

УДК 595.142.39

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЧИСЛЕННОСТЬ ЕВРОПЕЙСКИХ ВИДОВ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ В ЛЕСАХ ПРИИРТЫШЬЯ¹

© 2024 г. Е. В. Голованова^{а, б, *}, Р. Р. Романчук^{а, б}, В. Е. Щербаков^{а, б}, С. Ю. Князев^а, К. А. Бабий^а

^а Омский государственный педагогический университет, ул. Набережная Тухачевского, д. 14, Омск, 644099, Россия

^б Омский государственный университет, пр-т Мира, д. 55а, Омск, 644089, Россия

* E-mail: nilseb@omgpu.ru

Поступила в редакцию 30.01.2024

После доработки 28.05.2024

Принята к публикации 08.07.2024

В лесах Западной Сибири с 80-х гг. прошлого века отмечено распространение чужеродных видов дождевых червей, преимущественно европейского происхождения. Внедрение новых видов люмбрицид, которые являются «инженерами экосистем», может привести к изменению лесных сообществ и выполняемых ими экосистемных функций (климаторегулирующие, водоохранные, защитные, санитарно-гигиенические, рекреационные). Цель настоящего исследования — изучение распространения, численности и диапазона толерантности чужеродных видов дождевых червей европейского происхождения в лесах Прииртышья. Основная гипотеза: встречаемость видов-вселенцев определяется диапазоном толерантности к эдафическим факторам (содержание органического вещества, величина pH, электропроводность, влажность и температура почв). Исследования проведены в вегетационные сезоны 2018, 2022, 2023 гг. в Рудном Алтае и на юге Западно-Сибирской равнины. Общая протяженность района исследований — более 1500 км, число пробных площадок — 65. Пробы отбирали методом почвенных раскопок. Проанализировано 306 проб, выявлено 1133 экземпляра дождевых червей — вселенцев европейского происхождения. На каждой площадке в каждой пробе послойно измеряли почвенные факторы. Для анализа зависимости встречаемости дождевых червей от диапазона их толерантности к почвенным факторам определяли размах данных по каждому фактору и процент площадок, на которых был обнаружен каждый вид. В Прииртышье выявлено 6 чужеродных видов дождевых червей европейского происхождения (пашенный червь, розовая апорректода, малый красный выползок, молочный октолазий, дендробена восьмигранная, эйзениелла четырехгранная) при наибольшей протяженности распространения (1450 км) и частоте встречаемости (43 % проб) пашенного червя — вида с широким диапазоном толерантности (85—100 % от размаха исследованных факторов по площадкам) к влажности, плотности, величине pH и содержанию органического вещества. Факторов, ограничивающих распространение вида на юге Западной Сибири, не обнаружено. Наименее распространенной (75 км) и редкой (найдена в 2 % проб) была эйзениелла четырехгранная — вид с узким диапазоном толерантности (5—22 %) ко всем эдафическим факторам. Встречаемость инвазивных видов значимо коррелирует с диапазонами их толерантности к содержанию органического вещества в почве ($r = 0.89$) и плотности почв ($r = 0.77$). Диапазоны толерантности всех инвазивных видов по исследованным эдафическим факторам пересекаются с таковыми у аборигенного вида — эйзении Норденшельда.

Ключевые слова: инвазии, Lumbricidae, леса умеренного пояса, Западная Сибирь, pH, влажность, температура, электропроводность, плотность почв, гумус.

DOI: 10.31857/S0024114824040044, EDN: PDLYPK

Дождевые черви относятся к видам — «инженерам экосистем» (Lavelle et al., 2016). Инвазии дождевых червей влияют на абиотический компонент (Ferlian et al., 2020), биоту лесных экосистем (Ferlian et al., 2017; Demetrio et al., 2023) и могут привести к изменению лесных сообществ и выполняемых ими климаторегулирующих, водоохранных,

защитных, санитарно-гигиенических, рекреационных и других «экосистемных функций» (Briones, 2018; Das et al., 2018; Mathieu et al., 2024). Такие изменения характерны не только для регионов, лишенных аборигенной фауны дождевых червей в результате оледенений (Migge-Kleian et al., 2006; Hendrix et al., 2008), но и для лесов

¹ Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда, грант № 22-14-20034.

с местными видами (Winsome et al., 2006; Ransom, 2017; Malyutina et al., 2023).

Для равнинной части Западной Сибири характерен один аборигенный вид — эйзения Норденшельда (*Eisenia nordenskioldi*) (Eisen, 1879) (Перель, 1979; Всеволодова-Перель, 1997), представленный двумя подвидами, включающими комплекс генетических линий (Шеховцов, 2023). Чужеродные виды дождевых червей в Западной Сибири отмечались в естественных местообитаниях с 1980-х гг. (Стриганова, Порядина, 2005) и в настоящее время распространились в большинстве типов ландшафтов (Князев и др., 2022), что, вероятно, связано с уменьшением глубины проникновения отрицательных температур в почвах в зимний период (Golovanova et al., 2021). В Западной Сибири возможно несколько путей распространения чужеродных видов: южный — из гор Рудного Алтая, европейский — из европейских центров разнообразия, американский — из Северной Америки; один из подвидов попал в Сибирь из гор Кавказа (Голованова, 2019). Источник распространения определяется по генетическим линиям и резкому уменьшению их числа в зонах внедрения (Шеховцов, 2023). Европейский поток — самый насыщенный и разнообразный. Для прогнозирования процессов инвазий необходимы данные о требованиях чужеродных видов к факторам окружающей среды, степени их распространения в естественных экосистемах и состоянии популяций.

Цель настоящего исследования — изучение распространения, численности и диапазонов толерантности чужеродных видов дождевых червей европейского происхождения в лесах Прииртышья.

Для этого был поставлен ряд задач:

- 1) установить распространение чужеродных видов люмбрицид в лесах Прииртышья в Казахстане и России, их приуроченность к пойменным или плакорным местообитаниям, определенным природным зонам по лесорастительному районированию, берегам Иртыша, типу лесов, глубине обитания; оценить влияние этих факторов на численность;
- 2) проанализировать зависимость численности европейских видов-вселенцев от эдафических факторов: плотности, температуры, влажности, электропроводности, величины рН, содержания органического вещества;
- 3) проанализировать зависимость встречаемости видов от диапазонов почвенных факторов.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования были проведены в вегетационные сезоны 2018, 2022, 2023 гг. Район исследований располагался в Рудном Алтае и на юге Западно-Сибирской равнины. Самая южная точка находилась в окрестностях с. Жана-Ульга в Катон-Карагайском

районе Казахстана (49°11.953'N, 85°46.616'E, 864 м над ур. м.), самая северная — в окрестностях г. Тобольска Тюменской области России (58°15'24"N, 68°17'25"E, 90 м над ур. м.).

По лесорастительному районированию на участке от истока из озера Зайсан до Семипалатинска Иртыш течет в пределах низкогорного пояса разнотравно-ковыльных степей, зарослей степных кустарников предгорий Рудного Алтая и Калбы (Капходжиев и др., 1968). От Семипалатинска Иртыш течет по Западно-Сибирской равнине, пересекая степную зону округа разнотравно-злаковых степей, лесостепную зону округа лесостепи Восточно-Казахстанской провинции Евразийской степной области, зону мелколиственных лесов подтайги и зоны смешанных и хвойных лесов южной тайги (Атлас Омской области, 1999; Прокопьев, 2012). Общая протяженность района исследований — 1546 км. Пробные площадки закладывали в основных типах лесных сообществ (Лавренко, 1972; Прокопьев, 2012) плакорных и пойменных местообитаний, охватывая как интразональные, так и зональные леса, подходящие для обитания дождевых червей. Характеристика ключевых площадок приведена в работе Е. В. Головановой с соавторами (2021). Всего было заложено 65 пробных площадок.

Пробы отбирали методом почвенных раскопок (Гиляров, 1975) — по 5—8 проб 25×25 см или 50×50 см (в местах обитания норников по литературным данным и собственным исследованиям в 2006—2018 гг.) на каждой пробной площадке с разбивкой по глубине почвенного профиля: подстилка, 0—10, 10—20, 20—30 (50) см до глубины встречаемости. Дождевых червей фиксировали в 96-процентном спирте. Виды определены Е. В. Головановой по кадастру Т. С. Всеволодовой-Перель (1997). Всего проанализировано 306 проб на 65 площадках (табл. 1), из которых 123 (за 2018 г.) представляют собой усредненные по каждой пробной площадке по 5—8 пробам, и 1133 особи, принадлежащих к видам-вселенцам европейского происхождения. Объем выборки половозрелых особей всех видов дождевых червей, включая вселенцев из других регионов и аборигенных, составил 5057.

Во всех почвенных пробах послойно выполняли измерения плотности почв (Hand penetrometer, Eijkelkamp, Netherlands), рН, (HI 99121, Hanna Instruments Inc., USA), электропроводности, температуры (HI 98331, Hanna Instruments Inc., USA), влажности (термостатно-весовой метод) и органического вещества (спектрофотометрический и гравиметрический методы). Проводили координатную привязку площадок исследований в системе WGS84 (Garmin 64st, Garmin, USA) и описание растительности.

Результаты исследований обрабатывали в программе Statistica 13. Соответствие данных нормальному распределению определяли с помощью теста Шапиро-Уилка при уровне значимости $p = 0.05$. Использовали методы однофакторного и двухфакторного (ANOVA) дисперсионных анализов с последующим

попарным сравнением по критерию Тьюки для проверки предположений о влиянии типа ландшафта, природной зоны, типа леса, берегов Иртыша, глубины обитания на численность инвазивных видов дождевых червей. Для анализа связи между численностью видов и эдафическими факторами использовали корреляционный анализ. Для построения графиков данные ранжировали по грациям факторов и усредняли с учетом дисперсии. Для визуализации диапазонов толерантности видов к характеристикам почв предварительно «мин-макс» нормализованные данные обрабатывали методом главных компонент (PCA) в программе PAST 4.0.

Диапазон (пределы) толерантности рассчитывали в соответствии с определением Шелфорда (Shelford, 1913) как диапазон между минимумом и максимумом значений экологических параметров существования организма. Полученные диапазоны классифицировали как широкие (приближались к общему размаху значений факторов по всей выборке — $\geq 75\%$), узкие (составляли менее 25 % выборки и имели крутые кривые распределения численности в зависимости от интенсивности действия фактора), средние (26—74 %). Встречаемость видов определяли как процент площадок, на которых был обнаружен каждый вид.

Принадлежность видов к европейским вселенцам устанавливали по числу генетических линий, которое резко уменьшалось (до одной — нескольких) у видов Западной Сибири по сравнению с исходной территорией в Западной Европе, а также по уменьшению нуклеотидного разнообразия (Шеховцов, 2023).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В Прииртышье выявлено 6 чужеродных видов дождевых червей европейского происхождения: пашенный червь (*Aporrectodea caliginosa*) (Savigny, 1826), розовая апорректода (*Aporrectodea rosea*) (Savigny, 1826), дендробена восьмигранная (*Dendrobaena octaedra*) (Savigny, 1826), малый красный выползок (*Lumbricus rubellus*) (Hoffmeister, 1843), молочный октолазий (*Octolasion lacteum*) (Örley, 1885), эйзениелла четырехгранная (*Eiseniella tetraedra*) (Savigny, 1826). Распространение каждого вида отражено на рис. 1.

