

УДК 574.42+581.553+592

ОЦЕНКА РАСПРОСТРАНЕНИЯ СУБЭНДЕМИЧНЫХ ВИДОВ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ ГОРНЫХ ЛЕСОВ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА ПРИ РАЗЛИЧНЫХ СЦЕНАРИЯХ КЛИМАТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ¹

© 2024 г. Е. П. Гераськина^а, *, Н. Е. Шевченко^а^а Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН,
ул. Профсоюзная, д. 84/32, стр. 14, Москва, 117997, Россия* E-mail: angersgma@gmail.com

Поступила в редакцию 07.05.2024

После доработки 09.06.2024

Принята к публикации 08.07.2024

Происходящие климатические изменения оказывают влияние на почвы и почвенных беспозвоночных в основном через изменения температуры и режима осадков. Цель данной работы — оценка эколого-географических моделей распространения видов дождевых червей, построенных методом биоклиматического моделирования с применением различных климатических сценариев. Проведено моделирование ареалов двух субэндемичных видов дождевых червей, наиболее широко распространенных в настоящее время в лесных экосистемах Северо-Западного Кавказа: *Dendrobaena schmidtii* (исследованы отдельно почвенно-подстилочная и собственно почвенная формы) и *D. nassonovi* (норная форма). Моделирование проведено на основе натурных данных обнаружения видов и форм, полученных в ходе экспедиционных маршрутов 2014–2019 гг., выполненных от нижней границы леса до верхней на территории Северо-Западного Кавказа. Обследовано 1028 географических точек, из которых почвенно-подстилочная форма *D. schmidtii* обнаружена в 105 точках, собственно-почвенная — в 575, норный вид *D. nassonovi* — в 185. Модели построены до 2070 г. с помощью программного обеспечения Maxent 3.4.4. В качестве прогнозных оценок будущего изменения климата использовали сценарии, основанные на изменении концентрации парниковых газов: RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 6.0 и RCP 8.5. Показано, что изученные виды дождевых червей, принадлежащие к трем морфо-экологическим группам, уязвимы к повышению температуры в сочетании со снижением количества осадков, а также к неравномерному их выпадению, что находит отражение в сокращении площади потенциальных ареалов в наиболее пригодных условиях обитания для этих видов дождевых червей по разным климатическим сценариям, в особенности наиболее «жестким» — RCP 6.0 и RCP 8.5.

Ключевые слова: лумбрициды, Maxent, моделирование, потенциальный ареал, лес, экосистема, изменение климата

DOI: 10.31857/S0024114824040029, EDN: PDOHTG

Кавказский биогеографический регион среди всех лесных регионов с умеренным климатом выделяется особо как уникальная территория с наиболее богатым биологическим разнообразием, в том числе эндемичных видов. Высокий уровень видового разнообразия позволил отнести Кавказ к одной из 25 «горячих точек биоразнообразия» (biodiversity hotspots) на планете среди наземных экосистем. Для всей территории России это единственный экорегион, который соответствует критериям данной концепции, согласно которой «горячие точки» — это биологически самые

богатые и находящиеся под угрозой исчезновения наземные экорегионы Земли (Myers et al., 2000).

Известно, что горные леса Кавказа — один из центров видообразования, в том числе экосистемных инженеров — дождевых червей. На Северо-Западном Кавказе из семейства Lumbricidae, наиболее представленного на этой территории, обитает 22 вида, при этом в малонарушенных лесах по биомассе и численности зачастую доминируют эндемичные и субэндемичные виды, в отличие, например, от равнинных территорий европейской части России, где обитают только космополиты (Рапопорт, Цепкова,

¹ Исследование выполнено в рамках проекта РНФ № 23-24-00543 «Геопространственное моделирование сообществ дождевых червей Северо-Западного Кавказа методами машинного обучения».

2015; Гераськина, 2016; Гераськина, Шевченко, 2021). Дождевые черви выполняют множество экосистемных функций в лесах. Разложение подстилки, роющая деятельность и формирование копролитов в результате жизнедеятельности дождевых червей способствуют круговороту питательных веществ, инфильтрации воды, росту растений, стабильности почвенных агрегатов и хранению углерода в почве (Coleman et al., 2017). Дождевые черви, как экосистемные инженеры, посредством физической и химической модификации окружающей среды создают и поддерживают среду обитания для других почвенных организмов (Eisenhauer, 2010).

Прогнозируется, что происходящие климатические изменения окажут существенные влияния на численность и структуру почвенных беспозвоночных. При этом ожидается, что в большей степени на почвенных сапрофагов повлияют уровень осадков и повышение температуры, чем рост содержания углекислого газа в атмосфере (Goncharov et al., 2023). Существенные изменения могут произойти в распределении дождевых червей, для которых влажность и температура — важнейшие факторы их активности. Ожидается, что теплый и сухой климат снизит численность и биомассу дождевых червей, а теплый и влажный, напротив, повысит плотность большинства видов и будет способствовать их распространению (Singh et al., 2019). При этом такие экстремальные явления, как засухи, пожары, наводнения окажут крайне негативное влияние на популяции дождевых червей (Mariotte et al., 2016). Отмечается неоднозначность прогнозных оценок при комбинированном влиянии абиотических, биотических и антропогенных факторов (Singh et al., 2019; Ghosh, 2021).

Цель данной статьи — оценка эколого-географических моделей распространения крымско-кавказских видов дождевых червей, построенных методом биоклиматического моделирования с применением различных климатических сценариев.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Моделирование проведено для двух субэндемичных видов дождевых червей, широко распространенных в лесных экосистемах Северо-Западного Кавказа: *Dendrobaena schmidtii* (Michaelsen, 1907) и *D. nassonovi* (Kulagin, 1889).

Dendrobaena schmidtii — крымско-кавказский полиморфный вид (Всеволодова-Перель, 1997), который включает подстилочную, почвенно-подстилочную и собственно почвенную формы (Raporort, 2009; Шеховцов и др., 2020). В исследование включены две наиболее часто встречающиеся формы: почвенно-подстилочная и собственно почвенная. Моделирование выполнено для каждой формы в отдельности.

D. nassonovi — крымско-кавказский норный вид дождевых червей, синоним которого *Dendrobaena mariupolienis* Wyssotzky, 1898, более широко известен

в литературе до обновления списка валидных видов и семейств дождевых червей в 2023 году (Misirlioglu et al., 2023).

Моделирование проведено для лесного пояса Северо-Западного Кавказа на основе собственного материала, полученного при отборе почвенно-зоологических проб в весенне-летние сезоны с 2014 по 2019 гг. Всего обследовано 1028 географических точек (расстояние между точками составляет не менее 200 м). Почвенно-подстилочная форма *D. schmidtii* обнаружена в 105 географических точках, собственно почвенная — в 575, вид *D. nassonovi* обнаружен в 185 точках. Современные карты их распространения опубликованы ранее (Geraskina, Shevchenko, 2021, 2023).

Регион исследования. Материал собран на территории Северо-Западного Кавказа: в Краснодарском крае, Республике Адыгее и Карачаево-Черкесской Республике. Исследования проведены в лесном поясе на высотах от 42 до 1965 м. над ур. м. Климат района — умеренный и влажный: среднегодовая температура составляет 7.7—11.1 °С выше нуля, средняя температура января — 4—5 °С ниже нуля, а июля и августа — около 15 °С выше нуля; годовая сумма осадков варьирует от 500 до 3000 мм (Агроклиматический... 1961). На маршрутах, выполненных от нижней границы леса до верхней, обследованы широколиственные (преимущественно грабовые, грабово-буковые, дубово-грабовые леса и др.), мелколиственные (ольховые, березовые, осиновые и березово-осиновые леса), хвойно-широколиственные (преимущественно пихтово-буковые и елово-буковые леса) и хвойные леса (еловые, пихтовые, пихтово-еловые и сосновые).

