

УДК 57.045:574.2

ВЛИЯНИЕ ЛАНДШАФТА И КЛИМАТА НА ЧИСЛЕННОСТЬ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ЮГО-ВОСТОКА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2024 г. М. Н. Ким-Кашменская^{а, *}^а Новосибирский национальный исследовательский государственный университет,
ул. Пирогова, д. 1, Новосибирск, 630090, Россия

* E-mail: m. kim-kashmenskaia@g.nsu.ru

Поступила в редакцию 26.01.2024

После доработки 02.04.2024

Принята к публикации 08.07.2024

Таежные и лесостепные экосистемы Западной Сибири подвергаются значительным климатическим и антропогенным трансформациям. Понимание связи численности дождевых червей, играющих важную роль в лесных сообществах, с условиями среды может быть использовано в мониторинге состояния экосистем. Целью работы являлось выявление связи численности дождевых червей в сообществах лесостепной и таежной зон на юго-востоке Западной Сибири с особенностями ландшафта, климатическими параметрами среды и со сроками сбора материала в течение теплого сезона. В анализ вошли данные о численности дождевых червей из 62 местообитаний. Моделирование проводилось факторным анализом смешанных данных (FAMD). Для выявления связи с численностью дождевых червей рассматривались количественные данные о типах почв и растительности, физико-химических почвенных характеристиках, климатических параметрах и категориальные данные орографического и гидротермического зонирования, геоботанического районирования о типах почв и растительности, сроках сбора материала. Во всех случаях наблюдаемую дисперсию лучше объясняют гидротермическое зонирование территории, климатические и почвенные условия, а полученные закономерности показательнее для численности морфо-экологических групп, а не отдельных видов дождевых червей. Подтверждается предположение, что зависимость от параметров, влияющих на влажность почвы, наблюдается у норной группы червей, в остальных случаях сильная связь отсутствует. Из этого следует, что на юге таежной зоны и в лесостепи на юго-востоке Западной Сибири наблюдаемая численность в сообществах будет в меньшей мере зависеть от месяца сбора материала, чем принято считать для экосистем умеренного пояса.

Ключевые слова: инвазии, ординация сообществ, районирование, факторный анализ смешанных данных, дождевые черви, FAMD, морфо-экологические группы.

DOI: 10.31857/S0024114824040053, EDN: PDKVAG

Дождевые черви играют важную роль в процессе почвообразования и функционирования большинства наземных экосистем в целом, оказывают влияние на структуру почвы, регуляцию ее биологических и физико-химических свойств (Lavelle, Spain, 2001). Связь почвенных животных со средой обитания позволяет использовать их как индикатор определенных почвенных процессов (Гиляров, 1965; Мордкович, 1991), которые могут быть результатом климатических изменений и антропогенных трансформаций ландшафтов. Дождевые черви обладают широкой встречаемостью в большинстве наземных экосистем, где представляют собой самую значительную по биомассе группу животных (Lavelle, Spain, 2001). А в силу своих размерных характеристик и роли в экосистемах являются удобным объектом для биоиндикации

и мониторинга их состояния (Gongalsky et al., 2009; Гераськина, 2016).

Зональное распределение сообществ почвенных животных зависит в первую очередь от гидротермических условий (Lavelle, Spain, 2001; Алфимов и др., 2012; Мещерякова, Берман, 2014; Phillips et al., 2019). К основным факторам, напрямую и опосредованно влияющим на состав сообществ дождевых червей, могут быть отнесены кислотность почвы, характеристики растительного опада, тип растительного сообщества, тип почвы, высота снежного покрова, рельефные особенности (Гиляров, 1965; Edwards, Bohlen, 1996; Joschko et al., 2006; Алфимов и др., 2012; Бессолицына, 2012; Li et al., 2020), а также история развития территории — антропогенный занос видов, история землепользования (Räty, Huhta, 2004;

Crumsey et al., 2014), пирогенная динамика (Гонгальский, 2014). Однако степень влияния разных факторов среды на распределение почвенных животных различается на разных уровнях пространственного разрешения (Покаржевский и др., 2007).

Фауна дождевых червей юго-востока Западной Сибири образована преимущественно широкоареальными видами (Всеволодова-Перель, 1997), что делает ее достаточно удобным модельным объектом для выявления основных принципов формирования сообществ дождевых червей. Так как в разных типах местообитаний на территории Западной Сибири наблюдаются незначительные различия видового состава дождевых червей (Голованова, 2010; Ермолов, 2019; Ермолов, 2020), реакция сообщества на условия среды может проявляться не через изменение видового состава, а через изменение численности видов и морфо-экологических групп, обладающих функциональными особенностями (Перель, 1975; Ганин, 1997; Keudel, Schrader, 1999). Известно, что в степных экосистемах выживание дождевых червей во многом зависит от влажности почвы, тогда как в лесной зоне это условие не столь критично (Бессолицына, 2012). Можно предположить, что на юге таежной зоны и в лесостепи на юго-востоке Западной Сибири показатель влажности, с которым связывают увеличение численности дождевых червей весной и осенью (Edwards, Bohlen, 1996), будет не столь значим, а ведущими параметрами выступают другие условия среды.

К настоящему времени существуют модели распределения как климатических факторов (WorldClim, CHELSA), так и почвенных характеристик (SoilGrid) и растительного покрова (EarthEnv, Copernicus Global Land Cover), их количественное выражение активно используется в моделировании присутствия видов, в том числе и дождевых червей на той или иной территории (Marchán et al., 2016; Geraskina, Shevchenko, 2021), а значит, может быть использовано для оценки связи сообщества в целом с условиями среды.

Это определяет цель настоящей работы — выявление связи численности дождевых червей в сообществах лесостепной и таежной зон на юго-востоке Западной Сибири с особенностями ландшафта, климатическими параметрами среды с учетом возможной изменчивости в течение теплого сезона. Такая постановка цели требует описания ландшафтов с учетом зональных особенностей на основании как количественных (ландшафтные особенности и климатические параметры), так и категориальных данных (картографические данные о зонировании территории, принятые на основании разных характеристик среды), оценки связи численности с характеристиками среды и со сроками сбора материала в течение теплого сезона.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Сбор данных о численности дождевых червей. Материал собирался на юго-востоке Западной Сибири,

в границах Новосибирской, Кемеровской областей, Алтайского края и Республики Алтай с 2016 по 2021 гг.