Пашенный червь отмечен в 43 % обследованных площадок и является самым многочисленным инвазивным видом дождевых червей на юге Западной Сибири (табл. 1). Численность червей зависела от фактора «тип ландшафта» ($p = 0.002$): в пойме она составила $21 \pm 4/0 - 336$, на равнине — $13 \pm 2/0 - 160$ особей/м². В горных ландшафтах вид не обнаружен.

Также численность пашенного червя зависела от фактора «природная зона» по лесорастительному районированию ($p = 0$). Вид отсутствовал в горной подтайге, черневой тайге, в зоне смешанных лесов. По критерию Тьюки значимо отличалась численность вида в северной лесостепи ($46 \pm 9/0 - 160$ особей/м²)

от численности вида всех исследуемых зон ($p \leq 0.02$), кроме интразональных местообитаний.

Фактор «тип леса» значимо влиял на численность вида ($p = 0$), так же, как и сочетание типа леса и природной зоны ($p = 0.0004$). Распределение численности видов в различных типах леса представлено в табл. 1. Вид отсутствовал в лесах подтайги и южной тайги, во всех типах лесов горных ландшафтов. Минимальная численность вида была в интразональных березово-сосновых разнотравно-вейниковых лесах Тарского района — $0.5 \pm 0.3/0 - 4$ особей/м². Максимальная численность отмечалась в сосняках высокотравных северной лесостепи Муромцевского района Омской области РФ — $89 \pm 12/16 - 160$ особей/м².

Значимым было влияние фактора «берег Иртыша» на численность пашенного червя ($p = 0.005$). На правом берегу численность вида была в 4 раза выше, чем на левом ($p = 0.02$). Также значимым является совместное влияние берега и природной зоны на показатель ($p = 0.005$). Максимально заселены видом на правом берегу леса северной лесостепи ($59 \pm 10/0 - 160$ особей/м²) и интразональные леса ($27 \pm 5/0 - 336$ особей/м²), на левом берегу — леса подтайги ($24 \pm 8/0 - 128$ особей/м²) и интразональные леса ($6 \pm 2/0 - 50$ особей/м²).

Численность вида менялась в зависимости и от **вегетационного сезона**. В весенний период и в начале лета численность вида составила $11 \pm 3/0 - 144$ особей/м², в июле—августе — $18 \pm 3/0 - 336$ особей/м², осенью — $8 \pm 2/0 - 144$ особей/м².

Численность вида зависела от фактора «глубина обитания» ($p = 0$). Черви сосредотачивались преимущественно на глубине 0—10 см ($29 \pm 5/0 - 336$ особей/м²) и 10—20 см ($10 \pm 2/0 - 64$ особей/м²). Численность в слое 0—10 превышала показатель в слое 20—50 см в 14 раз ($p < 0.0001$).

Дисперсионный анализ показал значимую зависимость численности вида от **широты и высоты над уровнем моря** ($p < 0.001$). Максимальная численность отмечалась на высоте 120 м — $88 \pm 12/16 - 160$ особей/м² и в диапазоне от 70 до 120 м над ур. м. Этот диапазон характерен для высокого правого берега р. Иртыш в пределах Западно-Сибирской равнины.

Пашенный червь занимал первое место по ширине диапазона толерантности среди рассматриваемых видов дождевых червей по отношению к pH, плотности почв, температуре, влажности и количеству органического вещества (табл. 2) и оказался на третьем месте по размаху значений электропроводности почв в местах обитания, уступая только розовой апорректоде и аборигенному виду *E. n. nordenskioldi* (Eisen, 1879). По отношению к влажности, плотности, pH, органическому веществу почв вид обладает широким диапазоном толерантности (85—100 % от общего размаха значений факторов по всем исследуемым площадкам), по отношению к температуре и электропроводности — средним (табл. 2). Для пашенного червя отмечалось максимальное географическое



Рис. 1. Распространение видов дождевых червей — европейских вселенцев в Прииртышье.

Зональность: I — Степная зона, северная подзона, II — Южная подзона мелких березовых колков (южная лесостепь), III — Центральная подзона средних березовых колков (центральная лесостепь), IV — Северная подзона крупных березовых колков (северная лесостепь), V — Зона мелколиственных лесов (подтайга), VI — Зона смешанных лесов, VII — Зона хвойных лесов (южная тайга).

распространение (рис. 1), что подтверждает закон толерантности Шелфорда: организмы с широким диапазоном толерантности к большинству факторов широко распространены в природе (Shelford, 1913).

Ж. Е. Satchell относит пашенных червей к «нетолерантным по отношению к кислотности почв» (1955). В долгосрочных исследованиях С. А. Edwards et al. установлено, что оптимальным диапазоном pH для пашенного червя был 5.0—6.0 (Edwards, Lofty, 1975 по Edwards, Arancon, 2022b). В нашем исследовании наибольшая численность вида отмечена в кислой и щелочной среде.

Оптимальный уровень влажности для вида составил 22—55 % (рис. 2д). По данным экспериментов, вид предпочитал почвы с влажностью 18—22 %

(Daughbjerg, 1988), 20—30 % (Grant, 1955). Известно, что вид способен жить в чистой аэрированной воде 72—131 день без пищи и меньше 7 дней в неаэрированной воде (меньше всех по сравнению с другими исследуемыми видами) (Roots, 1956). Возможно, для пашенного червя лимитирующим фактором является не высокая влажность почв, а недостаток кислорода при избыточном увлажнении. Пашенный червь может выдерживать потери влаги тела до 63.5 % (Grant, 1955), неспособен переносить экстремальный дефицит влаги.

Минимальная точка диапазона толерантности вида зависит от региона исследований (Edwards, Arancon, 2022b). В Европе пашенный червь впадает в диапаузу при влажности 25—30 %, при более

Таблица 1. Численность европейских видов-вселенцев дождевых червей в различных типах леса Прииртышья

Берег	Ландшафт	Природ- ная зона	Тип леса	Число проб	% проб	Число винов	Численность, особей/м ² (среднее по числу проб ± ошибка среднего / минимум — максимум)					
							<i>A. caliginosa</i>	<i>A. rosea</i>	<i>O. lacteum</i>	<i>L. rubellus</i>	<i>D. octaedra</i>	<i>E. tetraedra</i>
Правый	Горы	Черневая тайга	Осинник	21	7	1	0	0	0	0	0.2±0.1/0—2.0	
			Березняк	8	3	1	0	0	0	6/0—50	0	0
	Пойма	Горная подтайга	Сосново-березовый	15	5	0	0	0	0	0	0	0
			Осинник	3	1	0	0	0	0	0	0	0
			Березняк	12	4	2	62±17/0—144	0	0	0	1.7±1.3/0—16.0	0
			Кленовник	22	7	5	21±8/0—144	35±14/0—256	4±2/0—32	11±5/0—96	1.0±0.7/0—16.0	0
	Пойма	Интразональная	Ивняк	13	4	4	2/0—25	0	17/0—175	8±6/0—75	0.3±0.2/0—3.2	0
			Топольник	22	7	2	2±1/0—14	0	0	0	0.7±0.4/0—9.6	0
			Смешанный	4	1	2	2±1/0—4	0	0	0	0.5/0—2.0	0
			Осинник	4	1	1	2/0—8	0	0	0	0	0
			Березняк	30	10	2	6±2/0—50	0	0	0	0.9/0—25.0	0
			Топольник	8	3	1	32±15/0—128	0	0	0	0	0
	Равнина	Южная лесостепь	Осинник	4	1	1	0	0	0	0	2.5±1.0/0—6.0	0
			Березняк	20	7	1	0.7±0.5/0—10.0	0	0	0	0	0
Липняк			19	6	1	3±2/0—38	0	0	0	0	0	
Березняк			11	4	1	39±15/0—144	0	0	0	0	0	
Северная лесостепь		Сосняк	15	5	1	89±15/16—160	0	0	0	0	0	
		Осинник	4	1	0	0	0	0	0	0	0	
		Смешанный	4	1	0	0	0	0.2/0—0.8	0	0	0	
		Пойма	Зона смешанных лесов	Смешанный	4	1	0	0	0	0	0	0
Осинник	4			1	1	0	0	0	0	4.0±2.0/0—9.6	0	
Березняк	4			1	2	24±10/0—50	0	0	0	1.0/0—4.0	0	
Кленовник	3			1	1	0	0	0	0	0.2/0—0.8	0	
Топольник	4			1	1	7±4/0—18	0	0	0	0	0	
Березово-ивовый лес	4			1	3	9±5/0—22	0	2±1/0—6	0	11.0/0—42.0	0	
Левый	Пойма	Интразональная	Осиново-березовый	4	1	2	10±5/0—24	0	0	0	3.0/0—12.0	0

Таблица 1. Окончание

Берег	Ландшафт	Природ- ная зона	Тип леса	Число проб	% проб	Число видов	Численность, особей/м ² (среднее по числу проб ± ошибка среднего / минимум — максимум)					
							<i>A. caliginosa</i>	<i>A. rosea</i>	<i>O. lacteum</i>	<i>L. rubellus</i>	<i>D. octaedra</i>	<i>E. tetraedra</i>
Левый	Равнина	Центральная лесостепь	Березняк	16	5	1	0.7±0.3/0—4.0	0	0	0	0	0
		Южная лесостепь	Березняк	8	3	1	0	0	0	0	0.25/0—2	0
		Северная лесостепь	Березово-осиновый	4	1	1	0	0	0	0	3.2/0—12.8	0
		Подтайга	Осинник	4	1	2	38±30/0—128	0	0	0	2.4/0—9.6	0
		Зона смешанных лесов	Осинник	4	1	1	0	0	0	0	3.0/0—12	0
			Липняк	4	1	0	0	0	0	0	0	0
				306	100	6	13±2/0—160	3±1/0—256	1.0±0.6/0—175	1.2±0.5/0—96	0.7±0.2/0—42	0.013±0.009/0—2.00
Всего...												