Почвы в основном бурые или серые лесные, по гранулометрическому составу чаще всего средне- и легкосуглинистые (в черноольшаниках тяжело-суглинистые с признаками оглеения) (WRB, 2015).

Биоклиматические предикторы. При моделировании использована климатическая база WorldClim (www.worldclim.org) (минимальное разрешение 5 угловых минут или ~ 9 км на пиксель), которая позволяет провести интерполяцию наблюдаемых данных с 1950 по 2023 гг. Климатические переменные: BIO 1 — среднегодовая температура, °С; BIO 2 — среднемесячная температура, °С; BIO 3 — изотермичность (BIO 2/ BIO 7)×100; BIO 4 — сезонность температуры (стандартное отклонение ×100); BIO 5 — максимальная температура теплого месяца, °С; BIO 6 — минимальная температура холодного месяца, °С; BIO 7 — годовая амплитуда температур (BIO 5 — BIO 6), °С; BIO 8 — средняя температура самого влажного квартала, °С; BIO 9 — средняя температура самого сухого квартала, °С; BIO 10 — средняя температура самого теплого квартала, °С; BIO 11 — средняя температура самого холодного квартала, °С; BIO 12 — количество осадков за год, мм; BIO 13 — количество осадков в наиболее влажный месяц, мм; BIO 14 — количество осадков в наиболее сухой месяц,

мм; BIO 15 — сезонность осадков (коэффициент вариации), CV; BIO 16 — количество осадков в наиболее влажный квартал, мм; BIO 17 — количество осадков в наиболее сухой квартал, мм; BIO 18 — количество осадков в наиболее теплый квартал, мм; BIO 19 — количество осадков в наиболее холодный квартал, мм (Fick et al., 2017).

Моделирование. При моделировании использовался один из широко применяющихся в современной экологии методов машинного обучения — метод максимальной энтропии. Карты распространения видов дождевых червей созданы с помощью программного обеспечения Maxent 3.4.4. Полученные карты с помощью цветowych градаций указывают на уровень вероятности обнаружения вида в конкретной точке и определяют степень влияния параметров среды (в %) на границы их распространения, то есть вклад каждого фактора при построении модели. Качество моделей оценивалось по значениям AUC — площадь под рабочей характеристикой приемника (ROC), представляющей долю истинных и ложноположительных классифицированных случаев (ошибки второго рода) (Fawcett, 2006). Качество модели оценивается как отличное при значениях AUC 0.9—1.0; хорошее при значениях 0.7—0.8 (Phillips, Dudík, 2008). Карты распространения видов были созданы с помощью пакета программного обеспечения ArcGIS 10.6.1.

В качестве прогнозных оценок будущего изменения климата использовали сценарии, основанные на изменении концентрации парниковых газов, представленные в пятом оценочном докладе межправительственной группы экспертов по изменению климата (МГЭИК): RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 6.0 и RCP 8.5 (IPCC, 2014). Сценарии RCP 2.6 и 8.5

характеризуются минимальными и максимальными выбросами парниковых газов соответственно, сценарии RCP 4.5, RCP 6.0 — промежуточные. Сценарии, не предусматривающие дополнительных усилий по ограничению выбросов (базовые сценарии), приводят к траекториям, находящимся в промежутке между RCP 6.0 и RCP 8.5 (IPCC, 2014). Модели распространения дождевых червей построены до 2070 г.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В предгорных и горных лесах Северо-Западного Кавказа, где обитают исследуемые виды и формы дождевых червей по четырем прогнозируемым сценариям, ожидаются увеличение среднегодовой температуры (BIO 1), снижение годовой суммы осадков (BIO 12), снижение количества осадков в самом сухом месяце года (BIO 14), повышение коэффициента вариации осадков (BIO 15). Указанные 4 биоклиматических предиктора из 19 вносят наибольший вклад в построение моделей распространения дождевых червей. Максимальный вклад в распространение вносит биоклиматический предиктор — количество осадков в наиболее сухом месяце года (табл. 1—3). Полученные модели распространения дождевых червей демонстрируют общие закономерности снижения потенциальных ареалов с наиболее пригодными условиями обитания (вероятность распространения — 0.6—0.8) для обитания видов при переходе от более «мягкого» сценария RCP 2.6 к более «жесткому» RCP 8.5 (рис. 1—3).

***Dendrobaena schmidtii* — почвенно-подстилочная форма.** Ареал почвенно-подстилочной формы *D. schmidtii* охватывает главным образом широколиственные

Таблица 1. Биоклиматические параметры современной области распространения почвенно-подстилочной формы *D. schmidtii* и при реализации 4 климатических сценариев

Параметр	Вклад, %	Значения	Климатический сценарий				
			Совр.	RCP 2.6	RCP 4.5	RCP 6.0	RCP 8.5
BIO 1 (°C)	1	Mean	4.8	6.9	7.4	7.8	9.1
		Max	9.6	11.9	12.4	12.9	14.2
		Min	−0.5	1.4	1.8	2.4	3.6
		SD	1.9	2.2	2.3	2.3	2.3
BIO 12 (мм)	4	Mean	1123	927	948	936	872
		Max	1427	963	993	977	912
		Min	880	844	871	853	798
		SD	164	31	31	33	30
BIO 14 (мм)	35.8	Mean	56	46	44	42	45
		Max	79	52	49	46	50
		Min	35	34	36	34	35
		SD	13	5	3	3	4
BIO 15 (%)	5	Mean	23	32	44	34	30
		Max	35	41	49	44	40
		Min	16	19	36	20	20
		SD	6	5	3	6	5

Примечание. BIO 1 — среднегодовая температура; BIO 12 — количество осадков за год; BIO 14 — количество осадков в наиболее сухой месяц; BIO 15 — сезонность осадков (коэффициент вариации).