Для определения численности дождевых червей использовался метод раскопки почвенных проб (Гилларов, 1965) площадью 30×30 см до глубины встречаемости дождевых червей (~40—60 см) с их последующим ручным разбором. Всего было рассмотрено 62 сообщества дождевых червей (в данном случае под сообществом понимается население одного местообитания), отловлено 5310 животных. В каждом местообитании закладывалось 3—10 проб по случайной схеме (Песенко, 1982; Southwood, Henderson, 2000). Между отдельными местообитаниями расстояние составляло не менее 100 м для обеспечения независимости выборок, что соотносится с представлениями о пространственной агрегированности дождевых червей (Valckx et al., 2011). Умерщвление и фиксация проводились с использованием растворов формальдегида по стандартной методике или 96 %-го этилового спирта. Определение видов проводилось по сводке Т. С. Всеволодовой-Перель (1997). В Горной Шории после разбора верхних почвенных слоев также был применен метод выгонки норных дождевых червей с использованием 0.55 %-го раствора формальдегида согласно рекомендации ISO 23611-1 (Römbke et al., 2005). В других местах данный метод не применялся. Принадлежность к морфо-экологической группе приведена согласно работе Т. С. Перель (1975).

Категориальные переменные среды. Категориальные данные были получены с помощью привязки и оцифровки картографического материала (Лапшина, 1960; Рихтер, 1963; Сляднев, 1965; Аветов и др., 2011) в программе QGIS (версия 3.18). В первую очередь использовались данные природного зонирования, типологизации растительных сообществ, а не конкретные условия среды, которые могли значительно измениться с момента подготовки карты. Переход между природными зонами, граничащими с лесостепной зоной, не в полной мере очевиден (Макунина, 2016), поэтому в настоящей работе принято деление на основании гидротермического зонирования, предложенного в работе А. П. Сляднева (1965). Всего в анализ было вовлечено шесть категориальных переменных, характеризующих каждое местообитание: гидротермическая зона, геоботанический район, типы почвы и растительности, орографическая приуроченность, месяц (май—сентябрь) и год сбора материала (2016—2021 гг.) (рис. 1).

Согласно картографическим данным район исследования располагается в трех зонах: южной лесостепи (пять местообитаний отнесены к Барабинской низменности, семь — к Приобскому плато), северной лесостепи и подтайге (семь — к Приобскому плато, пятнадцать — к предгорьям Салаирского кряжа), таежной зоне (десять — к Северо-Восточному Алтаю, пятнадцать — к Горной Шории, три — к предгорьям Кузнецкого Алатау).

Для южной лесостепи в точках сбора материала были отмечены типы почв: засоленные и солонцеватые, пойменные и маршевые, степные и лесостепные (Аветов и др., 2011). Согласно геоботаническому районированию растительные сообщества можно отнести к районам и типам: Томь-Чулымских суходольных сосново-березовых лесов (мелколиственные леса и кустарники); Барабинской лесостепи (болотные и луговые растительные сообщества); правобережной и левобережной Приобской лесостепи (луга, темнохвойные и сосновые южнотаежные и лесостепные леса) (Лапшина, 1960).

Для северной лесостепи и подтайги были характерны типы почв: тайги и хвойно-широколиственных лесов, широколиственных лесов и лесостепей, степных почв (Аветов и др., 2011). По геоботаническому районированию растительные сообщества относятся к районам и типам: Обь-Иртышскому болотно-лесному (темнохвойные и сосновые южнотаежные и лесостепные леса); лесостепи Кузнецкой котловины (мелколиственные леса и кустарники); черневой тайге Салаира (мелколиственные леса и кустарники, луга); Томь-Чулымским суходольным сосново-березовым лесам (мелколиственные леса и кустарники) (Лапшина, 1960).

В таежной зоне отмечены типы почв: тайги, хвойно-широколиственных лесов, широколиственных лесов и лесостепей (Аветов и др., 2011). Согласно геоботаническому районированию растительные сообщества зоны можно отнести к районам и типам: темнохвойных лесов Кузнецкого Алатау (горные темнохвойные леса, темнохвойные и сосновые

южнотаежные и лесостепные леса); горной лесостепи и таежных лесов низкогорий Северного Алтая (горные темнохвойные леса) (Лапшина, 1960).

Количественные переменные среды. Всего в анализ было вовлечено 36 количественных переменных, характеризующих каждое местообитание. Использовали климатические данные, информацию о растительном покрове поверхности, типах почв и почвенных характеристиках в разрешении 30 угловых секунд из открытых ресурсов (Tuanmu, Jetz, 2014; Fick, Hijmans, 2017; Karger, Zimmermann, 2019; Poggio et al., 2021). Количественное отражение типа почв и растительного покрова (тип покрова поверхности в общем случае) в привлекаемых к анализу моделях распределения условий по поверхности в первом случае отражает вероятность нахождения типа почвы в ячейке (Hengl et al., 2017), во втором — долю покрова поверхности (Buchhorn et al., 2020). Глубина, принятая в анализе для почвенных характеристик (табл. 1), составляет 5—15 см, что соответствует глубине нахождения большей части животных, а также коррелирует со значениями параметров на другой глубине отбора. Привлеченные климатические параметры среды в первую очередь отражали гидротермические условия в точках сбора материала (табл. 1). При этом порог 5 °С, принятый для некоторых из параметров, соответствует нижнему пределу температур для активности дождевых червей (Nordström, Rundgren, 1974). Варьирование рассмотренных количественных климатических и почвенных показателей в районе исследования отражено в табл. 1.

Таблица 1. Общее варьирование показателей почвенных и климатических характеристик в точках сбора материала (по данным моделирования SoilGrid, CHELSA)

Количественный показатель	$\bar{x} \pm s.e$	Min	Max
Свойства почвы:			
Насыпная плотность почвы, г/см ³	1.15 ± 0.00	1.10	1.20
Емкость катионного обмена, ммоль (+) /кг	350.91 ± 5.81	273.85	449.95
Содержание глины, г/кг	253.78 ± 7.30	38.41	341.16
Общий азот, г/кг	4.90 ± 0.18	0.36	6.62
Плотность органического углерода, кг/м ³	34.25 ± 0.8	3.34	40.6
Кислотность	6.0 ± 0.05	5.4	6.8
Содержание песка, г/кг	361.31 ± 8.70	44.46	440.08
Содержание иловых частиц, г/кг	346.45 ± 7.61	38.75	410.19
Содержание органического углерода почвы, г/кг	50.35 ± 1.3	7.49	72.68
Климатические характеристики:			
Количество дней с температурой ниже 0 °С	195.25 ± 0.60	188.57	204.74
Снеговой запас воды, мм	108.50 ± 5.76	57.70	208.80
Гидротермический коэффициент Селянинова для периода с температурами выше 5 °С	2.47 ± 0.13	1.25	4.06
Сумма осадков для периода с температурами выше 5 °С, мм	354.27 ± 16.11	204.29	537.93
Частота перехода температуры через 0 °С	63.68 ± 1.57	50.00	81.78
Сумма накопленных температур для периода с температурами выше 5 °С, °С	1466.45 ± 14.45	1251.51	1639.29



Рис. 1. Блок-схема моделирования на основании категориальных и количественных переменных среды и данных о численности дождевых червей.