Таблица 2. Условия обитания видов дождевых червей в Прииртышье

Вид	pH		Плотность о, кг/м ³		Электропроводность G, См		Температура t, °C		Влажность W, %		Органическое вещество C, %	
	Ср. ± ош. «мин.—макс.»	Размах	Ср. ± ош. «мин.—макс.»	Размах	Ср. ± ош. «мин.—макс.»	Размах	Ср. ± ош. «мин.—макс.»	Размах	Ср. ± ош. «мин.—макс.»	Размах	Ср. ± ош. «мин.—макс.»	Размах
E. n. nordskioldi	6.3±0.1	3.9	263±27	645	0.17±0.03	0.81	15.3±0.5	17.9	22.0±2.6	62	8.7±2.4	9.6
	4.8—8.7	88	45—690	83	0.01—0.82	43	4.8—22.7	79	3.0—65.0	100	4.2—13.8	57
E. n. pallida	6.2±0.2	3.6	230±34	542	0.29±0.05	0.71	14.1±1.1	16.0	25.2±4.1	49	6.4±2.2	4.4
	5.1—8.7	82	46—588	70	0.02—0.73	38	3.9—19.9	70	3.0—52.0	79	4.2—8.6	26
A. caliginosa	6.3±0.1	4.3	185±13	776	0.18±0.02	0.73	14.0±0.3	16.1	24.2±0.9	62	8.9±0.5	14.3
	4.5—8.8	97	24—800	100	0.01—0.73	39	3.9—19.9	71	3.0—65.0	100	4.5—18.8	85
A. rosea	6.7±0.2	2.7	183±28	527	0.25±0.03	0.75	13.5±0.7	8.9	26.0±1.8	41	9.0±0.6	52
	5.2—7.8	61	33—560	68	0.04—0.79	40	8.9—17.8	39	17.0—58.0	66	4.9—13.8	8.8
L. rubellus	7.5±0.3	3.3	164±22	195	0.22±0.03	0.34	17.0±0.4	4.5	25.3±3.7	41	10.6±0.9	7.2
	5.6—8.9	75	60—255	25	0.02—0.36	18	14.3—18.8	20	17.5—58.2	66	6.6—13.8	43
O. lacteum	7.5±0.3	3.4	133±17	156	0.32±0.05	0.63	16.5±0.6	6.5	24.7±4.1	49	11.1±1.3	7.2
	5.5—8.9	77	50—206	20	0.11—0.73	33	12.3—18.8	29	9.0—58.0	79	6.6—13.8	43
D. octaedra	6.5±0.1	3.7	150±14	316	0.21±0.03	0.67	14.2±0.7	22.7	25.9±1.6	46	7.9±0.8	8.5
	4.8—8.5	84	40—356	41	0.01—0.67	35	2.9—25.6	100	10.0—56.0	74	4.5—13.0	50
E. tetraedra	6.4±0.1	0.5	91±14	50	0.14±0.04	0.11	13.3±1.4	4.9	41.3±1.5	3	—	—
	6.1—6.6	11	67—117	6	0.07—0.18	6	10.9—15.8	22	40.0—43.0	5	—	—
По всем пробным площадкам	6.4±0.0	—	209±7	776	0.20±0.01	1.89	14.6±0.1	22.7	22.8±0.5	62	9.4±0.3	16.9
	4.5—8.9	4.4	24—800	—	0.01—1.89	—	2.9—25.6	—	3.0—65.3	—	3.0—20.0	—

Примечание. В процентах указано отношение размаха данных для вида к размаху данных по всем площадкам.

низкой влажности почв погибает, а в районах инвазий минимальное значение влажности, переносимой пашенным червем, снижается до 15 % в Аргентине (Ljungström et al., 1973), до 10 % на юге Австралии (Buckerfield, 1992). На юге Западной Сибири минимум толерантности по влажности почв у пашенного червя также опускается по сравнению с исходными популяциями до 7 % (рис. 2д).

Диапазон толерантности пашенного червя к температуре почв представлен на рис. 2, в. Оптимум температур для вида составлял +10...+17 °С. Эти данные согласуются с лабораторными исследованиями, в которых оптимальными температурами для роста вида были +10...+15 °С (Daughbjerg, 1988) и +12 °С (Graff, 1953). Максимальное значение температуры почв для жизнедеятельности пашенного червя в нашем исследовании (+25 °С) подтверждает данные о смертности вида после 48 часов при температуре почв +26 °С (Edwards, Arancon, 2022b).

При корреляционном анализе численности пашенного червя и **характеристик почв** наибольшая положительная корреляция была отмечена с **количеством органического вещества в почве** ($r = 0.41$, $n = 118$, $p < 0.01$) (рис. 2а). Влияние количества органического вещества на численность пашенного червя подтверждается исследованием полей с внесением навоза

и без добавления органических удобрений (Edwards, Arancon, 2022b). Также значимы были корреляции с **плотностью почв** ($r = -0.26$, $n = 118$, $p < 0.01$), **электропроводностью** (косвенный показатель уровня засоления почв) ($r = -0.23$, $n = 118$, $p < 0.05$) и **влажностью почв** ($r = -0.26$, $n = 118$, $p < 0.01$). У неполовозрелых пашенных червей увеличение **плотности почв** значительно снижало численность ($p < 0.05$). Половозрелые особи, благодаря активной роющей деятельности, вероятнее всего, сами уменьшали плотность почв, что подтверждается данными многочисленных исследований, рассматриваемых в обзоре С.А. Edwards и N.Q. Arancon (2022a). С ростом электропроводности (засоленности) почв численность пашенного червя снижалась.

Розовая апорректода встречается в четырех точках естественных лесных сообществ: около Бухтарминского водохранилища, около г. Павлодара и в Тарском районе, в пойме малых рек Крапивки и Абросимовки (рис. 1). Вид занимает второе место по средней численности (табл. 2).

Численность розовой апорректоды зависела от фактора «тип ландшафта» ($p = 0.01$). Вид отсутствовал в горных ландшафтах и на равнине. В пойме численность вида была $8 \pm 3/0$ —256 особей/м². Вид не обнаружен в лесах всех природных зон, кроме

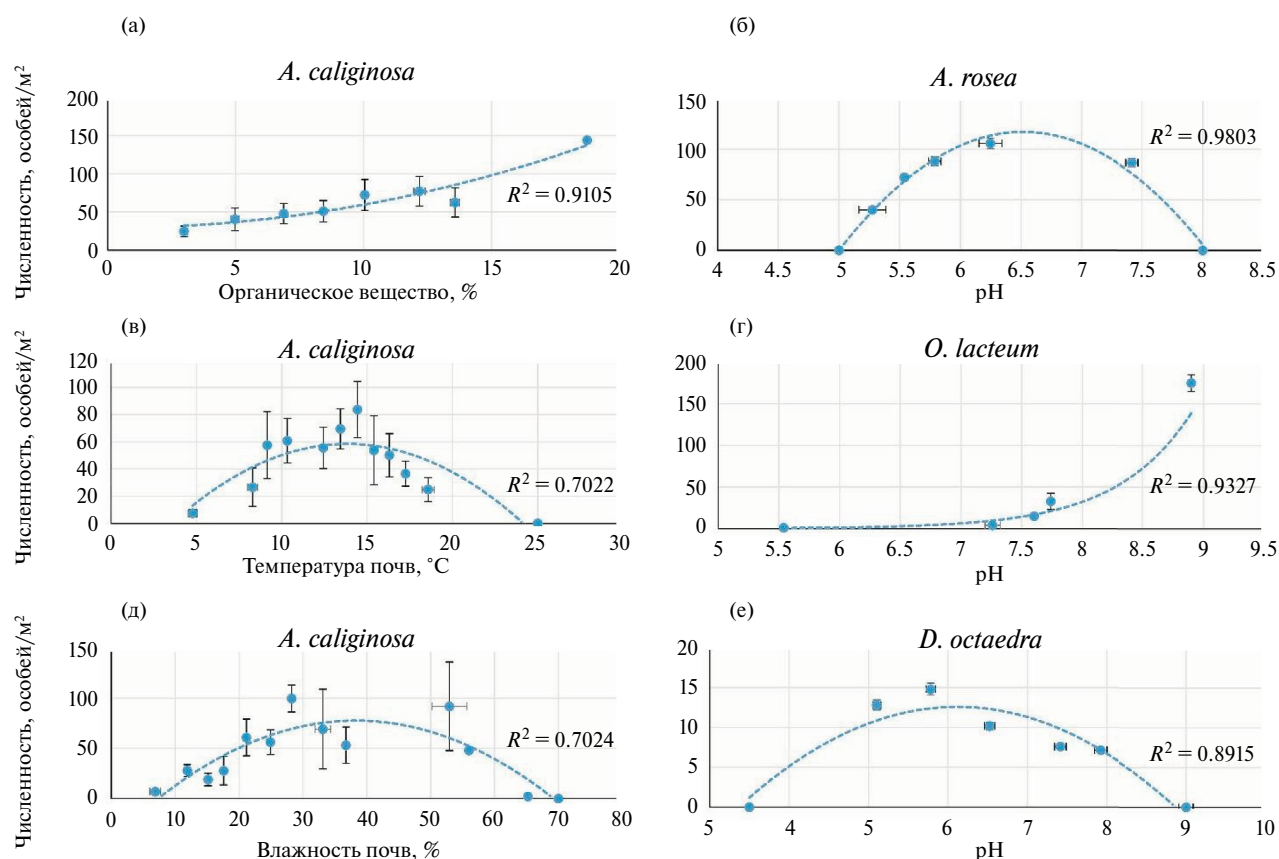


Рис. 2. Численность дождевых червей в зависимости от почвенных факторов (регрессионный анализ, R^2 — коэффициент аппроксимации).

интразональных лесов. Влияние фактора «тип леса» (биотопа) на численность розовой апорректоды было значимым ($p = 0.000001$), критерий Тьюки показал отличие кленовников от всех других биотопов ($p = 0.0002$). Из табл. 1 видно, что вид приурочен только к правому берегу р. Иртыш и только к кленовым лесам, если не учитывать сообщества лугов. Клен ясенелистный (*Acer negundo* L.) — инвазивный вид, внесенный в Черную книгу флоры Средней России (Виноградова и др., 2009) и Черную книгу флоры Сибири (2016). Вероятно, есть связь в распространении двух инвазивных видов.

Максимальная численность вида была отмечена в осенний период ($14 \pm 4/0$ —256 особей/м²), что превышало показатель в летний период в 3.8 раза ($p = 0.01$), а в весенний период — в 108 раз ($p = 0.01$).

На распределение численности значимое влияние оказывал фактор «глубина обитания» ($p = 0.004$), но критерий Тьюки не выявил значимых попарных различий ($p > 0.05$). В слое почв на глубине 0—10 см численность вида составила $11 \pm 3/0$ —256 особей/м², в 10—20 см — $7 \pm 3/0$ —448 особей/м², в 20—50 см — $0.8 \pm 0.5/0$ —48 особей/м².

Розовая апорректода обладает средними диапазонами толерантности по отношению ко всем эдафическим факторам (табл. 2) — 40—60 % от общего размаха данных по всем площадкам. Наибольший диапазон характерен для плотности почв местообитаний, затем для влажности почв и рН.

Вид обитал в почвах с влажностью от 18 до 55 %, достигая максимальной численности при 24—27 %. Этот диапазон находится в пределах оптимума для вида, по данным Ch. Lavelle (1998), равного 14—26 %, но значительно уже его.

Зависимость численности вида от величины рН почв представлена на рис. 26. Зона оптимума рН для розовой апорректоды в естественных лесных сообществах располагалась в пределах 5.4—7.5. В литературных источниках данные по этому вопросу противоречивы. L. Falco et al. (2015) отмечали связь вида с низким рН при изучении агроценозов, залежей и пастбищ. J. E. Satchell относит розовую апорректоду к «нетолерантным по отношению к кислотности почв» (1955) на основании экспериментальных исследований в Park Grass при внесении удобрений и навоза. С.А. Edwards et al. при исследованиях на той же экспериментальной площадке выявили, что оптимальным диапазоном рН для вида был 5.0—6.0 (Edwards, Lofty, 1975 по Edwards, Aranson, 2022b). Поскольку L. Falco et al. (2015) отмечали обитание вида на пастбищах, вероятно, низкий рН обеспечивался большим содержанием навоза. Возможно, вид достаточно толерантен к кислотности и предпочтение рН связано с влиянием дополнительных факторов.