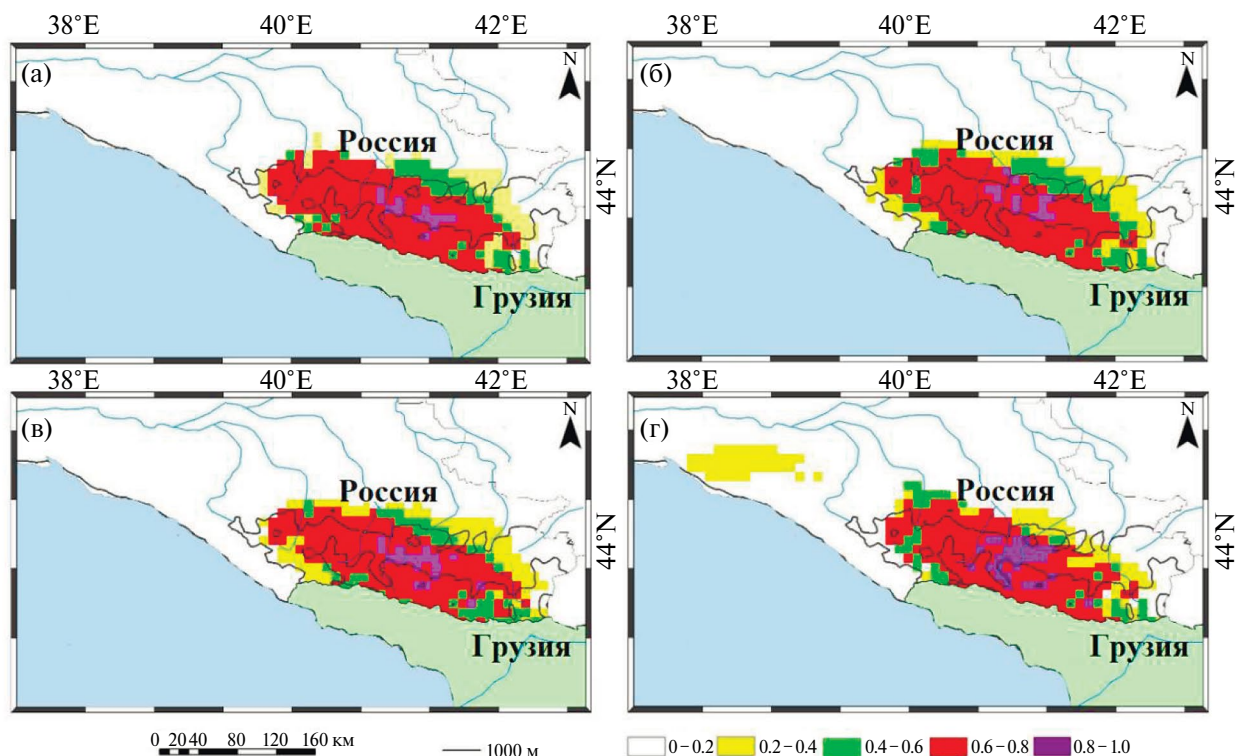


Рис. 1. Изменение области распространения почвенно-подстилочной формы *D. schmidtii* при 4 климатических сценариях: а — RCP 2.6, б — RCP 4.5, в — RCP 6.0, г — RCP 8.5.

Примечание. Цветовые градации показывают уровень вероятности обнаружения вида от 0 до 1 (0—100 %).

(грабовые, грабово-буковые) и хвойно-широколиственные среднегорные и высокогорные леса (рис. 1). При реализации сценария RCP 2.6 ареал практически не отличается от современного (карта современного ареала опубликована ранее (Geraskina, Shevchenko, 2021)). Также не ожидается больших различий и при реализации сценария RCP 4.5 (рис. 1б). При этих двух сценариях для территории обитания почвенно-подстилочной формы *D. schmidtii* прогнозируется повышение среднегодовой температуры на 2.1 °C (RCP 2.6) и 2.6 °C (RCP 4.5), снижение годового количества осадков на 196 мм (RCP 2.6) и 175 мм (RCP 4.5). Вклад этих предикторов в построение модели составляет менее 5 % (табл. 1). Наибольшее значение имеет сумма осадков в самом сухом месяце года (вклад 35.8 %) — этот показатель также снижается: на 10 мм (18 %) при реализации сценария RCP 2.6 и 12 мм (21 %) — для RCP 4.5. Повышается значение коэффициента вариации осадков (табл. 1).

Уменьшение потенциального ареала почвенно-подстилочной формы *D. schmidtii* можно ожидать при реализации сценария RCP 6.0 (рис. 1в). При этом сценарии прогнозируются повышение среднегодовой температуры на 3 °C, снижение годового количества осадков на 187 мм и количества осадков в самом сухом месяце года на 14 мм (25 %) в сравнении с современными параметрами. При реализации сценария RCP 8.5 ожидается снижение потенциального ареала

с уровнем вероятности нахождения вида 0.6—0.8, при этом повышается потенциальная площадь с уровнем вероятности 0.8—1.0, которая соответствует области хвойно-широколиственных лесов (рис. 1г). При этом сценарии, в сравнении с предыдущим, прогнозируется более высокое значение количества осадков в самом сухом месяце года, а также снижение коэффициента вариации осадков (табл. 1). В сравнении с современными значениями ожидается снижение общего годового суммы осадков на 251 мм и повышение среднегодовой температуры на 4.3 °C.

***Dendrobaena schmidtii* — собственно-почвенная форма.** Собственно почвенная форма *D. schmidtii*, в сравнении с почвенно-подстилочной, характеризуется значительно более широким потенциальным ареалом, который включает помимо широколиственных и хвойно-широколиственных среднегорных и темно- и светлехвойных высокогорных лесов (уровень вероятности 0.6—0.8) также мелколиственные низкогорные и равнинные предгорные территории (уровень вероятности 0.4—0.6) (рис. 2). Для собственно почвенной формы уменьшение потенциального ареала с наиболее пригодными условиями обитания (0.6—0.8) ожидается уже при реализации сценария RCP 4.5 (рис. 2б). При этом сценарии в современной области обитания этого вида прогнозируется повышение температуры на 2.5 °C, снижение годового количества осадков на 189 мм, снижение суммы осадков

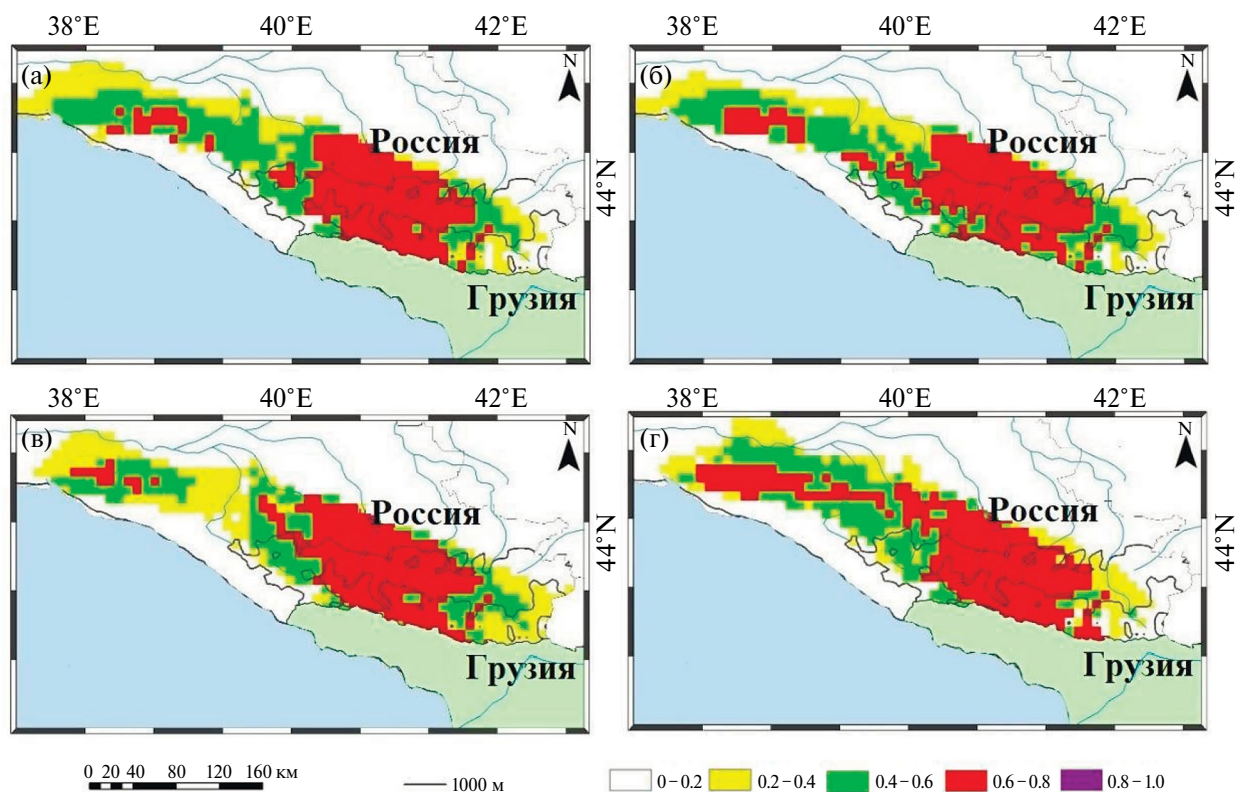


Рис. 2. Изменение области распространения собственно-почвенной формы *D. schmidtii* при 4 климатических сценариях: а — RCP 2.6, б — RCP 4.5, в — RCP 6.0, г — RCP 8.5.
Примечание. Цветовые градации показывают уровень вероятности обнаружения вида от 0 до 1 (0–100 %).