Моделирование. Для ординации сообществ использован факторный анализ смешанных данных (FAMD), который позволяет работать с коррелирующими параметрами и категориальными переменными (Kassambara, 2017). Существует два подхода к оценке экосистем в целях их сохранения: рассмотрение сообществ через видовое и популяционное разнообразие и через разнообразие функциональных групп (Walker, 1992, Díaz, 2013). Поэтому для описания средней численности сообществ дождевых червей нами проанализированы отдельно данные для видов и морфо-экологических групп дождевых червей, в каждом случае в совокупности с данными об общей средней численности дождевых червей в сообществе. Для подтверждения предположения применимости картографических данных был рассмотрен вариант с численностью дождевых червей в качестве единственной группы количественных показателей. Подход при формировании отдельных наборов данных, список тематических блоков параметров среды, включенных в наборы данных, показаны в блок-схеме (рис. 1). В работе представлены данные моделирования как в случае с максимальным ее значением, так и с ограниченным набором наиболее значимых категориальных данных.

Расчеты проводились в программной среде R с привлечением пакетов: psych (описательные статистики), corrplot (для оценки корреляции между параметрами среды), raster (для выделения количественных данных среды из открытых источников

по координатам точек сбора материала), FactoMineR и factoextra (для FAMD).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Видовой состав и численность дождевых червей. Рассмотренные сообщества дождевых червей на юго-востоке Западной Сибири составляют восемь видов. В связи с тем, что таксономия дождевых червей семейства Lumbricidae в настоящее время, по мнению ряда авторов, требует ревизии, что в первую очередь касается *Eisenia nordenskioldi* (Eisen, 1879) (Blakemore, 2013; Shekhovtsov et al., 2020), в настоящей работе четыре таксона, предположительно относящиеся к этому видовому комплексу, рассматриваются как самостоятельные — два валидных подвида *E. nordenskioldi nordenskioldi* (Eisen, 1879) и *E. nordenskioldi pallida* Malevič, 1956, *E. sibirica* Perel et Graphodatsky 1984, рассматриваемый некоторыми авторами как форма *E. nordenskioldi nordenskioldi* (Eisen, 1879) (Shekhovtsov et al., 2020), и таксон неопределенного статуса, обозначенный в работе как Lumbricidae sp., требующий в дальнейшем описания. Все эти таксоны по принятым в таксономии морфологическим признакам соответствуют указанному виду, однако статистически значимо отличаются по размерным характеристикам и экологическим особенностям от номинативного подвида, часто встречаясь с ним симпатрически. Кроме указанных таксонов, обнаружены *Aporrectodea rosea* (Savigny, 1826), *A. caliginosa*

(Savigny, 1826), *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826), *Dendrodrilus rubidus* (Eisen, 1874), *Lumbricus rubellus* Hoffmeister, 1843, *Octolasion lacteum* (Örley, 1885). Указанные виды на юго-востоке Западной Сибири образуют четыре морфо-экологические группы: подстилочные (*D. octaedra* и *D. rubidus*), почвенно-подстилочные (*E. sibirica* и *L. rubellus*), собственно-почвенные (*A. rosea*, *A. caliginosa*, *E. nordenskioldi pallida* и *O. lacteum*) и норные черви (*E. nordenskioldi nordenskioldi* и *Lumbricidae* sp.), отнесение которых к данной группе согласуется с наблюдаемым характером нор и местом нахождения по почвенному профилю. Отнесение к морфо-экологической группе может быть не столь однозначно в различных по условиям местообитаниях (Крылова и др., 2011), однако соотносится с выводами других авторов для рассматриваемой территории или сопряженных с ней участков (Бызова, Чадаева, 1965; Берман и др., 2016; Ермолов, 2019; Ермолов, 2020).

В таблицах приведены средние и максимальные показатели численности по сообществам в зависимости от орографической приуроченности и принадлежности к гидротермической зоне (табл. 2) как наиболее вероятно действующих для дождевых червей принципах зонирования. Прослеживается общая тенденция увеличения численности от горных территорий с таежными лесными системами к равнинным лесостепным. Некоторое снижение общей численности в зоне северной лесостепи и подтайги, вероятнее всего, является артефактом сроков сбора материала (так как большая часть сборов в этой зоне была приурочена к середине теплого периода). Это в целом согласуется с представлением, что обилие дождевых червей увеличивается от хвойных к смешанным лесам с преобладанием лиственных пород деревьев с последующим снижением при переходе к остепненным и степным биогеоценозам (Бессолицына, 2012).

Общие результаты моделирования. В результате проведенного моделирования сообществ лишь четыре модели, включавшие климатические параметры, почвенные характеристики и только категориальные параметры, объясняли наблюдаемую дисперсию значений более чем на 80 % (табл. 3). Во все эти модели гидротермическое зонирование вошло как единственная категориальная переменная. Ординация точек сбора материала для этих моделей (рис. 2–3) будет достаточно показательна, так как первыми двумя компонентами (Dim 1 и Dim 2) достаточно хорошо описываются отдельные категории гидротермического зонирования (табл. 4). Во всех рассматриваемых случаях корреляционная связь общей численности дождевых червей с численностью отдельных морфо-экологических групп отражает их соотношение в сообществах, проявляя большую связь с собственно-почвенной группой и меньшую с норной (рис. 2в; 3а; 3в).

Изменения в численности и биомассе дождевых червей для таежной и лесостепной зон может наблюдаться в результате влияния древесной растительности, в частности через формирование горизонта подстилки с разным качеством и количеством листового опада (Enríquez et al., 1993), а также из-за изменения свойств почвы, что неразрывно связано с ее типом и структурой (Edwards, Bohlen, 1996; Бессолицына, 2012). Привлечение количественных данных о почвенных свойствах дало довольно большую долю объясняемой дисперсии, в отличие от типов почв и типов растительного сообщества (табл. 3), что может быть связано с методом количественного выражения этих параметров (см. раздел «Объекты и методика»). Таким образом, в силу мозаичности распределения группировок дождевых червей эти показатели могут не иметь значительной связи с численностью дождевых червей на зональном и региональном уровнях.

Связь численности дождевых червей с гидротермическими условиями. Для модели ординации связи численности отдельных видов с климатическими условиями среды (рис. 2а) первыми двумя компонентами хуже всего описывается численность *A. rosea*, поэтому корреляционные связи вида в дальнейшем обсуждаться не будут. Большая часть климатических параметров и численность видов, которые можно отнести к видовому комплексу *E. nordenskioldi* по морфологическим признакам, лучше всего описываются первой компонентой (Dim 1), тогда как численность остальных видов — второй компонентой (Dim 2) в координатной плоскости Dim1–Dim2 (рис. 2а).