Оптимум вида по отношению к содержанию органического вещества составил 5.5—12.5 %. Вид предпочитает местообитания, богатые органикой.

По размаху значений электропроводности почв розовая апорректода уступает только аборигенному виду — *E. n. nordeskioldi* (табл. 2). Вид обладает устойчивостью к небольшому засолению почв, что косвенно подтверждают данные Т. С. Всеволодовой-Перель о том, что это единственный обитатель плакорной степи (Всеволодова-Перель, 1997). K. Vaziri et al. (2013) отметили, что вид связан с почвой, обогащенной CaCO₃.

Корреляционный анализ не показал значимого влияния эдафических факторов на численность вида.

Малый красный выползок встречается в трех точках: около Бухтарминского водохранилища в кленовниках, ивняках и в березняках в окрестностях пос. Риддер Казахстана (рис. 1).

Численность малого красного выползка зависела от фактора «тип ландшафта» ($p = 0.02$). Вид отсутствовал в лесах низкогорья Алтая и на равнине, в среднегорье численность вида составила $1/0$ —50 особей/м², а в пойме — $2.1 \pm 0.89/0$ —96 особей/м². Численность вида не зависела от природной зоны, но определялась типом леса ($p = 0$). Критерий Тьюки показал значимые различия между ивняками и всеми типами лесов ($p < 0.00009$), кроме кленовников, и между кленовниками и всеми типами лесов, кроме ивняков (табл. 1). Вид был отмечен только на правом берегу Иртыша ($1.1 \pm 0.4/0$ —96 особей/м²). Значимого влияния фактора «глубина обитания» на численность вида не отмечено. Вид встречается по всей глубине. Численность на глубине 0—10 см составила $1.7 \pm 0.9/0$ —96 особей/м², на глубине 10—20 см — $0.6 \pm 0.3/0$ —32 особей/м², на глубине 20—50 см — $0.1/0$ —16 особей/м².

Малый красный выползок характеризовался самыми узкими диапазонами толерантности к содержанию органического вещества в почве (табл. 2) и температуре почв по сравнению с другими видами. Вид обладает широким диапазоном толерантности по отношению к рН (75 %), средним по отношению к влажности (66 %) и органическому веществу (43 %) и узким диапазоном толерантности к плотности, температуре и электропроводности почв (18—25 %).

В исследовании вид обнаружен только в богатых по содержанию органического вещества, теплых, незасоленных почвах. Малый красный выползок избегал кислых почв (рН < 5.6), встречаясь в слабокислых, нейтральных и щелочных. Известно, что вид предпочитает подстилку, корни растений и может концентрироваться в навозе (Edwards, Aranson, 2022b). Температурный оптимум для вида, по данным экспериментов, составляет от +15 до +20 °С (Daughbjerg 1988), от +15 до +18 °С (Graff, 1953), что близко к полученным данным — от +14 до +19 °С и ближе к видам, обитающим в компосте и навозе (Edwards, Aranson, 2022b). С. Klok et al. (2007), используя матричную модель при исследовании 12 типов почв в Голландии, установили, что увеличение кислотности почв оказывало негативное

влияние на выживаемость малого красного выползка. J. E. Satchell относил вид к убиквистам (1955).

Значимых корреляций численности вида с эдафическими факторами не отмечено.

Молочный октолазий встречается на 5 % исследованных площадок (табл. 2). По результатам дисперсионного анализа установлено значимое влияние фактора «тип леса» ($p = 0$). Критерий Тьюки выявил значимую разницу между ивняками и всеми другими типами лесов ($p = 0.00003$). Максимальная численность отмечалась в ивняках (табл. 1). Вид был обнаружен также в кленовниках, березово-ивовых и смешанных лесах.

Численность в весенний период составила 0.14/0—13 особей/м², в летний — 0.04/0—6 особей/м², осенний — 2/0—175 особей/м².

Октолазий обладал узким диапазоном толерантности к **плотности почв**, предпочитая рыхлые почвы, средним диапазоном к **температуре, электропроводности и содержанию органического вещества** (табл. 2). Широкий диапазон толерантности отмечен по отношению к **pH и влажности почв**.

Выявлена положительная корреляция численности вида с pH ($r = 0.70$, $n = 10$, $p < 0.05$) и отрицательная с содержанием органического вещества ($r = -0.81$, $n = 10$, $p < 0.05$). Вид более многочислен в щелочных почвах (рис. 2г).

Эйзениелла четырехгранная отмечена на 2 % площадок, менее всего вид распространен в Прииртышье и имеет самую низкую численность (табл. 1). Значимое влияние на численность вида оказывали факторы: «тип ландшафта» ($p = 0.00001$) и «природная зона» ($p = 0.000009$). Вид был встречен только на правом берегу Иртыша, в Среднегорье Рудного Алтая, в зоне черневой тайги, в осинниках в весенний период (табл. 1).

Эйзениелла четырехгранная обнаружена в условиях с самым маленьким размахом значений по всем почвенным факторам, кроме температуры (табл. 2).

Дендробена восьмигранная отмечена на 19 % площадок, имеет широкое географическое распространение (рис. 1), но низкую численность (табл. 1). По результатам дисперсионного анализа значимо влияет на численность дендробены только фактор «тип ландшафта» ($p = 0.001$). Вид не обнаружен в горных ландшафтах. Численность в пойме составила $4 \pm 1/0—112$ особи/м², что в 5.9 раза выше, чем на равнине ($p = 0.007$). Вид встречен на обоих берегах реки Иртыш во все вегетационные сезоны во всех зонах, кроме черневой тайги и горной подтайги, а также зоны хвойных лесов, в большинстве типов леса, кроме мертвопокровных липняков и высокотравных сосняков.

Вид обладал самым широким диапазоном толерантности относительно **температуры почв** и средними диапазонами толерантности (35—84 %) (табл. 2). Численность вида максимальна в слабокислых почвах лесных сообществ и минимальна в щелочных

(рис. 2е). Отмечена значимая отрицательная корреляция численности вида и **плотности почв** ($r = -0.42$, $n = 40$, $p < 0.01$).

Визуализация диапазонов толерантности видов к почвенным факторам методом главных компонент (РСА) представлена на рис. 3. Главная компонента 1 описывает 41.63 % данных. С ней максимально коррелирует pH (0.92), электропроводность почв (0.59), влажность почв (0.42). Главная компонента 2 охватывает 25.02 % данных. С ней в наибольшей степени коррелирует плотность почв (0.67), влажность (−0.62) и температура почв (0.59), гумус (−0.40). Из рис. 3 видно, что диапазоны толерантности аборигенного вида — *E. n. nordenskioldi* и *E. n. pallida* и европейских видов-вселенцев пересекаются, но есть отличия по ширине диапазона.

Выявлены значимые корреляции между распространением видов дождевых червей и шириной диапазонов толерантности к содержанию органического вещества в почве (рис. 4а) и к плотности почв (рис. 4б).

Таким образом, европейские виды-вселенцы широко распространились в Прииртышье на юге Западной Сибири — от Бухтарминского водохранилища (Казахстан) до г. Тобольска (РФ, Тюменская область) на 1450 км. Наибольшая встречаемость и широта распространения характерны для двух видов: пашенного червя и дендробены восьмигранной.

Первичный ареал европейских видов-вселенцев до начала голоцена находился на юге Западной Европы и был ограничен территорией, не подвергавшейся оледенению (Hendrix et al., 2008). За пределы этой зоны смогли выйти всего около 20 из 400 видов, часть из них оказалась на территории Европейской России и Сибири. В Западной Сибири и в Прииртышье распространены 2 генетические линии пашенного червя — линия 2 и 3 (Шеховцов и др., 2017). Линия 2 распространена по всей Европе, включая европейскую часть России; линия 3 в европейской части России отсутствует, но есть в Западной Европе (Shekhovtsov et al., 2016). Обе линии характеризуются снижением уровня генетической изменчивости по сравнению с европейскими популяциями. Например, линия 3 в азиатской части России представлена всего 3 гаплотипами, а в Белоруссии их 8 (Шеховцов и др., 2017). Видимо, вид попал в Западную Сибирь 2 путями: постепенным расширением ареала на восток и путем внедрения (3 линия) из Западной Европы. Судя по накопленной изменчивости, внедрение произошло около 200 лет назад (Shekhovtsov et al., 2016). С тех пор вид широко распространился. В кадастре и определителе дождевых червей фауны России указано, что вид «в азиатской части РФ встречается преимущественно на окультуренных почвах вблизи населенных пунктов» (Всеволодова-Перель, 1997, с. 21). Для Западной Сибири в кадастре указано всего три точки находок: окрестности Тюмени на лугах (сборы Голосовой), черта г. Тобольска (Малевич, 1956