в самый сухой месяц года на 13 мм (22 %) и самый высокий среди четырех климатических сценариев коэффициент вариации осадков (табл. 2).

При реализации сценариев RCP 6.0 (рис. 2в) и RCP 8.5 (рис. 2г) прогнозируется еще большее снижение площади распространения собственно

Таблица 2. Биоклиматические параметры современной области распространения собственно почвенной формы *D. schmidtii* и при реализации 4 климатических сценариев

Параметр	Вклад, %	Значения	Климатический сценарий				
			Совр.	RCP 2.6	RCP 4.5	RCP 6.0	RCP 8.5
BIO 1 (°C)	2	Mean	5.7	7.8	8.2	8.8	10.0
		Max	10.1	12.6	13.0	14.0	14.9
		Min	−1.1	1.4	1.8	2.4	3.6
		SD	2.3	2.8	2.8	2.8	2.6
BIO 12 (мм)	9	Mean	1137	925	948	934	872
		Max	1431	985	1011	996	933
		Min	880	772	795	776	726
		SD	145	36	34	36	32
BIO 14 (мм)	33.2	Mean	59	48	46	43	47
		Max	80	55	51	38	52
		Min	35	39	38	36	38
		SD	10	3	2	2	3
BIO 15 (%)	7	Mean	21	28	35	30	27
		Max	35	41	47	44	40
		Min	16	18	26	20	19
		SD	5	3	6	6	5

Примечание. BIO 1 — среднегодовая температура; BIO 12 — количество осадков за год; BIO 14 — количество осадков в наиболее сухой месяц; BIO 15 — сезонность осадков (коэффициент вариации).

почвенной формы *D. schmidt* в области среднегорных и высокогорных лесов. При этом при сценарии RCP 8.5 ожидается расширение потенциального ареала в области равнинных и низкогорных лесов (рис. 2г). Детальный анализ биоклиматических данных показал, что в средне- и высокогорных лесах (высота 1512—2863 м над ур. м.) при реализации сценария RCP 8.5 ожидается наиболее резкое снижение годовой суммы осадков (на 305 мм) и количества осадков в самом сухом месяце года (16 мм/37 %) в сравнении с современными данными. В низкогорных и предгорных лесах снижение этих наиболее значимых показателей для дождевых червей менее выражено: годовая сумма осадков уменьшается на 120 мм, количество осадков в самом сухом месяце года — на 8 мм (15 %). Повышение среднегодовой температуры, в сравнении с современными значениями, прогнозируется на 2.9 °C в низкогорных и на 4.1 °C в высокогорных лесах.

***Dendrobaena nassonovi*.** Область распространения этого вида приурочена в высокой степени к предгорным, средне- и высокогорным лесам (рис. 3). При реализации сценария RCP 2.6 площадь распространения вида уменьшается в отличие от современного ареала (Geraskina, Shevchenko, 2023). При реализации сценария RCP 2.6 ожидаются повышение температуры на 1.9 °C, снижение годового количества осадков

на 269 мм, снижение суммы осадков в самом сухом месяце года на 16 мм (26 %), повышение коэффициента вариации осадков на 10 % (табл. 3). Сходные со сценарием RCP 2.6 модели распространения этого вида ожидаются и при реализации сценариев RCP 4.5 и RCP 6.0 (рис. 3а—в). При рассмотрении этих сценариев, в сравнении с RCP 2.6, прогнозируется меньшее снижение годовой суммы осадков, при этом сильнее выражены коэффициент вариации осадков и повышение среднегодовой температуры (табл. 2). Значения параметра — количество осадков в самом сухом месяце года, который вносит максимальный вклад в построение модели (43.1 %), варьирует незначительно в этих трех сценариях.

При реализации сценария RCP 8.5 ожидаются самые значительные изменения потенциального ареала *D. nassonovi*: сокращение общей потенциальной площади распространения в средне- и высокогорных буковых и грабово-буковых лесах (уровень вероятности — 0.6—0.8), повышение пригодности условий обитания в мелколиственных предгорных и низкогорных лесах (от 0.2 до 0.6) и повышение пригодности условий обитания (0.8—1.0) в области хвойно-широколиственных среднегорных лесов в бассейне Большой Лабы. При этом сценарии для потенциальной области распространения норного вида *D. nassonovi* прогнозируется в среднем повышение среднегодовой

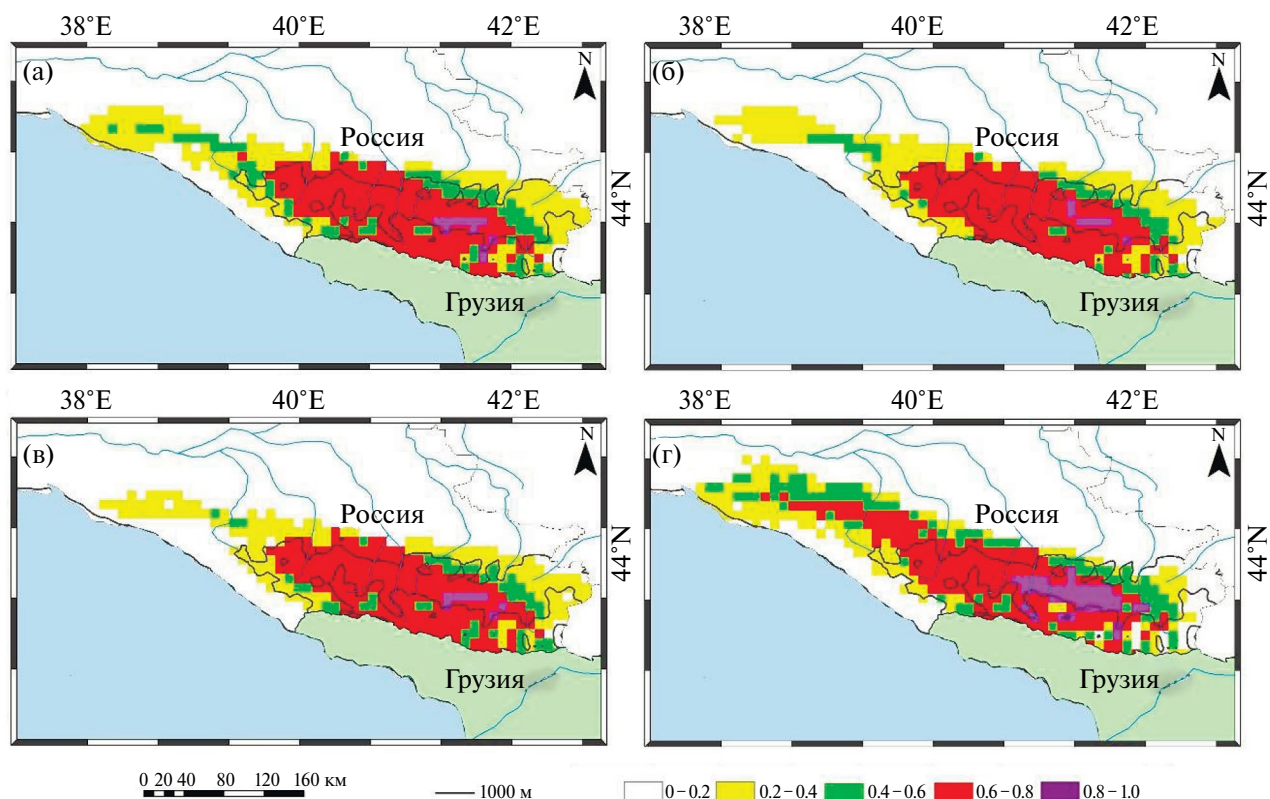


Рис. 3. Изменение области распространения норного вида *D. nassonovi* при четырех климатических сценариях: а — RCP 2.6, б — RCP 4.5, в — RCP 6.0, г — RCP 8.5.