Принимается, что рост и развитие дождевых червей зависит от температуры и влажности почвы (Holmstrup et al., 1991; Eggleton et al., 2009), при этом сроки развития зависят от набранной суммы активных температур (Берман и др., 2002). Учитывая, что на разных стадиях развития устойчивость к воздействию низких температур у дождевых червей различается (Мещерякова, Берман, 2014; Берман, Лейрих, 2017), в условиях промерзания почвы от -12°C до -16°C в зависимости от географического положения (Алфимов, 2005) для некоторых видов важным является достижение наиболее выносливой стадии. Известно, что обитание *O. lacteum* ограничено биотопами с либо не промерзающей зимой почвой, либо достаточно теплым летом. Это обеспечивает прохождение полного жизненного цикла (Берман, Лейрих, 2017) и может объяснять наблюдаемую положительную корреляцию с показателем суммы активных температур, а также отрицательную с продолжительностью зимнего периода и частотой заморозков (рис. 2а), хотя для этого вида нельзя также исключать реализацию выживания и через уход на зиму в более глубокие почвенные слои. Для *D. rubidus* известен быстрый темп созревания и сезонная синхронизация с эндогенной факультативной диапаузой на стадии кокона (Берман и др., 2010). Это позволяет виду выживать, несмотря на невозможность ухода от повреждающего воздействия температур в более глубокие

Таблица 2. Наблюдаемая средняя (экз./м² ± s. e) и максимальная (max экз./м²) численность в сообществах дождевых червей в зависимости от орографической приуроченности и гидротермической зоны

Группирующая категориальная переменная	Число сообществ	Численность	Виды										Общая численность
			A_c	A_r	D_o	D_r	E_n_n	E_n_p	E_s	L_r	O_l	L_sp	
Орографическая единица													
Предгорья Салаирского края	15	Экз./м² ± s.e	0.76 ± 0.47	0.63 ± 0.45	8.58 ± 1.74	—	2.27 ± 0.54	0.38 ± 0.38	3.53 ± 0.83	0.13 ± 0.13	40.65 ± 6.36	—	61.23 ± 7.21
		Max экз./м²	33.33	33.33	77.77	—	22.22	33.33	33.33	11.11	244.42	—	277.75
		Экз./м² ± s.e	—	8.43 ± 2.93	15.52 ± 3.65	0.57 ± 0.33	17.43 ± 2.05	67.04 ± 5.87	16.09 ± 2.75	11.49 ± 3.55	—	4.21 ± 1.19	141.75 ± 8.12
Горная Шория	15	Max экз./м²	—	88.88	111.1	11.11	66.66	188.87	88.88	122.21	—	44.44	277.75
		Экз./м² ± s.e	—	—	1.23 ± 1.23	—	39.5 ± 9.82	38.27 ± 8.09	25.92 ± 9.97	—	18.52 ± 12.56	—	123.44 ± 19.64
Предгорья Кузнецкого Алатау	3	Max экз./м²	—	—	11.11	—	77.77	88.88	88.88	—	99.99	—	222.2
		Экз./м² ± s.e	21.93 ± 9.16	—	1.42 ± 1	2.01 ± 1.13	8.89 ± 4.13	0.41 ± 0.41	146.88 ± 40.03	10.67 ± 5.85	16.87 ± 10.29	—	209.07 ± 36.48
Барабинская низменность	5	Max экз./м²	176	—	22.22	22.22	80	11.11	711.04	128	199.98	—	733.26
		Экз./м² ± s.e	28.17 ± 10.98	14.95 ± 7.55	28.3 ± 7.59	0.53 ± 0.26	10.98 ± 2.37	9.79 ± 2.49	11.64 ± 2.86	13.49 ± 4.05	96.15 ± 20.01	—	233.84 ± 39.3
Приобское плато	14	Max экз./м²	688.82	577.72	544.39	11.11	133.32	111.1	155.54	211.09	788.81	—	1477.63
		Экз./м² ± s.e	—	—	—	—	13.58 ± 5.26	245.33 ± 31.16	46.55 ± 10.27	—	—	—	305.45 ± 39.04
Северо-Восточный Алтай	10	Max экз./м²	—	—	—	—	144	704	288	—	—	—	832
		Гидротермическая зона											
Южная лесостепь	12	Экз./м² ± s.e	—	2.33 ± 1.33	33.95 ± 10.14	1.05 ± 0.53	7.45 ± 1.98	12.54 ± 3.27	69.7 ± 19.38	19.7 ± 5.62	116.66 ± 26.86	—	304.11 ± 42.18
		Max экз./м²	688.82	66.66	544.39	22.22	80	111.1	711.04	211.09	788.81	—	1477.63
Северная лесостепь и подтайга	22	Экз./м² ± s.e	0.7 ± 0.37	9.19 ± 5	8.31 ± 1.38	0.09 ± 0.09	5.77 ± 1.52	0.7 ± 0.39	4.37 ± 1	0.09 ± 0.09	38.4 ± 4.65	—	67.62 ± 7.58
		Max экз./м²	33.33	577.72	77.77	11.11	133.32	33.33	77.77	11.11	244.42	—	622.16
Тайга	28	Экз./м² ± s.e	—	4.89 ± 1.75	9.11 ± 2.24	0.33 ± 0.19	18.15 ± 2.35	123.29 ± 13.79	27.03 ± 4.06	6.67 ± 2.13	1.67 ± 1.2	2.44 ± 0.72	194.12 ± 15.79
		Max экз./м²	—	88.88	111.1	11.11	144	704	288	122.21	99.99	44.44	832

Условные обозначения: A_r — *Aporrectodea rosea*, A_c — *A. caliginosa*, D_o — *D. octaedra*, D_r — *D. rubidus*, E_s — *E. sibirica*, E_n_n — *E. nordenskioldi nordenskioldi*, E_n_p — *E. nordenskioldi pallida*, L_r — *L. rubellus*, O_l — *O. lacteum*, L_sp — *Lumbricidae* sp.

Таблица 3. Параметры, для которых была получена ординация сообществ дождевых червей, а также объясняемая доля дисперсии по рассмотренным наборам данных

		Климатические компоненты среды		Типы растительного сообщества		Почвенные характеристики		Тип почв		Отсутствие количественных переменных среды	
		В + О	Ф + О	В + О	Ф + О	В + О	Ф + О	В + О	Ф + О	В + О	Ф + О
I	1	ГТЗ	ГТЗ	ГТЗ	ГТЗ	ГТЗ	ГТЗ	ГТЗ	ГТЗ	ГТЗ	ГТЗ
	2	82. 74	93. 35	66. 29	73. 68	73. 84	83. 57	65. 56	70. 23	79. 19	94. 70
	3	55. 64	68. 04	38. 44	44. 28	42. 93	51. 90	38. 41	42. 26	46. 47	62. 47
II	1	ГТЗ ОР М	ГТЗ ОР М Р	ГТЗ ОР Р П	ГТЗ ОР Р П	ГТЗ ОР М	ГТЗ ОР М	ГТЗ ОР М	ГТЗ ОР М	ГТЗ ОР М	ГТЗ ОР М
	2	74. 74	77. 81	60. 81	65. 06	68. 17	74. 88	65. 04	67. 53	68. 92	75. 72
	3	45. 95	48. 57	34. 12	37. 03	36. 89	42. 25	36. 95	39. 05	9. 37	41. 30
III	1	ГБ ГТЗ М ОР П Р	ГБ ГТЗ М ОР П Р	ГБ ГТЗ М ОР П Р	ГБ ГТЗ М ОР П Р	ГБ ГТЗ М ОР П Р	ГБ ГТЗ М ОР П Р	ГБ ГТЗ М ОР П Р	ГБ ГТЗ М ОР П Р	ГБ ГТЗ М ОР П Р	ГБ ГТЗ М ОР П Р
	2	66. 89	69. 83	59. 13	62. 08	63. 00	66. 89	59. 85	62. 01	61. 95	65. 07