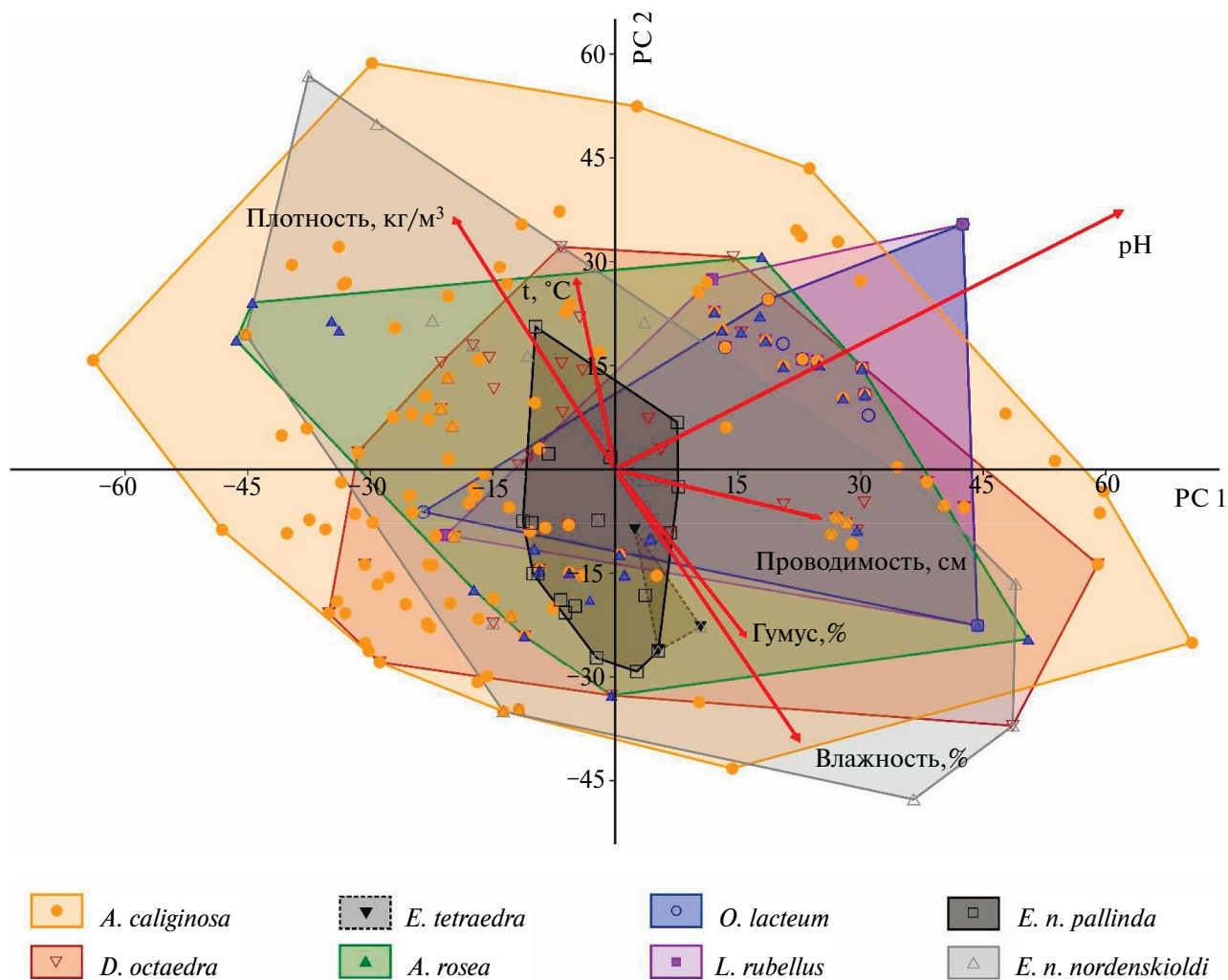


Рис. 3. Диапазоны толерантности видов дождевых червей к почвенным факторам (PCA-анализ). PC1 — главная компонента 1, PC2 — главная компонента 2. Длина вектора соответствует величине корреляции эдафического фактора с главными компонентами. Плоскости отражают диапазоны толерантности видов дождевых червей по совокупности эдафических факторов.

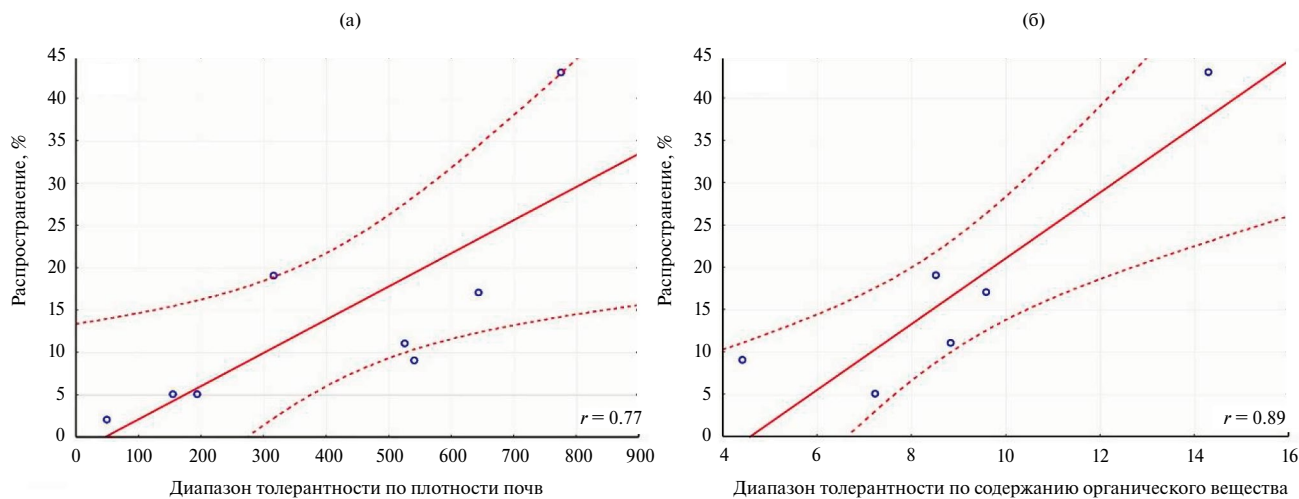


Рис. 4. Корреляция встречаемости видов дождевых червей и ширины диапазонов толерантности видов: а) — к плотности почв, кг/м³; б) — к содержанию органического вещества, %.

по Всеволодова-Перель, 1997) и Академгородок Новосибирска (Всеволодова-Перель, 1997). Б. Р. Стриганова и Н. М. Порядина (2005) в монографии по животному населению почв бореальных лесов Западной Сибири (сборы проводились в Тюменской области в 1980—1990 гг.) указывают присутствие вида на лугах южной тундры плотностью 0.8 особей/м², полях картофеля в южной тайге — 0.3 особей/м². В подтайге, по данным авторов, вид отсутствовал (Стриганова, Порядина, 2005), в лесостепи встречался только в березняках (1.6 особей/м²), а также обнаружен на полях картофеля (2.4 особей/м²). В публикациях 2010 г. вид отмечен в березово-разнотравных лесах и вырубках г. Тобольска по сборам в период с 2007 по 2009 гг. (Голованова, Наконечный, 2010) и в Ишимской равнине северной лесостепи, центральной и южной лесостепи в березняках и на плакорных и пойменных лугах в сборах 2005—2009 гг. (Голованова, 2010). Дальнейшие исследования с 2009 по 2018 гг. в Омской области (Голованова и др., 2020; Князев и др., 2022) выявили лидерство вида по численности (15—74 %) в южно-таежных и лесостепных ландшафтах. Таким образом, исследования 2018, 2022, 2023 гг. показали современное распространения вида из синантропных местообитаний и агроценозов в естественные ландшафты. Видимо, распространение могло начаться с синантропных местообитаний, а затем захватить распаханное луга, близлежащие колки и пойменные луга и леса. В настоящее время пашенный червь отмечен в большинстве типов лесов Прииртышья как в интразональных ландшафтах, так и на плакоре. Большее распространение и численность в пойме может свидетельствовать о гидрохории вида. Подобный путь описан для вселенцев из Рудного Алтая в равнинной части Западной Сибири (Golovanova et al., 2021). Вид имеет широкий диапазон толерантности относительно большинства факторов, что может способствовать дальнейшему распространению его в лесах Западной Сибири. Диапазон толерантности к влажности шире, чем указано в литературных данных по минимальной точке, а по температуре немного шире зона оптимума, что установлено в экспериментальных данных, как описано выше. Это доказывает, что исследовано достаточное количество пробных площадок с максимальным охватом условий обитания, чтобы выявить диапазон толерантности вида (рис. 2в, д). Для фактора «количество органического вещества почв» не выявлено уменьшения численности вида в зоне максимального пессимума. Также не определена зона минимального пессимума для фактора «электрическая проводимость почв». Вид более многочислен в незасоленных и богатых органикой местообитаниях, но может переносить и небольшое содержание солей, и низкое количество органики. Ограничивающих факторов для вида не установлено. Возможно, в местообитаниях со средней степенью засоления он будет уступать по численности более солеустойчивым видам, например розовой апорректоде

и вселенцам из Рудного Алтая — *E. ventripapillata* Perel, 1985 (Golovanova et al., 2021).

Второй по степени распространения вид в Прииртышье, по данным нашего исследования, — дендробена восьмигранная. Вид представлен на территории России одной генетической линией (Шеховцов, 2023), но несколькими хромосомными расами (Межжерин и др., 2018). Видимо, распространение вида шло давно и постепенно с последующими закреплениями изменений хромосомного набора.

По данным И. В. Стебаева и В. В. Волковинцера (1964), вид отмечен в районе р. Омь. По кадастру-определителю в Западной Сибири дендробена восьмигранная найдена в районе Салехарда, на юге полуострова Ямал, а также на юге Западно-Сибирской низменности, по среднему течению р. Омь и вблизи крупных городов: Тюмени, Новосибирска, Томска (Всеволодова-Перель, 1997). В Тюменской области дендробена восьмигранная отмечена в лесотундре, южной тайге (ельники зеленомошные и сосняки клadoНИЕвые) и лесостепи (березняки и березово-осиновые колки). По данным С. Ю. Князева с соавторами (2022), вид, наряду с пашенным червем, является лидером в естественных ландшафтах Западной Сибири по численности. По нашим данным, вид отсутствует в горных ландшафтах. Здесь нишу подстилочных видов занимают представители азиатского по происхождению (Перель, 1985) рода *Eisenia*. Возможно два предположения: либо на равнинной части Западной Сибири дендробена восьмигранная оказалась более успешной, чем местные подстилочные виды, либо вид занял пустующую экологическую нишу. Изучение диапазонов толерантности вида показало, что для него характерен большой размах условий обитания по температуре почв и обитание на рыхлых почвах. Похоже, вид, обладая средним диапазоном толерантности к большинству факторов, широко распространился в местообитаниях с выраженной подстилкой и слабокислой средой. Проведение имитационного эксперимента с совместным обитанием дендробены восьмигранной и подстилочных видов *E. sibirica*, *E. nana* с использованием изотопного анализа поможет понять, занимают ли эти виды одну экологическую нишу.

Розовая апорректода в Западной Сибири представлена 2 линиями (Е4 и Е6) из 11, известных в Западной Европе, отличается самым низким нуклеотидным и гаплотипическим разнообразием в России (Shekhovtsov et al., 2020; Шеховцов, 2023). Предковый ареал вида находится между Корсикой и Балеарскими островами. В нем обитали 2 генетических линии, одна из которых (евросибирская) распространилась на север и восток. Внедрение в Западную Сибирь недавно (Shekhovtsov et al., 2020). Т. С. Всеволодова-Перель считала находки вида в азиатской части России, в окрестностях Томска, ошибочными (1997). Б. Р. Стриганова и Н. М. Порядина отмечали вид в березняках лесостепи Тюменской области (2005).

До 2018 г. нами розовая апорректода была обнаружена только в синантропных местообитаниях г. Омска, а теперь отмечена в пойменных лесах у Бухтарминского водохранилища, Павлодара и Тарского района. Это новые данные об ареале и местообитаниях вида для Западной Сибири. Вид имел достаточно широкий диапазон толерантности относительно электропроводности почв, уступая только аборигенному виду — *E. n. nordeskioldi*, встречен во влажных почвах с высоким содержанием органического вещества. В настоящее время вид приурочен к пойменным кленовникам правого берега р. Иртыш. Возможно, распространение вида в Прииртышье ограничится поймами.

Малый красный выползок представлен в России одной генетической линией из восьми, известных для Западной Европы, с низким нуклеотидным разнообразием (Шеховцов, 2023). Т. С. Всеволодова-Перель (1997) рассматривала нахождение вида в Сибири в устье Лены ошибочным. Б. Р. Стриганова и Н. М. Порядина (2005) отмечали вид в ольшаниках тундры, ельниках и березняках лесотундры, вырубках, липняках и агроценозах южной тайги, вырубке березняка, на лугах и заливных лугах лесостепи Тюменской области. В нашем исследовании в лесных сообществах Прииртышья вид отмечен только в трех точках в Казахстане, имеет узкий диапазон толерантности к содержанию органического вещества в почве и температуре почв. Данные имитационного эксперимента подтверждают (Golovanova et al., 2023) ограничение выживаемости вида пищевым ресурсом. Возможно, вид не распространится за пределы богатых органикой местообитаний.