Примечание. Цветовые градации показывают уровень вероятности обнаружения вида от 0 до 1 (0—100 %).

температуры на 4.2 °С, снижение годового количества осадков на 323 мм, снижение количества осадков в самом сухом месяце года на 17 мм (27 %), повышение коэффициента вариации осадков на 11 % (табл. 3). При этом в области повышения вероятности обитания вида (хвойно-широколиственные и широколиственные леса в районе Большой Лабы) ожидаются менее выраженные изменения: снижение годового количества осадков на 102 мм, снижение количества осадков в самом сухом месяце года на 2 мм (3 %), снижение на 4 % коэффициента вариации осадков, повышение годовой температуры прогнозируется на 4.7 °С. Сходные изменения ожидаются в предгорных и низкогорных районах, где повышается вероятность обитания этого вида.

Изменение климата признано одной из самых серьезных угроз биоразнообразию со значительными последствиями для функционирования наземных экосистем. Климатические условия — важные факторы, определяющие распространение и разнообразие дождевых червей. Изменение климата оказывает влияние на почвы и почвенные процессы в основном через изменения температуры и режима осадков. По некоторым оценкам ожидалось, что изменения климата могут быть благоприятны для дождевых червей, поскольку для ряда регионов прогнозируется повышение влажности и температуры (Singh et al., 2019). Дождевые черви — влаголюбивые животные, среди природных факторов в первую очередь влажность почвы лимитирует их распространение (Edwards, Bohlen, 1996). Кроме влажности, распространение дождевых червей ограничивают низкие температуры (Мещерякова, Берман, 2014). Для территории обитания эндемичных видов дождевых червей в лесах

Северо-Западного Кавказа показано повышение годовой температуры, но при этом существенное снижение как годовой суммы осадков, так и количества осадков в самый сухой месяц года. Среди всех биоклиматических предикторов именно количество осадков в самый сухой месяц года вносит максимальный вклад в распределение дождевых червей почти на порядок выше, чем другие факторы (табл. 1—3), в том числе годовая сумма осадков и количество осадков в самый влажный сезон и месяц (Geraskina, Shevchenko, 2019, 2021). Популяции дождевых червей особенно уязвимы к летним засушливым периодам. Наименее адаптированы к перенесению засух подстилочные и почвенно-подстилочные виды, т. к. пересыхание верхних органогенных горизонтов ведет к гибели этих групп червей, поскольку у них нет способности перемещаться в глубокие почвенные горизонты, как у собственно-почвенных и норных видов. Присутствие валежа разных стадий разложения может смягчить эти последствия (Гераскина, 2016). Для собственно почвенных (эндогейных) видов показано повышение метаболической и роющей активности при повышении температуры до определенного предела, соответствующего метаболическому оптимуму только при условии достаточной влажности почвы (Wever et al., 2001). Следовательно, активность эндогейных дождевых червей, вероятно, может возрасти при повышенных температурах почвы в будущем, если уровень влажности почвы будет достаточно высоким (Singh et al., 2019).

Норные виды дождевых червей при снижении влажности почвы обитают на больших глубинах в вертикальных ходах и не выходят на поверхность. Норник *D. nassonovi* может уходить на глубину до 8 метров

Таблица 3. Биоклиматические параметры современной области распространения норного вида *D. nassonovi* и при реализации четырех климатических сценариев

Параметр	Вклад, %	Значения	Климатический сценарий				
			Совр.	RCP 2.6	RCP 4.5	RCP 6.0	RCP 8.5
BIO 1 (°C)	1	Mean	4.2	6.1	6.6	7.2	8.4
		Max	11.7	13.2	13.7	1.4	1.5
		Min	−1.1	3.5	3.9	4.5	5.7
		SD	2.1	2.4	2.3	2.4	2.4
BIO 12 (мм)	6	Mean	1203	934	954	943	880
		Max	1463	1060	1092	1072	1024
		Min	741	817	841	823	762
		SD	186	36	37	38	38
BIO 14 (мм)	43.1	Mean	62	46	44	44	45
		Max	98	77	74	71	62
		Min	26	30	31	30	31
		SD	15	7	6	6	5
BIO 15 (%)	5	Mean	22	32	39	37	33
		Max	45	44	49	48	43
		Min	16	12	19	16	18
		SD	7	6	6	6	5

Примечание. BIO 1 — среднегодовая температура; BIO 12 — количество осадков за год; BIO 14 — количество осадков в наиболее сухой месяц; BIO 15 — сезонность осадков (коэффициент вариации).

(Квавадзе, 1985). Несмотря на такую поведенческую адаптацию, позволяющую избежать отклонения фактора влажности от оптимальных значений, вклад предиктора количества осадков для этого вида в самом сухом месяце года составил 43.1 % — наибольшее значение среди исследованных видов и групп дождевых червей. Вероятно, это связано с тем, что в засушливый период, если и не происходит масштабной гибели дождевых червей, то ограничения активности взрослых особей и возможности роста и развития молоди, которая, в отличие от взрослых червей, населяет верхние горизонты, негативно сказываются на популяциях норных видов.

Сезонность осадков (коэффициент вариации) вносит больший вклад в построение потенциальных ареалов дождевых червей, чем снижение годовой суммы осадков (табл. 1—3). Неравномерность выпадения осадков — важный фактор в распределении дождевых червей, повышение количества осадков в зимний период и снижение в летний, когда возможна активная жизнедеятельность червей, будут ограничивать устойчивое развитие популяций. Кроме того, изменения интенсивности и распределения осадков в течение года могут вызвать дополнительный водный и метаболический стресс у дождевых червей (Hughes et al., 2018).

Таким образом, все изученные виды дождевых червей, принадлежащие к трем морфо-экологическим группам, уязвимы к повышению температуры в сочетании со снижением количества осадков, а также к неравномерному их выпадению, что и находит отражение в сокращении потенциальной площади в наиболее пригодных условиях для обитания видов по разным климатическим сценариям, в особенности наиболее «жестким» — RCP 6.0 и RCP 8.5.