Условные обозначения: I — модель с максимально объясняемой долей дисперсии, II — модель с ограниченным набором параметров, III — модель со всеми категориальными переменными (объясняемая доля дисперсии приведена только для пяти главных компонент); 1 — категориальные переменные среды, вошедшие в модель, 2 — общая объясняемая доля дисперсии по пяти главным компонентам, 3 — доля дисперсии, объясняемая первыми двумя компонентами; ГБ — геоботаническое районирование, ГТЗ — гидротермическое зонирование, М — месяц сбора материала, ОР — орографическое районирование, П — почвенное районирование, Р — тип растительного сообщества; В + О — вариант комбинации численности дождевых червей отдельных видов и общей численности, Ф + О — вариант комбинации численности дождевых червей отдельных морфо-экологических групп и общей численности.

Таблица 4. Вклад отдельных категорий гидротермического зонирования в главные компоненты в ординации, полученной методом FAMD для моделей с объясняемой долей дисперсии выше 80 %

Главная компонента	Категория ГТЗ	Тип модели							
		Климатические компоненты среды				Почвенные характеристики		Отсутствие количественных переменных среды	
		В + О		Ф + О		Ф + О		Ф + О	
		1	2	1	2	1	2	1	2
I	SLP	2.53	0.67	3.1	0.73	0.32	0.05	4.37	0.44
	UL	2.39	0.55	2.14	0.50	4.23	0.49	8.70	0.62
	Tg	6.08	0.98	6.57	0.98	3.54	0.45	0.01	0.00
II	SLP	2.83	0.18	4.13	0.17	12.08	0.81	12.52	0.27
	UL	5.27	0.29	8.67	0.35	0.76	0.04	8.67	0.13
	Tg	0.00	0.00	0.02	0.00	6.53	0.35	26.60	0.80
III	SLP	1.67	0.04	0.33	0.01	0.06	0.00	15.25	0.18
	UL	0.08	0.00	1.71	0.03	8.43	0.33	11.45	0.10
	Tg	0.96	0.02	1.94	0.02	4.64	0.20	1.61	0.03
IV	SLP	2.72	0.04	8.1	0.04	9.21	0.08	1.94	0.01
	UL	7.62	0.09	11.83	0.06	16.9	0.11	24.55	0.09
	Tg	0.12	0.00	0.08	0.00	0.00	0.00	20.79	0.15
V	SLP	0.01	0.00	4.39	0.02	2.15	0.01	29.67	0.10
	UL	0.02	0.00	3.91	0.01	1.01	0.00	21.96	0.05
	Tg	0.00	0.00	0.33	0.00	0.43	0.00	3.21	0.02

Условные обозначения: тип модели и группирующая категориальная переменная обозначены как в табл. 3, SLP — северная лесостепь, подтайга, UL — южная лесостепь, Tg — тайга; 1 — вклад переменной в главную компоненту, 2 — качество описания переменной главной компонентой (cos2).