Молочный октолазий в Западной Сибири представлен 2 линиями — L и S и отличается низким нуклеотидным разнообразием (Shekhovtsov et al., 2014; Шеховцов, 2023). Вид обладал довольно узким диапазоном толерантности по отношению к содержанию органического вещества и плотности почв и предпочитал щелочные почвы, что, возможно, помешало ему широко распространиться. До этого вид был отмечен для Тюменской области, для южной тайги и лесостепи (Всеволодова-Перель, 1997; Стриганова, Порядина, 2005). В естественных сообществах Прииртышья вид выявлен впервые.

Эйзениелла четырехгранная также обладает максимальным генетическим разнообразием на юге Западной Европы (De Sosa et al., 2017) и минимальным в местах внедрения (Bagheri et al., 2023). Вид сложно назвать вселенцем в Прииртышье, так как он отмечен только в горах Рудного Алтая.

Таким образом, наибольшую опасность для Западной Сибири представляет пашенный червь, для которого не выявлены ограничивающие факторы. Распространение вида от обитания в агроценозах до захвата всех типов лесов заняло не более 40 лет. Это может представлять угрозу для аборигенного *E. n. pallida*, принадлежащего к тому же морфо-экологическому

типу и экологической группе (Перель, 1979). Этот подвид в настоящее время отмечен только на Алтае и севернее подтайги Омской области. Он обладает узким диапазоном толерантности и не встречается в пробах вместе с пашенным червем. По данным Т. С. Всеволодовой-Перель (1997), этот подвид был единственным собственно-почвенным видом на юге Западной Сибири.

Дендробена восьмигранная может стать угрозой для горных ландшафтов юга Западной Сибири, где нишу подстилочных видов занимают алтайские эндемики (Перель, 1985).

Распространение розовой апорректоды в Прииртышье, вероятнее всего, ограничится поймами. Вид также может представлять опасность для собственно-почвенных алтайских эндемиков.

Малый красный выползок ограничен местообитаниями, богатыми органикой. В настоящее время отмечено обитание вида в горных ландшафтах, причем в 2023 г. он зафиксирован в березняках в окрестностях Риддера — среднегорья Рудного Алтая, где в 2018 г. вид не был обнаружен. Малый красный выползок представляет угрозу для почвенно-подстилочных алтайских эндемиков. Также необходимо изучение последствий распространения вида для лесных экосистем Алтая.

Молочный октолазий предпочитает слабощелочные и щелочные почвы. Вероятно его дальнейшее распространение в лугово-черноземных почвах юга Западной Сибири.

Распространение эйзениеллы четырехгранной пока не представляет угрозы.

Диапазон толерантности аборигенного вида юга Западной Сибири — эйзении Норденшельда — полностью перекрывается инвазивными видами по всем эдафическим факторам (рис. 3). Среди европейских вселенцев к такой же экологической группе относится малый красный выползок. Не отмечена встречаемость обоих видов в одних и тех же пробах. В богатых органикой местообитаниях может обитать малый красный выползок. Совместное обитание эйзении Норденшельда с остальными инвазивными видами европейского происхождения, вероятно, объясняется разными экологическими нишами по питанию.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В лесах Прииртышья, как в пойме, так и на плакорах, в настоящее время в люмбрикофауне представлены виды — вселенцы европейского происхождения. Самое широкое распространение — от Бухтарминского водохранилища до Тобольска (1450 км) — отмечено для пашенного червя. Вид имеет широкий диапазон толерантности относительно большинства факторов, что может способствовать дальнейшему распространению его в лесах Западной Сибири. Также широко распространена, но не достигает

значительной численности дендробена восьмигранная. Ограничивающие факторы для распространения не выявлены. Встречаемость этих двух видов выше, чем у аборигенного вида эйзении Норденшельда. Инвазивные виды: малый красный выползок и молочный октолазий — могут быть ограничены в своем распространении, по крайней мере, на плакорах содержанием органического вещества в почве. Эти виды, как и розовая апорректода, обнаружены лишь в нескольких точках, но на некоторых площадках с очень высокой численностью. Эйзениелла четырехгранная отличается самым узким диапазоном толерантности к большинству почвенных факторов и самой низкой встречаемостью.

В целом гипотеза о зависимости встречаемости видов от широты диапазона толерантности к эдафическим факторам подтвердилась в отношении органического вещества и плотности почв.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас Омской области. М.: Федеральная служба геодезии и картографии, 1999. 58 с.
- Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Хорун Л. В. Черная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. 496 с.
- Всеволодова-Перель Т. С. Дождевые черви фауны России: Кадастр и определитель. М.: Наука, 1997. 102 с.
- Гиляров М. С. Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975. 304 с.
- Голованова Е. В. Дождевые черви Омской области // Фундаментальные и прикладные аспекты современной биологии: Мат-лы Первой Всерос. молодеж. науч. конф., посвящ. 125-летию биол. исслед. в Том. гос. ун-те. Т. 275. Томск: ТГУ, 2010. С. 257—259.
- Голованова Е. В. Дождевые черви-вселенцы в Западной Сибири // Экология и эволюция: новые горизонты: Мат-лы Междунар. симпозиума, посвящ. 100-летию академика С. С. Шварца. Екатеринбург: Гуманитарный университет, 2019. С. 494—495.
- Голованова Е. В., Князев С. Ю., Бабий К. А., Цвирко Е. И. Распространение чужеродного вида дождевых червей *Aporrectodea caliginosa* в естественных местообитаниях Омской области // Познание и деятельность: от прошлого к настоящему: Мат-лы II Всерос. междисциплинарной науч. конф. Омск, 2020. С. 299—302.
- Голованова Е. В., Наконечный Н. В. Дождевые черви кротовых ходов окрестностей города Тобольска // Тобольск научный — 2010: Мат-лы Всерос. науч.-практ. конф. 2010, Тобольск: Полиграфист. С. 11—12.
- Капходжаев М. К., Котин М. И., Соколов А. А. Почвы Семипалатинской области // Почвы Казахской ССР. Вып. 10. Алма-Ата, 1968. 252 с.
- Князев С. Ю., Кислый А. А., Богомолова И. Н., Голованова Е. В. Территориальная неоднородность населения дождевых червей (Opisthopora, Lumbricidae) Омской области и факторы среды: количественная оценка связи // Сибирский экологический журнал. 2022. Т. 29. № 5. С. 550—561.
- Лавренко Н. Н. География растительного покрова Среднего Прииртышья (в пределах Омской области): дис ... канд. геогр. наук: 11.694. Иркутск, 1972. 25 с.
- Межжерин С. В., Гарбар А. В., Власенко Р. П., Онищук И. П., Коцюба И. Ю., Жалай Е. И. Эволюционный парадокс партеногенетических дождевых червей. Киев: Наукова думка, 2018. 232 с.
- Перель Т. С. Особенности фауны дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) в Атлантических рефугиумах неморальной растительности // Доклады Академии наук СССР. 1985. Т. 283. № 3. С. 752—755.
- Перель Т. С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. М.: Наука, 1979. 275 с.
- Прокопьев Е. П. Растительный покров поймы Иртыша. Томск: ТГУ, 2012. 562 с.
- Стебаев И. В., Волковинцев В. В. Животное население почв северной части Барабинской лесостепи и водный режим почв // Зоологический журнал. 1964. Т. 43. № 10. С. 1425—1439.
- Стриганова Б. Р., Порядина Н. М. Животное население почв бореальных лесов Западно-Сибирской равнины. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. 232 с.
- Черная Книга флоры Сибири / Под ред. Ю. К. Виноградовой, А. Н. Куприянова. Новосибирск: Гео, 2016. 439 с.
- Шеховцов С. В. Генетическая изменчивость дождевых червей России и ее отражение в морфологии, филогении и филогеографии: дис. ... на соискание степени докт. биол. наук. М., 2023. 46 с.
- Шеховцов С. В., Голованова Е. В., Базарова Н. Э., Белова Ю. Н., Берман Д. И., Держинский Е. А., Шашков М. П., Пельтек С. Е. Генетическое разнообразие видов комплекса *Aporrectodea caliginosa* на территории России // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017. Т. 21. № 3. С. 374—379.
- Bagheri M., Azimi M., Khoshnamvand H., Abdoli A., Ahmadzadeh F. The threat of a non-native oligochaete species in Iran's freshwater: Assessment of the diversity and origin of *Eiseniella tetraedra* (Savigny, 1826) and its response to climate change // Biology Open. 2023. V. 12: bio060180.
- Bazri K., Ouahrani G., Gheribi-Oulmi Z., Prigo D., Diaz Cosin D. J. Soil factors and earthworms in Eastern Algeria // Sciences and Technologie. Biotechnologies. 2013. V. 37. P. 22—31.
- Briones M. J. I. The Serendipitous Value of Soil Fauna in Ecosystem Functioning: The Unexplained Explained // Frontiers in Environmental Science. 2018. № 6. P. 149.
- Buckerfield J. C. Earthworm populations in dryland cropping soils under conservation-tillage in south Australia // Soil Biology and Biochemistry. 1992. V. 24. № 12. P. 1667—1672.