Прогнозируемые изменения климата окажут влияние и на распространение древесной растительности. Исследуемые виды *D. schmidt* и *D. nassonovi* в высокой степени приурочены к хвойно-широколиственным лесам. При этом почвенно-подстилочная форма *D. schmidt* и норный вид *D. nassonovi* чаще населяют леса с преобладанием широколиственных видов: бука (*Fagus*), клена (*Acer*), ясеня (*Fraxinus*), липы (*Tilia*) (Рапопорт, Цепкова, 2019; Гераскина, Шевченко, 2021). В этих лесах формируется оптимальная по трофическим и топическим качествам подстилка, которая важна для почвенно-подстилочных и норных дождевых червей не только как трофический ресурс, но и как горизонт обитания (для норных видов — временный). Кроме того, сохранению этих видов способствует валеж лиственных деревьев, где также временно могут находиться дождевые черви (Geraskina, Shevchenko, 2023). Возможное увеличение ареалов широколиственных видов (Грабенко, 2011; Сергиенко, Константинов, 2016) также объясняет некоторое расширение отдельных областей высокой вероятности обнаружения этих форм червей в горных районах при реализации 4 климатических сценариев.

Собственно почвенная форма *D. schmidt* населяет разные типы леса от черноольшаников до светлохвойных лесов, преобладает в хвойно-широколиственных лесах с участием пихты, также в темнохвойных лесах (Рапопорт, Цепкова, 2015, 2019; Geraskina, Shevchenko, 2021). Построенные модели распространения вида демонстрируют снижение потенциального ареала этой формы в средне- и высокогорных лесах (рис. 2), что может быть связано в том числе и с прогнозируемым сужением области распространения хвойных видов (Грабенко, 2011; Акатов и др., 2013). Увеличение потенциального ареала в равнинных лесах (рис. 2г) при сценарии RCP 8.5, вероятно, связано с менее критичным для собственно почвенных червей снижением количества осадков в равнинных и предгорных лесах в сравнении с высокогорными районами, что в сочетании с повышением среднегодовой температуры на 2.9 °C может быть благоприятным фактором для эндогеичных червей (Wever et al., 2001).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Происходящие климатические изменения окажут существенные влияния на численность, состав и структуру почвенных беспозвоночных. Наиболее уязвимы к изменениям климата эндемичные виды, для которых особенно важно сохранение местообитаний, отсутствие масштабных и частых экстремальных природных явлений и антропогенного вмешательства. Изменение климата оказывает влияние на почвы и почвенных беспозвоночных в основном через изменения температуры и режима осадков. В данном исследовании проведено моделирование ареалов двух субэндемичных видов дождевых червей, наиболее широко распространенных в настоящее время в лесных экосистемах северо-западного Кавказа: *Dendrobaena schmidt* (исследованы отдельно почвенно-подстилочная и собственно почвенная формы) и *D. nassonovi* (норная форма). В предгорных и горных лесах Северо-Западного Кавказа, где обитают исследуемые виды и формы дождевых червей, по четырем прогнозируемым сценариям до 2070 г. ожидаются увеличение среднегодовой температуры (на 3.9—4.3 °C), снижение годовой суммы осадков (на 251—323 мм/год), снижение количества осадков в самом сухом месяце года (на 14—17 мм, что составляет 25—27 %), повышение коэффициента вариации осадков (на 14—21 %). Указанные биоклиматические предикторы вносят наибольший вклад в построение моделей потенциальных ареалов дождевых червей. Максимальный вклад в распространение вносит предиктор — количество осадков в наиболее сухом месяце года (33.2—43.1 %). Полученные модели распространения крымско-кавказских видов дождевых червей демонстрируют общие закономерности снижения площади потенциальных ареалов в наиболее пригодных условиях обитания (вероятностью 0.6—0.8) при переходе от более «мягкого» сценария RCP 2.6

к более «жесткому» RCP 8.5. Кроме того, необходимо учитывать и изменение ареалов лиственных и хвойных видов древесной растительности, что найдет отражение в распределении почвенных сапрофагов, биотопически приуроченных к определенным типам леса и качеству опада.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агроклиматический справочник по Краснодарскому краю. Краснодар, 1961. 466 с.
- Акатов В. В., Акатов П. В., Майоров С. В. Тенденции изменения высотного ареала пихты Нордмана на Западном Кавказе (бассейн р. Белая) // Известия Российской академии наук. Серия географическая. 2013. № 2. С. 104—114.
- Всеволодова-Перель Т. С. Дождевые черви фауны России. Кадастр и определитель. М.: Наука, 1997. 101 с.
- Гераськина А. П. Дождевые черви (Oligochaeta, Lumbricidae) окрестностей пос. Домбай Тебердинского заповедника (Северо-Западный Кавказ, Карачаево-Черкессия) // Труды зоологического института РАН. 2016. № 320 (4). С. 450—466.
- Гераськина А. П., Шевченко Н. Е. Оценка приуроченности морфо-экологических групп дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) к основным типам леса бассейна реки Большая Лаба (Северо-Западный Кавказ) // Зоологический журнал. 2021. Т. 100. № 1. С. 3—16.
- Грабенко Е. А. Изменчивость лесной растительности в условиях заповедного режима на Западном Кавказе: дис. ... кандидата географических наук: 25.00.23. М.: ИГ РАН, 2011. 24 с.
- Квавадзе Э. Ш. Дождевые черви (Lumbricidae) Кавказа. Тбилиси: Мецниереба, 1985. 283 с.
- Мещерякова Е. Н., Берман Д. И. Устойчивость к отрицательным температурам и географическое распространение дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae, Moniligastridae) // Зоологический журнал. 2014. Т. 93. № 1. С. 53—64.
- Рапопорт И. Б., Цепкова Н. Л. Структура населения и топические преферендумы дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) в почвах эталонных лесных формаций бассейнов рек Теберда и Большой Зеленчук (Тебердинский заповедник, Северо-Западный Кавказ) // Известия Самарского научного центра РАН. 2015. Т. 17. № 6. С. 33—39.
- Рапопорт И. Б., Цепкова Н. Л. Население дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) бассейна среднего течения реки Большая Лаба (Северо-Западный Кавказ, буферная зона Кавказского заповедника) // Зоологический журнал. 2019. Т. 98. № 5. С. 485—503.
- Сергиенко В. Г., Константинов А. В. Прогноз влияния изменения климата на разнообразие природных экосистем и видов флористических и фаунистических комплексов биоты России // Труды СПбНИИЛХ. 2016. № 2. С. 29—44.
- Шеховцов С. В., Рапопорт И. Б., Полубоярова Т. В., Гераськина А. П., Голованова Е. В., Пельтек С. Е. Морфотипы и генетическая изменчивость *Dendrobaena schmidtii* (Lumbricidae, Annelida) // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2020. Т. 24. № 1. С. 48—54.
- Coleman D. C., Callaham M. A., Crossley D. A. Jr. Fundamentals of Soil Ecology. Third Edition. Academic press, Cambridge, Massachusetts, 2017. 369 p.
- Edwards C. A., Bohlen P. J. Biology and ecology of earthworms. Third Edition. Chapman & Hall, 1996. 426 p.
- Eisenhauer N. The action of an animal ecosystem engineer: Identification of the main mechanisms of earthworm impacts on soil microarthropods // Pedobiologia. 2010. V. 53. № 6. P. 343—352.
- Fawcett T. Introduction to ROC Analysis // Pattern Recognition Letters. 2006. V. 27. № 8. P. 861—874.
- Fick S. E., Hijmans R. J. WorldClim 2: New 1 km spatial resolution climate surfaces for global land areas // International Journal of Climatology. 2017. V. 37. № 12. P. 4302—4315.
- Geraskina A., Shevchenko N. Spatial distribution of the anecic species of earthworms *Dendrobaena nassonovi nassonovi* (Oligochaeta: Lumbricidae) in the forest belt of the Northwestern Caucasus // Forests. 2023. V. 14. № 12. Article 2367.
- Geraskina A., Shevchenko N. Spatial distribution of the epigeic species of earthworms *Dendrobaena octaedra* and *D. attemsi* (Oligochaeta: Lumbricidae) in the forest belt of the northwestern Caucasus // Turkish Journal of Zoology. 2019. V. 43. № 5. P. 480—489.
- Geraskina A., Shevchenko N. Distribution of epi-endogeic and endogeic earthworm species (Oligochaeta: Lumbricidae) in the forest belt of the Northwest Caucasus // Zootaxa. 2021. V. 4975. № 3. P. 561573.
- Ghosh S. Climate change and earthworms: A global perspective // International Journal of Entomology Research. 2021. V. 6. № 4. P. 167—171.
- Goncharov A. A., Leonov V. D., Rozanova O. L., Semenina E. E., Tsurikov S. M., Uvarov A. V., Zuev A. G., Tiunov A. V. A meta-analysis suggests climate change shifts structure of regional communities of soil invertebrates // Soil Biology and Biochemistry. 2023. V. 181. P. 109014.
- Hughes F. M., Cortes-Figueira J. E., Drumond M. A. Anticipating the response of the Brazilian giant earthworm (*Rhinodrilus alatus*) to climate change: implications for its traditional use // Anais da Academia Brasileira de Ciências. 2019. V. 91. № 1. P. e20180308.
- IPCC: Climate Change 2014. Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / Eds. R. K. Pachauri, L. A. Meyer. IPCC, Geneva, Switzerland, 2014. 151 p.
- Mariotte P., Le Bayon R. C., Eisenhauer N., Guenat C., Butler A. Subordinate plant species moderate drought effects