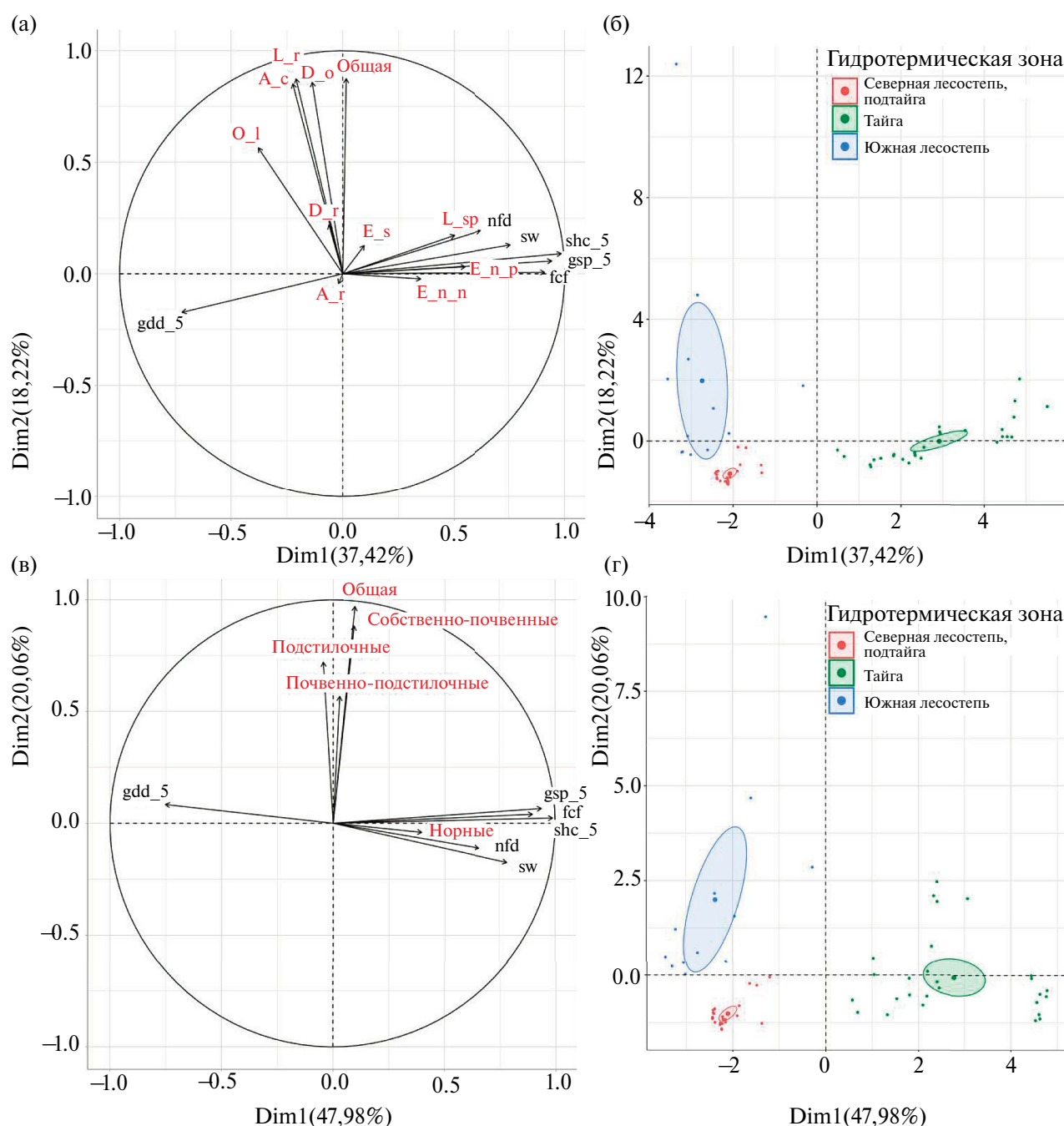


Рис. 2. Корреляционная карта количественных климатических показателей, численности видов дождевых червей (а) и морфо-экологических групп дождевых червей (в), доверительные эллипсы (уровень достоверности 0.95) при соответствующей ординации сообществ на основании деления по гидротермическим зонам (б, г), полученные с помощью FAMD. Условные обозначения: виды дождевых червей как в табл. 2; общая — общая численность дождевых червей в сообществе; nfd — количество дней с температурой ниже 0 °С, sw — снеговой запас воды, shc_5 — гидротермический коэффициент Селянинова для периода с температурами выше 5 °С, gsp_5 — сумма осадков для периода с температурами выше 5 °С, fcf — частота перехода температуры через 0 °С, gdd_5 — сумма накопленных температур для периода с температурами выше 5 °С.

слои, в отличие от *O. lacteum*, что связано с отношением вида к подстилочной группе дождевых червей. Вероятно, поэтому у него на региональном уровне не выявляется значимых корреляционных связей с суммой активных температур (рис. 2а). Мы предполагаем, что отрицательная корреляция между численностью отдельных видов видового комплекса *E. nordenskioldi* и норной группы (рис. 2а, в), представленной двумя из этих видов, и суммой накопленных температур, скорее всего, не связаны напрямую причинно-следственными связями. Норная группа, вероятно, наименьшим образом зависит от температур теплого периода в силу горизонта обитания, однако зависит от влажности. В результате численность увеличивается при смещении в сторону тайги (рис. 2в, г), где сумма температур теплого периода будет закономерно ниже.

Положительная корреляция численности отдельных видов (рис. 2а, в) с количеством снеговой воды и общей суммой осадков за теплый период наблюдалась для некоторых видов дождевых червей, при этом в первую очередь у глубоко обитающих видов видового комплекса *E. nordenskioldi* (рис. 2а), а также у группы норных червей в целом (рис. 2в). Кроме того, некоторая положительная корреляция с количеством снеговой воды прослеживается для *D. octaedra* (рис. 2а). Показатель влажности является ключевым в распространении и изменении численности дождевых червей различных морфо-экологических групп (Curry, 2004; Eggleton et al., 2009). Расположение зоны исследования в таежной и лесостепной зонах отражает довольно большое количество осадков в течение теплого сезона, поэтому закономерно большее влияние этого параметра на численность норных видов. Считается, что от уровня влажности в большей мере зависят подстилочные виды (Eggleton et al., 2009; Crumsey et al., 2014). В условиях достаточного количества осадков в летний период для вида *D. octaedra* важнее оказывается влажность подстилки в условиях неустойчивости гидротермического режима в мае–июне на юго-востоке Западной Сибири (Сляднев, 1965), что обеспечивает таяние снега.

Связь численности дождевых червей с почвенными характеристиками. В модели ординации, описывающей связь почвенных характеристик и морфо-экологических групп дождевых червей, численность дождевых червей в большей мере описывается Dim 2 (исключение составляет группа норных червей). С этой же компонентой в первую очередь связаны такие параметры, как емкость катионного обмена почвы, насыпная плотность, доля глинистых частиц в мелкоземистой фракции. Общий азот, доля илистых частиц, доля частиц песка, содержание органического углерода почвы в мелкоземистой фракции, плотность органического углерода, а также показатель pH сильнее связаны с Dim 1 (рис. 3а).

В результате моделирования наблюдалась значительная отрицательная корреляция по содержанию

углерода для подстилочной группы, в отличие от норной, и положительная корреляция с содержанием азота у всех морфо-экологических групп (рис. 3а). Связь численности дождевых червей с отдельными показателями химического состава почвы, такими как содержание и плотность органического углерода в почве, и содержанием общего азота может быть двухсторонней. С одной стороны, углерод почвы обеспечивает ресурсы, которые поддерживают разнообразие дождевых червей и размеры популяций (Edwards, Bohlen, 1996). При этом деятельность дождевых червей вызывает стабилизацию органического вещества в минеральном горизонте почвы (Angst et al., 2017), что считается ключевым процессом формирования лесных почв, в частности благодаря образованию макроагрегатов (Scheu, Wolters, 1991). При этом роль отдельных морфо-экологических групп может быть неравнозначна из-за разного источника питания (Перель, Соколов, 1964), и если норные черви, в отличие от собственно-почвенной группы, значительно повышают запасы углерода в почве и благодаря питанию листовым опадом, то подстилочные не участвуют в педотурбациях и внесении органических веществ в почвенный слой, а их большая численность не сопряжена с накоплением в почве углерода (Scheu, Wolters, 1991). С другой стороны, известна привлекательность субстрата для почвенных беспозвоночных, включая дождевых червей, при более низком показателе отношения углерода к азоту (C: N) (Enríquez et al., 1993), что влияет на численность и биомассу дождевых червей в сообществах (Гераськина, 2020). Более того, общий азот в почве считается наиболее важным, наряду с кислотностью, условием среды, отвечающим за биоразнообразие дождевых червей в региональном масштабе (Nordström, Rundgren, 1974; Edwards, Bohlen, 1996; Joschko et al., 2006).

Для численности всех морфо-экологических групп наблюдалась отрицательная корреляция с содержанием глины в почвах (рис. 3а). Считается, что дождевые черви предпочитают легкие и среднесуглинистые почвы (Edwards, Bohlen, 1996). Вероятно, для норной группы корреляция не столь выражена, так как содержание глины в почве также связано с водоудерживающей способностью и содействует меньшему вымыванию органического вещества (Curry, 2004; Rätty, Huhta, 2004), что соотносится с ранее обсуждаемыми положениями о связи норной группы с показателями, влияющими на влажность почвы (рис. 2в), и содержанием органического углерода (рис. 3а).