- Das M. R., Nimbalkar A. C., Pisa S. S. Ecosystem Services of the Eco-Engineers: The Earthworms // International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences. 2018. № 7. P. 1065–1086.
- Daughjerg P. Temperature and moisture preference of three earthworm species (Oligochaeta, Lumbricidae) // Pedobiologia. 1988. V. 32. P. 57–64.
- De Sosa I., Marchán D. F., Novo M., Almodóvar A., Díaz Cosín D. J. Bless this phylogeographic mess — Comparative study of Eiseniella tetraedra (Annelida, Oligochaeta) between an Atlantic area and a continental Mediterranean area in Spain // European Journal of Soil Biology. 2017. V. 78. P. 50–56.
- Demetrio W., Brown G., Pupin B., Novo R., Dudas R., Barretta D., Römbke J., Bartz M., Borma L. Are exotic earthworms threatening soil biodiversity in the Brazilian Atlantic Forest? // Applied Soil Ecology. 2023. V. 182. P. 104693.
- Edwards C. A., Arancon N. Q. Earthworms, Soil Structure, Fertility, and Productivity // Biology and Ecology of Earthworms. Springer, New York, NY, 2022a. P. 303–334.
- Edwards C. A., Arancon N. Q. The Influence of Environmental Factors on Earthworms // Biology and Ecology of Earthworms. Springer US, 2022b. P. 191–232.
- Falco L., Sandler R., Momo F., Di Ciocco C., Saravia L., Coviella C. Earthworm assemblages in different intensity of agricultural uses and their relation to edaphic variables // PeerJ. 2015. V. 3. P. e979.
- Ferlian O., Eisenhauer N., Aguirrebengoa M., Camara M., Ramirez-Rojas I., Santos F., Tanalgo K., Thakur M. P. Invasive earthworms erode soil biodiversity: A meta-analysis // Journal of Animal Ecology. 2017. V. 87. № 1. P. 162–172.
- Ferlian O., Thakur M. P., Castañeda González A., San Emeterio L. M., Marr S., Da Silva Rocha B., Eisenhauer N. Soil chemistry turned upside down: a meta-analysis of invasive earthworm effects on soil chemical properties // Ecology. 2020. V. 101. № 3. P. e02936.
- Golovanova E. V., Kniazev S. Y., Karaban K., Babiy K. A., Shekhovtsov S. V. First short-term study of the relationship between native and invasive earthworms in the zone of soil freezing in Western Siberia — Experiments in Mesocosms // Diversity. 2023. V. 15. № 2. P. 248.
- Golovanova E. V., Kniazev S. Y., Babiy K. A., Tsvirko E. I., Karaban K., Solomatina D. V. Dispersal of earthworms from the Rudny Altai (Kazakhstan) into Western Siberia // Ecologica Montenegrina. 2021. V. 45. P. 48–61.
- Graff O. Investigations in soil zoology with special reference to the terricole Oligochaeta // Zeitschrift für Pflanzenernährung, Düngung, 1953. V. 61. P. 72–77.
- Grant W. C. Studies on Moisture Relationships in Earthworms // Ecology. 1955. V. 36. № 3. 400 p.
- Hendrix P. F., Callahan M. A., Drake J. M., Huang C.-Y., James S. W., Snyder B. A., Zhang W. Pandora's Box Contained Bait: The Global Problem of Introduced Earthworms // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2008. V. 39. № 1. P. 593–613.
- Klok C., Faber J., Heijmans G., Bodt J., Van Der Hout A. Influence of clay content and acidity of soil on development of the earthworm *Lumbricus rubellus* and its population level consequences // Biology and Fertility of Soils. 2007. V. 43. № 5. P. 549–556.
- Lavelle Ch. Burrowing activity of *Aporrectodea rosea* // Pedobiologia. 1998. V. 42. № 2. P. 97–101.
- Lavelle P., Spain A., Blouin M., Brown G., Decaëns T., Grimaldi M., Jiménez J. J., McKey D., Mathieu J., Velasquez E., Zangerlé A. Ecosystem Engineers in a Self-organized Soil: A Review of Concepts and Future Research Questions // Soil Science. 2016. V. 181. № 3/4. P. 91–109.
- Ljungström P., de Orellana J. A., Priano L. J. J. Influence of some edaphic factors on earthworm distribution in Santa Fe Province, Argentina // Pedobiologia. 1973. V. 13. P. 236–247.
- Malyutina Y., Wilson G. W. T., Duell E. B., Loss S. R. Effects of native and non-native earthworms on grassland plant communities and abundance of associated arbuscular mycorrhizal fungi // Biological Invasions. 2023 V. 25. № 2. P. 455–470.
- Mathieu J., Reynolds J. W., Fragoso C., Hadly E. Multiple invasion routes have led to the pervasive introduction of earthworms in North America // Nature Ecology and Evolution. 2024. V. 8. № 3. P. 489–499.
- Migge-Kleian S., McLean M. A., Maerz J. C., Heneghan L. The influence of invasive earthworms on indigenous fauna in ecosystems previously uninhabited by earthworms // Biological Invasions. 2006. V. 8. № 6. P. 1275–1285.
- Ransom T. S. Local distribution of native and invasive earthworms and effects on a native salamander // Population Ecology. 2017. V. 59. № 2. P. 189–204.
- Roots B. I. The Water Relations of Earthworms. II. Resistance to desiccation and immersion, and behaviour when submerged and when allowed a choice of environment // Journal of Experimental Biology. 1956. V. 33. № 1. P. 29–44.
- Satchell J. E. Some aspects of earthworm ecology // Soil Zoology. 1955. P. 180–201.
- Shekhovtsov S. V., Derzhinsky Ye. A., Poluboyarova T. V., Golovanova E. V., Ershov N. I., Berman D. I., Bulakhova N. A., Szederjesi T., Peltek S. E. Phylogeography and genetic lineages of *Aporrectodea rosea* (Lumbricidae, Annelida) // European Journal of Soil Biology. 2020. V. 99. P. 103191.
- Shekhovtsov S. V., Golovanova E. V., Peltek S. E. Different dispersal histories of lineages of the earthworm *Aporrectodea caliginosa* (Lumbricidae, Annelida) in the Palearctic // Biological Invasions. 2016. V. 18. P. 751–761.
- Shekhovtsov S. V., Golovanova E. V., Peltek S. E. Genetic diversity of the earthworm *Octolasion tyrtaeum* (Lumbricidae, Annelida) // Pedobiologia. 2014. V. 57. P. 245–250.
- Shelford V. E. Animal Communities in Temperate America as Illustrated in the Chicago region // Geographic Society of Chicago. Bull. № 5. 1913. 362 p.
- Winsome T., Epstein L., Hendrix P. F., Horwath W. R. Competitive interactions between native and exotic earthworm species as influenced by habitat quality in a California grassland // Applied Soil Ecology. 2006. V. 32. № 1. P. 38–53.

Distribution and Numbers of European Earthworm Species in Irtysh Region Forests

E. V. Golovanova^{1, 2, *}, R. R. Romanchuk^{1, 2}, V. E. Shcherbakov^{1, 2}, S. Yu. Knyazev¹, K. A. Babi¹

¹Omsk State Pedagogical University,
Naberezhnaya Tukhachevskogo st. 14, Omsk, 644099 Russian Federation

²Omsk State University,
Mira ave. 55a, Omsk, 644089 Russian Federation

*E-mail: nilseb@omgpu.ru

In the forests of Siberia since the 80s of the last century, the spread of invasive species of earthworms of predominantly European origin was noted. The introduction of new species of lumbricids, which are “ecosystem engineers,” can lead to changes in forest communities and their ecosystem functions (climate regulating, water and soil protective, sanitary and hygienic, recreational). The purpose of this research is studying the distribution, association and tolerance of allochthonous species of earthworms of European origin in the forests of the Irtysh region. Main hypothesis: the occurrence of invasive species is determined by the range of tolerance to edaphic factors (content of organic substances, pH values, electrical conductivity, soil moisture and temperature). The studies were carried out during the growing seasons of 2018, 2022 and 2023 in Rudny Altai and in the south of the West Siberian plain. The total length of the study area is more than 1500 km, the number of sample sites is 65. Samples were taken via direct soil excavation. Overall, 306 samples were analysed, 1133 specimens of earthworms of invasive European species were identified. At each installation, soil conditions were measured layer by layer in each sample. To analyse the correlation between the occurrence of earthworms and their tolerance to edaphic factors, the range of data for each factor and the percentage areas in which each species was found were taken into account. In the Irtysh region, 6 invasive species were identified (*Eisenia fetida*, *Aporrectodea handlirschi*, *Lumbricus rubellus*, *Octolasion lacteum*, *Dendrobaena octaedra*, *Eiseniella tetraedra*) with the greatest extent (1450 km) and frequency of occurrence (43% of samples) belonging to *Eisenia fetida* – a species with a wide range of tolerance (85–100% of the range of the studied factors at the sites) to humidity, density, pH value and organic matter content. Factors limiting the distribution of the species in southern Siberia were not discovered. The least common (75 km) and rare (found in 2% of the sample) was *Eiseniella tetraedra*, a species with a narrow range of tolerance (5–22%) to all edaphic factors. The occurrence of invasive species correlates significantly with the range of their tolerance to soil organic matter content ($r = 0.89$) and soil density ($r = 0.77$). The ranges of tolerance to all invasive species according to experimental edaphic factors intersect with those of the native species, *Eisenia nordenskioldi*.

Keywords: invasions, Lumbricidae, temperate forests, Western Siberia, pH, humidity, temperature, electric conductivity, soil density, humus.

Acknowledgement: The work has been carried out with the support from the RSF № 22-14-20034.

REFERENCES

- Atlas Omskoi oblasti* (Atlas of the Omsk region), Moscow: Federal'naya sluzhba geodezii i kartografii Rossii, 1999, 58 p.
- Bagheri M., Azimi M., Khoshnamvand H., Abdoli A., Ahmadvadeh F., The threat of a non-native oligochaete species in Iran's freshwater: Assessment of the diversity and origin of *Eiseniella tetraedra* (Savigny, 1826) and its response to climate change, *Biology Open*, 2023, Vol. 12, bio060180.
- Bazri K., Ouahrani G., Gheribi-Oulmi Z., Prigo D., Diaz Cosin D. J., Soil factors and earthworms in Eastern Algeria, *Sciences and Technologie. C, Biotechnologies*, 2013, Vol. 37, pp. 22–31.
- Briones M. J. I., The Serendipitous Value of Soil Fauna in Ecosystem Functioning: The Unexplained Explained, *Frontiers in Environmental Science*, 2018, No. 6, pp. 149.
- Buckerfield J. C., Earthworm populations in dryland cropping soils under conservation-tillage in south Australia, *Soil Biology and Biochemistry*, 1992, Vol. 24, No. 12, pp. 1667–1672.
- Chernaya kniga flory Sibiri* (Black list of flora of Siberia), Novosibirsk: Geo, 2016, 439 p.
- Das M. R., Nimbalkar A. C., Pisa S. S., Ecosystem Services of the Eco-Engineers: The Earthworms, *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 2018, No. 7, pp. 1065–1086.
- Daugbjerg P., Temperature and moisture preference of three earthworm species (Oligochaeta, Lumbricidae), *Pedobiologia*, 1988, Vol. 32, pp. 57–64.
- De Sosa I., Marchán D. F., Novo M., Almodóvar A., Díaz Cosin D. J., Bless this phylogeographic mess – Comparative study of *Eiseniella tetraedra* (Annelida, Oligochaeta)