- on earthworm communities in grasslands // Soil Biology and Biochemistry. 2016. V. 96. P. 119—127.
- Misirlioglu M., Reynolds J., Stojanović M., Trakić T., Sekulić J., James S., Csuzdi C., Decaëns T., Lapied E., Phillips H. R. P., Cameron E. K., Brown G. G. Earthworms (Clitellata, Megadrili) of the world: An updated checklist of valid species and families, with notes on their distribution // Zootaxa. 2023. № 5255. № 1. P. 417—438.
- Myers N., Mittermeier R. A., Mittermeier C. G., Da Fonseca G. A., Kent J. Biodiversity hotspots for conservation priorities // Nature. 2000. V. 403. № 6772. P. 853—858.
- Phillips S., Dudík M. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation // Ecography. 2008. V. 31. P. 161—175.
- Rapoport I. B. Morpho-ecological forms of *Dendrobaena schmidtii* Michaelsen, 1907 (Oligochaeta, Lumbricidae) of North Caucasus // Fourth International Oligochaete Taxonomy Meetings: Book of Abstracts. Diyarbakir, Turkey, 2009. P. 39.
- Singh J., Schädler M., Demetrio W., Brown G. G., Eisenhauer N. Climate change effects on earthworms—a review // Soil Organisms. 2019. V. 91. № 3. P. 114—138.
- Wever L. A., Lysyk T. J., Clapperton M. J. The influence of soil moisture and temperature on the survival, aestivation, growth and development of juvenile *Aporrectodea tuberculata* (Eisen) (Lumbricidae) // Pedobiologia. 2001. V. 45. № 2. P. 121—133.
- WRB World Reference Base for Soil Resources 2014. International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps // World Soil Resources Reports. № 106. IUSS Working Group. Roma, Italy: FAO, 2015.

Assessment of Subendemic Earthworms' Species Distribution in the Mountain Forests of North-Western Caucasus under Different Climate Change Scenarios

A. P. Geraskina¹*, N. E. Shevchenko¹

¹Center for Forest Ecology and Productivity of the RAS,
Profsoyuznaya st. 84/32 bldg. 14, Moscow, 117997, Russia

* E-mail: angersgma@gmail.com

The ongoing climate changes affect soils and soil invertebrates mainly through changes in temperature and precipitation patterns. The purpose of this work is to evaluate ecological and geographical distribution models of various earthworm species, created using the method of bioclimatic modelling for various climatic scenarios. Habitats modelling for two subendemic species of earthworms, currently most widespread in the forest ecosystems of the North-Western Caucasus, was carried out: *Dendrobaena schmidtii* (epi-endogeic and endogeic forms were studied separately) and *D. nassonovi* (anecic form). The modelling was carried out based on the field data on the species and forms detection, obtained during the expedition routes of 2014—2019, carried out from the lower tree line to the upper one in the North-Western Caucasus. 1028 geographical points were surveyed, of which the epi-endogeic form *D. schmidtii* was found in 105 points, the endogeic form in 575, and the anecic species *D. nassonovi* in 185. Models were developed up to year 2070 using Maxent 3.4.4 software. Scenarios based on changes in greenhouse gas concentrations were used as future climate change forecasts: RCP 2.6, RCP 4.5, RCP 6.0 and RCP 8.5. It has been shown that the studied species of earthworms belonging to three morpho-ecological groups are vulnerable to rising temperatures combined with a decrease in precipitation, as well as to uneven precipitation. It is reflected in a reduction in the area of potential habitats in the most suitable habitat conditions for these species of earthworms under different climatic scenarios, especially the most “severe” ones — RCP 6.0 and RCP 8.5.

Keywords: Lumbricidae, Maxent, modelling, potential habitat area, forest, ecosystem, climate change.

Acknowledgements: The study has been carried out within the framework of the RSF project № 23-24-00543 “Geospatial modelling of the earthworm communities of the North-Western Caucasus using the machine learning methods”.

