobie* [Novosibirsk Region soils and their agricultural exploitation: teaching manual]. Novosibirsk: Novosib. gos. agrar. un-t, 2010, 187 p. [In Russian]
23. Novak A. I. *Vestnik Ul'yanovskoy gosudarstvennoy sel'skokhozyaystvennoy akademii* [Proceedings of Ulyanovsk State Agricultural Academy]. 2015, no. 4, pp. 78–83. [In Russian]
24. Kisenko T. I., Zhukov A. V. *Vestnik Dnepropetrovskogo universiteta* [Proceedings of Dnepropetrovsk university]. 2000, no. 7, pp. 62–68. [In Russian]
25. Bauer R., Kupper K., Muller H. W. *Biologiezentrum* [Biological centre]. 1998, vol. 30/1, pp. 11–20.
26. Antoshchenkov V. F., Geras'kina A. P., Revina O. A. *Chteniya pamyati prof. V. V. Stanchinskogo* [Readings to the memory of V.V. Stanchinsky]. Smolensk: SGPU, 2004, no. 4, pp. 642–644. [In Russian]

27. Chekanovskaya O. V. *Vodnye maloshchetinkovye chervi fauny SSSR* [Aquatic oligochaete of the USSR fauna]. Moscow; Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1962, 411 p. [In Russian]
28. Ivask M., Meriste M., Kuu A., Kutti S., Sizov E. *European journal of soil biology*. 2012, vol. 53, pp. 11–15.
29. Salome C., Guenat C., Bullinger-Weber G., Gobat J.-M., Le Bayon R.-C. *Pedobiologia*. 2011, vol. 54S, pp. 89–89.
30. Plum N. M., Filser J. *Pedobiologia*. 2005, vol. 49, pp. 443–453.
31. Ermolov S. A. *54-ya Mezhdunarodnaya nauchnaya studencheskaya konferentsiya MNSK-2016: tez. dokl. (16–20 aprelya 2016 g.)* [54th International Research Students' Conference: proceedings (16-20 April, 2016)]. Novosibirsk, 2016, p. 23. [In Russian]
32. Geras'kina A. P. *Ekologicheskaya otsenka dinamiki kompleksa dozhdevykh chervev (Lumbricidae) v khode vosstanovitel'nykh suksessiy: monografiya* [Ecological evaluation of earthworms complex dynamics]. Smolensk: Izd-vo SGMU, 2016, 149 p. [In Russian]
33. Krylova L. P., Akulova L. I., Dolgin M. M. *Dozhdevye chervi (Oligochaeta, Lumbricidae) taezhnoy zony respubliky Komi* [Earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) of the taiga zone of the Komi republic]. Syktyvkar, 2011, 104 p. [In Russian]
34. Golovanova E. V., Knyazev S. Yu., Karaban K. *XVIII Vserossiyskoe soveshchanie po pochvennoy zoologii: tez. dokl. (22–26 oktyabrya 2018 g.)* [XVIII National meeting on soil zoology: proceedings (22-26 October, 2018)]. Moscow, 2018, pp. 60–61. [In Russian]