Численность дождевых червей отдельных морфо-экологических групп обладала положительной корреляционной связью с насыпной плотностью почвы (рис. 3а). Несмотря на то что существуют данные о снижении роющей активности дождевых червей при повышении насыпной плотности почвы (Czapowiec et al., 2021) как показателя их жизнеспособности, в нашем исследовании насыпная плотность почвы

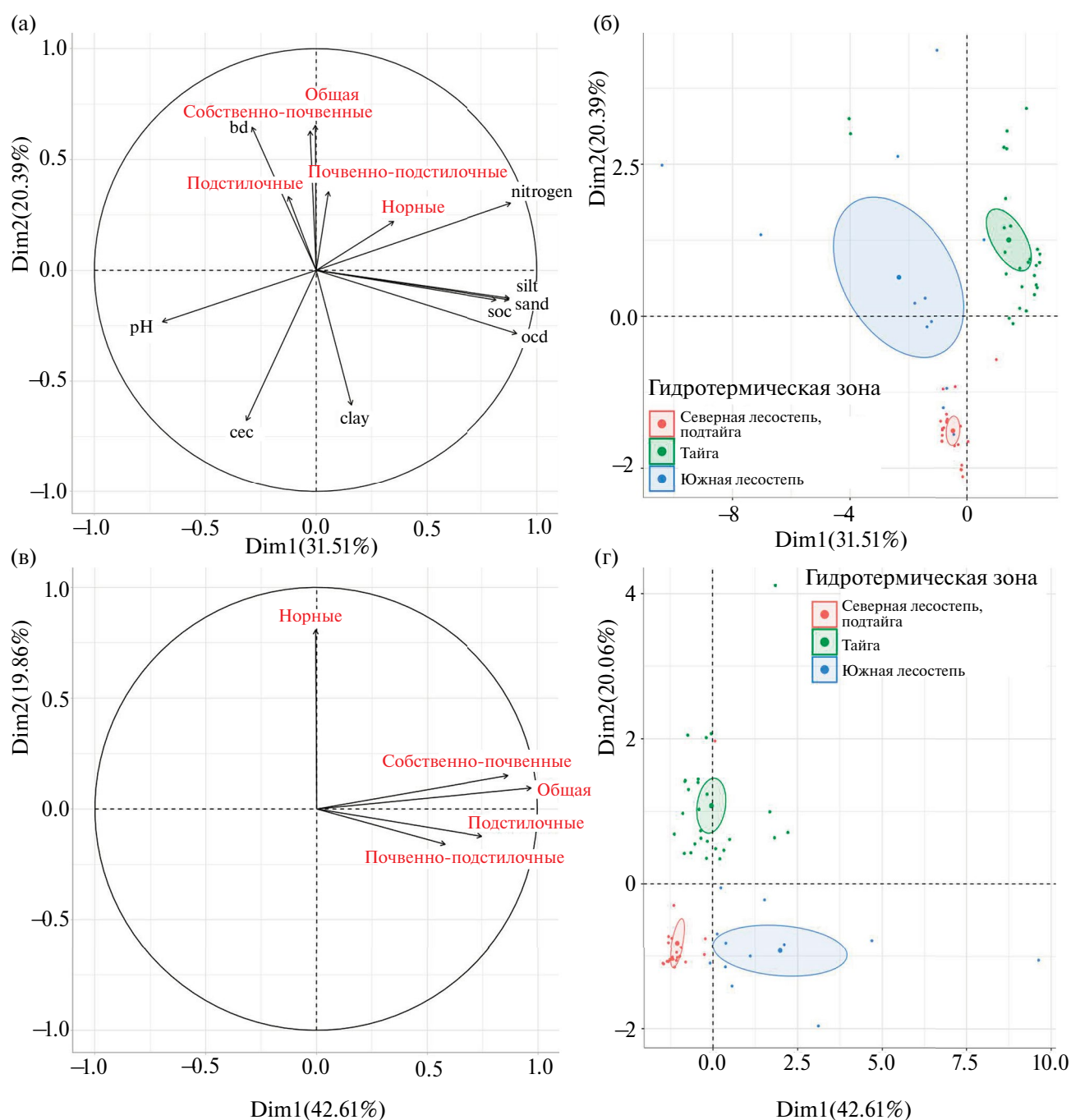


Рис. 3. Корреляционная карта количественных почвенных характеристик и численности морфо-экологических групп дождевых червей (а) и численности морфо-экологических групп без участия количественных факторов среды (в), доверительные эллипсы (уровень достоверности 0.95) при соответствующей ординации сообществ на основании деления по гидротермическим зонам (б, г), полученные с помощью FAMD. Условные обозначения: *bd* — насыпная плотность мелкоземистой фракции, *nitrogen* — общий азот (N), *silt* — доля илистых частиц (≥ 0.002 мм и ≤ 0.05 мм) в мелкоземистой фракции, *sand* — доля частиц песка (>0.05 мм) в мелкоземистой фракции, *soc* — содержание органического углерода почвы в мелкоземистой фракции, *ocd* — плотность органического углерода, *clay* — доля глинистых частиц (< 0.002 мм) в мелкоземистой фракции, *cec* — емкость катионного обмена почвы, *pH* — кислотность почвенной водной вытяжки.

варьировала незначительно (табл. 1), и, следовательно, положительную связь можно рассматривать как некоторое варьирование в пределах оптимальных условий существования. Кроме того, это может отражать влияние червей на данную характеристику. Хотя связь дождевых червей с насыпной плотностью почвы не выявляет статистически подтверждаемых общих закономерностей с разными типами почв у разных видов (Lang, Russell, 2020), локальные исследования показывают изменения характеристик порозности и уплотненности почвы под воздействием роющей деятельности дождевых червей при откладывании копролитов в норах (Pagenkemper et al., 2015).

Для всех групп дождевых червей нами наблюдалась отрицательная корреляция с емкостью катионного обмена почвы, а также с pH почвы для большинства групп (рис. 3а). Только группа собственно-почвенных червей проявила некоторую положительную корреляцию с увеличением pH, а группа подстилочных червей не проявляла связи с этим показателем. Известно положительное влияние копролитов на емкость катионного обмена почвы (Van Groenigen et al., 2019), а также предпочтение дождевыми червями слабокислых почв (Edwards, Bohlen, 1996). Однако положительная связь численности дождевых червей с повышением pH может проявляться до определенного предела (Li et al., 2020), а в нашем случае показатель pH варьировал от 5.4 до 6.8 (табл. 1). Полученные различия реакции дождевых червей разных морфо-экологических групп могут объясняться численным преобладанием *O. lacteum*, являющегося калькофильным (Перель, 1975), в группе собственно-почвенных червей во многих сообществах (табл. 2), а также меньшей реакцией подстилочной группы дождевых червей на кислотность почвы (Duddigan et al., 2021). Емкость катионного обмена связана положительно с pH и содержанием глины (рис. 3а), что, с одной стороны, согласуется с литературными данными (Helling et al., 1964), а с другой — может объяснять наблюдаемую отрицательную корреляцию этого параметра с численностью дождевых червей.