REFERENCES

- Agroklimaticheskii spravochnik po Krasnodarskomu krayu* (Agroclimatic guide to the Krasnodar Territory), Krasnodar: 1961, 466 p.
- Akatov V. V., Akatov P. V., Maiorov S. V., Tendentsii izmeneniya vysotnogo areala pikhty Nordmana na Zapadnom Kavkaze (bassein r. Belaya) (Trends in altitude area of Nordmann fir in the Western Caucasus (Basin of Belaya River) in the relation with the global warming Issue), *Izvestiya Rossiiskoi akademii nauk. Seriya geograficheskaya*, 2013, No. 2, pp. 104–114.
- Coleman D. C., Callahan M. A., Crossley D. A. Jr., *Fundamentals of Soil Ecology*, Cambridge, Massachusetts: Academic press, 2017. 369 p.
- Edwards C. A., Bohlen P. J., *Biology and ecology of earthworms*, Chapman & Hall, 1996, 426 p.
- Eisenhauer N., The action of an animal ecosystem engineer: Identification of the main mechanisms of earthworm impacts on soil microarthropods, *Pedobiologia*, 2010, Vol. 53, No. 6, pp. 343–352.
- Fawcett T., Introduction to ROC Analysis, *Pattern Recognition Letters*, 2006, Vol. 27, No. 8, pp. 861–874.
- Fick S. E., Hijmans R. J., WorldClim 2: New 1 km spatial resolution climate surfaces for global land areas, *International Journal of Climatology*, 2017, Vol. 37, No. 12, pp. 4302–4315.
- Geraskina A., Shevchenko N., Distribution of epi-endogeic and endogeic earthworm species (Oligochaeta: Lumbricidae) in the forest belt of the Northwest Caucasus, *Zootaxa*, 2021, Vol. 4975, No. 3, p. 561573.
- Geraskina A., Shevchenko N., Spatial distribution of the anecic species of earthworms *Dendrobaena nassonovi nassonovi* (Oligochaeta: Lumbricidae) in the forest belt of the Northwestern Caucasus, *Forests*, 2023, Vol. 14, No. 12, Article 2367.
- Geraskina A., Shevchenko N., Spatial distribution of the epigeic species of earthworms *Dendrobaena octaedra* and *D. attemsi* (Oligochaeta: Lumbricidae) in the forest belt of the northwestern Caucasus, *Turkish Journal of Zoology*, 2019, Vol. 43, No. 5, pp. 480–489.
- Geraskina A. P., Dozhdevye chervi (Oligochaeta, Lumbricidae) okrestnostei pos. Dombai Teberdinskogo zapovednika (Severo-Zapadnyi Kavkaz, Karachaevo-Cherkessiya) (Earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) near the township Dombay of Teberda Reserve (Northwest Caucasus, Karachay-Cherkessia)), *Trudy zoologicheskogo instituta RAN*, 2016, Vol. 320, No. 4, pp. 450–466.
- Geras'kina A. P., Shevchenko N. E., Otsenka priurochenosti morfo-ekologicheskikh grupp dozhdevykh chervei (Oligochaeta, Lumbricidae) k osnovnym tipam lesa basseina reki Bol'shaya Laba (Severo-Zapadnyi Kavkaz) (Assessment of the restrictions of morpho-ecological groups of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) to the basic types of forest in the basin of Big Laba River, Northwestern Caucasus), *Zoologicheskii zhurnal*, 2021, Vol. 100, No. 1, pp. 3–16.
- Ghosh S., Climate change and earthworms: A global perspective, *International Journal of Entomology Research*, 2021, Vol. 6, No. 4, pp. 167–171.
- Goncharov A. A., Leonov V. D., Rozanova O. L., Semenina E. E., Tsurikov S. M., Uvarov A. V., Zuev A. G., Tiunov A. V., A meta-analysis suggests climate change shifts structure of regional communities of soil invertebrates, *Soil Biology and Biochemistry*, 2023, Vol. 181, p. 109014.
- Grabenko E. A., *Izmenchivost' lesnoi rastitel'nosti v usloviyakh zapovednogo rezhima na Zapadnom Kavkaze. Diss. kand. geograf. nauk* (Variability of forest vegetation under the conditions of the reserve regime in the Western Caucasus. Cand. of geogr. sci. thesis), Moscow: IG RAN, 2011, 24 p.
- Hughes F. M., Cortes-Figueira J. E., Drumond M. A., Anticipating the response of the Brazilian giant earthworm (*Rhinodrilus alatus*) to climate change: implications for its traditional use, *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 2019, Vol. 91, No. 1, p. e20180308.
- IPCC: *Climate Change 2014*. Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, Geneva, Switzerland: IPCC, 2014. 151 p.
- Kvavadze E. S., *Dozhdevye chervi (Lumbricidae) Kavkaza* (Earthworms (Lumbricidae) of the Caucasus), Tbilisi: Metsniereba, 1985, 283 p.
- Mariotte P., Le Bayon R. C., Eisenhauer N., Guenat C., Buttler A., Subordinate plant species moderate drought effects on earthworm communities in grasslands, *Soil Biology and Biochemistry*, 2016, Vol. 96, pp. 119–127.
- Meshcheryakova E. N., Berman D. I., Ustoichivost' k otritsatel'nyim temperaturam i geograficheskoe rasprostranenie dozhdevykh chervei (Oligochaeta, Lumbricidae, Moniligastridae) (The coldhardiness and geographic distribution of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae, Moniligastridae)), *Zoologicheskii zhurnal*, 2014, Vol. 93, No. 1, pp. 53–64.
- Misirlioglu M., Reynolds J., Stojanović M., Trakić T., Sekulić J., James S., Csuzdi C., Decaens T., Lapied E., Phillips H. R. P., Cameron E. K., Brown G. G., Earthworms (Clitellata, Megadrili) of the world: An updated checklist of valid species and families, with notes on their distribution, *Zootaxa*, 2023, No. 5255, No. 1, pp. 417–438.
- Myers N., Mittermeier R. A., Mittermeier C. G., Da Fonseca G. A., Kent J., Biodiversity hotspots for conservation priorities, *Nature*, 2000, Vol. 403, No. 6772, pp. 853–858.
- Phillips S., Dudík M., Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation, *Ecography*, 2008, Vol. 31, pp. 161–175.
- Rapoport I., Tsepikova N., Struktura naseleniya i topicheskie preferendy dozhdevykh chervei (Oligochaeta, Lumbricidae) v pochvakh etalonnnykh lesnykh formatsii basseinov rek Teberda i Bol'shoi Zelenchuk (Teberdinskii zapovednik, Severo-Zapadnyi Kavkaz) (Population structure and topical preferendum of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in the soils of normal forest formations of the Teberda and Bolshoi Zelenchuk river basins (Teberda

- Nature Reserve, North-western Caucasus)), *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi Akademii nauk*, 2015, Vol. 17, No. 6—1, pp. 33—39.
- Rapoport I. B., Tsepkova N. L., Naselenie dozhdevykh chervei (Oligochaeta, Lumbricidae) basseina srednego techeniya reki Bol'shaya Laba (Severo-Zapadnyi Kavkaz, bufernaya zona Kavkazskogo zapovednika) (Earthworm populations (Oligochaeta, Lumbricidae) in the middle flow basin of Bolshaya Laba River, Northwestern Caucasus, Caucasian Nature Reserve's buffer zone), *Zoologicheskii zhurnal*, 2019, Vol. 98, No. 5, pp. 485—503.
- Rapoport I. B., Morpho-ecological forms of *Dendrobaena schmidtii* Michaelsen, 1907 (Oligochaeta, Lumbricidae) of North Caucasus, *Fourth International Oligochaete Taxonomy Meetings*, Book of Abstracts, Diyarbakir, Turkey, 2009, p. 39.
- Sergienko V. G., Konstantinov A. V., Prognoz vliyaniya izmeneniya klimata na raznoobrazie prirodnikh ekosistem i vidov floristicheskikh i faunisticheskikh kompleksov bioty Rossii (Forecast of influence of climate change on ecosystems and natural diversity species of Russian flora and fauna biotic complexes), *Trudy SPbNIILKh*, 2016, No. 2, pp. 29—44.
- Shekhovtsov S. V., Rapoport I. B., Poluboyarova T. V., Geras'kina A. P., Golovanova E. V., Pel'tek S. E., Morfotipy i geneticheskaya izmenchivost' *Dendrobaena schmidtii* (Lumbricidae, Annelida) (Morphotypes and genetic diversity of *Dendrobaena schmidtii* (Lumbricidae, Annelida)), *Vavilovskii zhurnal genetiki i selektsii*, 2020, Vol. 24, No. 1, pp. 48—54.
- Singh J., Schädler M., Demetrio W., Brown G. G., Eisenhauer N., Climate change effects on earthworms—a review, *Soil Organisms*, 2019, Vol. 91, No. 3, pp. 114—138.
- Vsevolodova-Perel' T. S., *Dozhdevye chervi fauny Rossii: Kadastr i opredelitel'* (Earthworms of Russian fauna: inventory and key), Moscow: Nauka, 1997, 101 p.
- Wever L. A., Lysyk T. J., Clapperton M. J., The influence of soil moisture and temperature on the survival, aestivation, growth and development of juvenile *Aporrectodea tuberculata* (Eisen) (Lumbricidae), *Pedobiologia*, 2001, Vol. 45, No. 2, pp. 121—133.
- WRB World Reference Base for Soil Resources 2014. International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps*, World Soil Resources Reports, No. 106. IUSS Working Group. Roma, Italy: FAO, 2015.