- between an Atlantic area and a continental Mediterranean area in Spain, *European Journal of Soil Biology*, 2017, Vol. 78, pp. 50–56.
- Demetrio W., Brown G., Pupin B., Novo R., Dudas R., Baretta D., Römbke J., Bartz M., Borma L., Are exotic earthworms threatening soil biodiversity in the Brazilian Atlantic Forest?, *Applied Soil Ecology*, 2023, Vol. 182, p. 104693.
- Edwards C. A., Arancon N. Q. The Influence of Environmental Factors on Earthworms, In: *Biology and Ecology of Earthworms*, Springer US, 2022b, pp. 191–232.
- Edwards C. A., Arancon N. Q., Earthworms, Soil Structure, Fertility, and Productivity, In: *Biology and Ecology of Earthworms*, New York, NY: Springer, 2022a, pp. 303–334.
- Falco L., Sandler R., Momo F., Di Ciccio C., Saravia L., Coviella C., Earthworm assemblages in different intensity of agricultural uses and their relation to edaphic variables, *PeerJ*, 2015, Vol. 3, p. e979.
- Ferlian O., Eisenhauer N., Aguirrebengoa M., Camara M., Ramirez-Rojas I., Santos F., Tanalgo K., Thakur M. P., Invasive earthworms erode soil biodiversity: A meta-analysis, *Journal of Animal Ecology*, 2017, Vol. 87, No. 1, pp. 162–172.
- Ferlian O., Thakur M. P., Castañeda González A., San Emeterio L. M., Marr S., Da Silva Rocha B., Eisenhauer N., Soil chemistry turned upside down: a meta-analysis of invasive earthworm effects on soil chemical properties, *Ecology*, 2020, Vol. 101, No. 3, p. e02936.
- Gilyarov M. S., *Metody pochvenno-zoologicheskikh issledovaniy* (Methods of soil-zoological research), Moscow: Nauka, 1975, 304 p.
- Golovanova E. V., Dozhdevye chervi Omskoi oblasti (Earthworms of the Omsk region), *Fundamental'nye i prikladnye aspekty sovremennoi biologii* (Fundamental and applied aspects of modern biology), Tomsk, Proc. of First All-Russian Young Scientists Conf., dedicated 125th anniversary of biol. research in Tomsk State university, Tomsk: TGU, Vol. 275, pp. 257–259.
- Golovanova E. V., Dozhdevye chervi-vselentsy v Zapadnoi Sibiri (Invading earthworms in Western Siberia), *Ekologiya i evolyutsiya: novye gorizonty* (Ecology and evolution: new horizons), Ekaterinburg, Proc. of the International symposium dedicated to 100th anniversary of academician S. S. Schwartz, Ekaterinburg: Gumanitarnyi universitet, pp. 494–495.
- Golovanova E. V., Kniazev S. Y., Babiy K. A., Tsvirko E. I., Karaban K., Solomatin D. V., Dispersal of earthworms from the Rudny Altai (Kazakhstan) into Western Siberia, *Ecologica Montenegrina*, 2021, Vol. 45, pp. 48–61.
- Golovanova E. V., Kniazev S. Y., Karaban K., Babiy K. A., Shekhovtsov S. V., First short-term study of the relationship between native and invasive earthworms in the zone of soil freezing in Western Siberia — Experiments in Mesocosms, *Diversity*, 2023, Vol. 15, No. 2, p. 248.
- Golovanova E. V., Knyazev S. Y., Babii K. A., Tsvirko E. I., Rasprostranenie chuzherodnogo vida dozhdevykh chervei *Aporrectodea caliginosa* v estestvennykh mestoobitaniyakh Omskoi oblasti (Distribution of the alien species of earthworms *Aporrectodea caliginosa* in natural habitats of the Omsk region), *Poznanie i deyatel'nost': ot proshlogo k nastoyashchemu* (Cognition and activity: from the past to the present), Omsk, Proc. of Second All-Russian interdisciplinary scientific Conf., Omsk, pp. 299–302.
- Golovanova E. V., Nakonechnyi N. V., Dozhdevye chervi krotovykh khodov okrestnostei goroda Tobol'ska (Earthworms of mole tunnels in the outskirts of the city of Tobolsk), *Tobol'sk nauchnyi-2010* (Scientific Tobolsk-2010), Tobolsk, Proc. of All-Russian sci. and pract. Conf., Tobolsk: Poligrafist, pp. 11–12.
- Graff O., Investigations in soil zoology with special reference to the terricole Oligochaeta, *Zeitschrift für Pflanzenernährung, Düngung*, 1953, Vol. 61, pp. 72–77.
- Grant W. C., Studies on Moisture Relationships in Earthworms, *Ecology*, 1955, Vol. 36, No. 3, 400 p.
- Hendrix P. F., Callaham M. A., Drake J. M., Huang C.-Y., James S. W., Snyder B. A., Zhang W., Pandora's Box Contained Bait: The Global Problem of Introduced Earthworms, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2008, Vol. 39, No. 1, pp. 593–613.
- Kapkhodzhaev M. K., Kotin M. I., Sokolov A. A., Pochvy Semipalatinskoi oblasti (Soils of the Semipalatinsk region), In: *Pochvy Kazakhskoi SSR* (Soils of Caucasian SSR), Alma-Ata, 1968, Vol. 10, 252 p.
- Klok C., Faber J., Heijmans G., Bodt J., Van Der Hout A., Influence of clay content and acidity of soil on development of the earthworm *Lumbricus rubellus* and its population level consequences, *Biology and Fertility of Soils*, 2007, Vol. 43, No. 5, pp. 549–556.
- Kniazev S. Y., Kislyi A. A., Bogomolova I. N., Golovanova E. V., Territorial heterogeneity of the earthworm population (Opisthopora, Lumbricidae) of Omsk oblast and environmental factors: a quantitative assessment of the relationship, *Contemporary Problems of Ecology*, 2022, Vol. 15, No. 5, pp. 484–493.
- Lavelle Ch., Burrowing activity of *Aporrectodea rosea*, *Pedobiologia*, 1998, Vol. 42, No. 2, pp. 97–101.
- Lavelle P., Spain A., Blouin M., Brown G., Decaëns T., Grimaldi M., Jiménez J. J., McKey D., Mathieu J., Velasquez E., Zangerlé A., Ecosystem Engineers in a Self-organized Soil: A Review of Concepts and Future Research Questions, *Soil Science*, 2016, Vol. 181, No. ¾, pp. 91–109.
- Lavrenko N. N., *Geografiya rastitel'nogo pokrova Srednego Priirtysh'ya (v predelakh Omskoi oblasti)*. Diss. kand. geogr. nauk (Geography of vegetation cover of the Middle Irtysh region (within the Omsk region). Cand. geogr. sci. thesis), 1972, 25 p.
- Ljungström P., de Orellana J. A., Priano L. J. J., Influence of some edaphic factors on earthworm distribution in Santa Fe Province, Argentina, *Pedobiologia*, 1973, Vol. 13, pp. 236–247.
- Malyutina Y., Wilson G. W. T., Duell E. B., Loss S. R., Effects of native and non-native earthworms on grassland plant communities and abundance of associated

- arbuscular mycorrhizal fungi, *Biological Invasions*, 2023, Vol. 25, No. 2, pp. 455–470.
- Mathieu J., Reynolds J. W., Fragoso C., Hadly E., Multiple invasion routes have led to the pervasive introduction of earthworms in North America, *Nature Ecology and Evolution*, 2024, Vol. 8, No. 3, pp. 489–499.
- Mezhzherin S. V., Garbar A. V., Vlasenko R. P., Onishchuk I. P., Kotsyuba I. Y., Zhalai E. I., *Evolutsionnyi paradoks partenogeneticheskikh dozhdevykh chervei* (The evolutionary paradox of parthenogenetic earthworms), Kiev: Naukova dumka, 2018, 232 p.
- Migge-Kleian S., McLean M. A., Maerz J. C., Heneghan L., The influence of invasive earthworms on indigenous fauna in ecosystems previously uninhabited by earthworms, *Biological Invasions*, 2006, Vol. 8, No. 6, pp. 1275–1285.
- Perel' T. S., Osobennosti fauny dozhdevykh chervei (Oligochaeta, Lumbricidae) v Atlanticheskikh refugiumakh nemoral'noi rastitel'nosti (Features of the fauna of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in the Atlantic refugia of nemoral vegetation), *Doklady Akademii nauk SSSR*, 1985, Vol. 283, No. 3, pp. 752–755.
- Perel' T. S., *Rasprostranenie i zakonmernosti raspredeleniya dozhdevykh chervei fauny SSSR* (Range and regularities in the distribution of earthworms of the USSR fauna), Moscow: Nauka, 1979, 275 p.
- Prokop'ev E. P., *Rastitel'nyi pokrov poimyy Irtysa* (Vegetation cover of the Irtys floodplain), Tomsk: TGU, 2012, 562 p.
- Ransom T. S., Local distribution of native and invasive earthworms and effects on a native salamander, *Population Ecology*, 2017, Vol. 59, No. 2, pp. 189–204.
- Roots B. I., The Water Relations of Earthworms. II. Resistance to desiccation and immersion, and behaviour when submerged and when allowed a choice of environment, *Journal of Experimental Biology*, 1956, Vol. 33, No. 1, pp. 29–44.
- Satchell J. E., Some aspects of earthworm ecology, *Soil Zoology*, 1955, pp. 180–201.
- Shekhovtsov S. V., Derzhinsky Ye. A., Poluboyarova T. V., Golovanova E. V., Ershov N. I., Berman D. I., Bulakhova N. A., Szederjesi T., Peltek S. E., Phylogeography and genetic lineages of *Aporrectodea rosea* (Lumbricidae, Annelida), *European Journal of Soil Biology*, 2020, Vol. 99, p. 103191.
- Shekhovtsov S. V., *Geneticheskaya izmenchivost' dozhdevykh chervei Rossii i ee otrazhenie v morfologii, filogenii i filogeografii*. Diss. dokt. biol. nauk (Genetic variability of earthworms in Russia and its reflection in morphology, phylogeny and phylogeography. Doctor's biol. sci. thesis), Moscow, 2023, 46 p.
- Shekhovtsov S. V., Golovanova E. V., Bazarova N. E., Belova Y. N., Berman D. I., Derzhinskii E. A., Shashkov M. P., Pel'tek S. E., Geneticheskoe raznoobrazie vidov kompleksa *Aporrectodea caliginosa* na territorii Rossii (Genetic diversity of the *Aporrectodea caliginosa* complex in Russia), *Vavilovskii zhurnal genetiki i seleksii*, 2017, Vol. 21, No. 3, pp. 374–379.
- Shekhovtsov S. V., Golovanova E. V., Peltek S. E., Different dispersal histories of lineages of the earthworm *Aporrectodea caliginosa* (Lumbricidae, Annelida) in the Palearctic, *Biological Invasions*, 2016, Vol. 18, pp. 751–761.
- Shekhovtsov S. V., Golovanova E. V., Peltek S. E., Genetic diversity of the earthworm *Octolasion tyrtaeum* (Lumbricidae, Annelida), *Pedobiologia*, 2014, Vol. 57, pp. 245–250.
- Shelford V. E., *Animal Communities in Temperate America as Illustrated in the Chicago region*, Geographic Society of Chicago, 1913, Bull. No. 5, 362 p.
- Stebaev I. V., Volkovintser V. V., Zhivotnoe naselenie pochv severnoi chasti Barabinskoi lesostepi i vodnyi rezhim pochv (Animal population of soils in the northern part of the Barabinsk forest-steppe and soil water regime), *Zoologicheskii zhurnal*, 1964, Vol. 43, No. 10, pp. 1425–1439.
- Striganova B. R., Poryadina N. M., *Zhivotnoe naselenie pochv boreal'nykh lesov Zapadno-Sibirskoi ravniny* (Soil animal population in boreal forests of West-Siberian Plain), Moscow: Tovarichestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2005, 234 p.
- Vinogradova Y. K., Maiorov S. R., Khorun L. V., *Chernaya kniga flory Srednei Rossii (Chuzherodnye vidy rastenii v ekosistemakh Srednei Rossii)* (Black Book of the Flora of Central Russia (Non-native plant species in the ecosystems of Central Russia)), Moscow: GEOS, 2009, 496 p.
- Vsevolodova-Perel' T. S., *Dozhdevye chervi fauny Rossii: Kadastr i opredelitel'* (Earthworms of Russian fauna: inventory and key), Moscow: Nauka, 1997, 102 p.
- Winsome T., Epstein L., Hendrix P. F., Horwath W. R., Competitive interactions between native and exotic earthworm species as influenced by habitat quality in a California grassland, *Applied Soil Ecology*, 2006, Vol. 32, No. 1, pp. 38–53.