Связь численности с категориальными переменными. Ординация сообществ дождевых червей в отсутствие количественных показателей среды, основанная только на значении численности видов и морфо-экологических форм, позволяет выявить связь численности дождевых червей с категориальными переменными природного районирования, а также рассмотреть вопрос влияния сезонности на результаты учетов (рис. 4). Несмотря на то, что объясняемая доля дисперсии составила только около 76 % (табл. 3), кроме гидротермического зонирования, в модель включены такие параметры, как орографическая приуроченность и месяц сбора материала. Ординацию сообществ в плоскости Dim1–Dim2 по категориальным переменным можно считать показательной, так как большая часть категорий хорошо описывается ими (рис. 4а). Одним из вопросов, рассматриваемых в настоящей работе, является влияние месяца

на численность сообщества дождевых червей. Полученная модель ординации с разбиением сообществ по месяцам сбора материала показывает большой разброс точек, соответствующих сообществам, поэтому нельзя говорить об однозначных изменениях численности. Показательным можно считать пересечение доверительных эллипсов, соответствующих маю, когда из-за повышенной влажности наблюдается пик численности дождевых червей в умеренных широтах (Edwards, Bohlen, 1996), и июлю, середине теплого периода и наиболее сухому месяцу. Можно предположить, что полученная разница между численностью сообществ, связанная с месяцем сбора материала, может отражать связь с другими факторами, влияющими на численность.

Во всех случаях доверительные эллипсы, сформированные на основании гидротермической зональности, не пересекаются, что указывает на значительную разницу по количественным показателям (рис. 2б, г; 3б, г; 4г). Таким образом, несмотря на определенную мозаичность распределения дождевых червей в зависимости от ландшафтных особенностей, можно говорить о связи численности сообществ дождевых червей в первую очередь с гидротермическим зонированием территории. Добавление орографической приуроченности сообщества в анализ, несмотря на снижение доли объясняемой дисперсии, показывает закономерную группировку сообществ (рис. 4б), в том числе отражающую пограничное положение между отдельными орографическими зонами (например, при переходе от Салаира к Приобскому плато).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе была показана связь численности дождевых червей в сообществах лесостепной и таежной зон на юго-востоке Западной Сибири с особенностями ландшафта, климатическими параметрами среды и со сроками сбора материала в течение теплого сезона с мая по сентябрь. Разделение сообществ на основе картографических данных показало возможность их использования для оценки изменчивости численности дождевых червей в сообществах лесостепной и таежной зон. Показано, что в первую очередь численность дождевых червей связана с гидротермической зональностью, и в меньшей — со сроками сбора материала в течение теплого сезона. Различия в численности дождевых червей в сообществах в большей мере объясняются климатическими параметрами среды и почвенными условиями. При этом полученные модели во всех случаях лучше объясняли изменчивость численности морфо-экологических групп дождевых червей, а не конкретных видов. Для всех групп наблюдалась корреляция численности с почвенными характеристиками, а наиболее значимыми можно считать содержание общего азота, плотность органического углерода, емкость катионного обмена, содержание глинистых частиц в почве и насыпную плотность почвы. Значительная корреляция

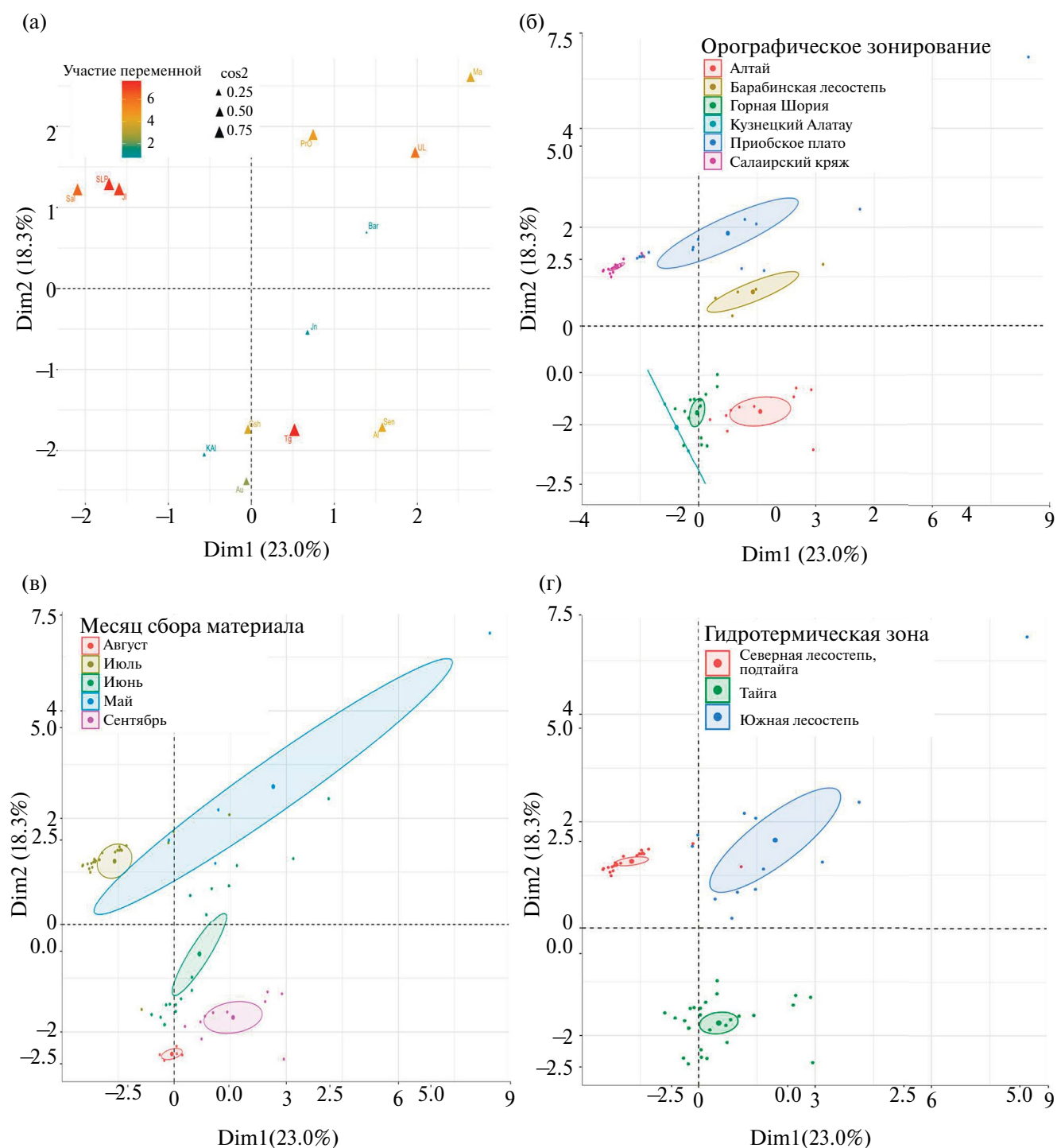


Рис. 4. Ординация сообществ на основании численности морфо-экологических форм дождевых червей (получены с помощью FAMD). Вклад в формирование первых двух главных компонент отдельных категорий качественных признаков, вовлеченных в моделирование, и степень их описания компонентами (а), доверительные эллипсы (уровень достоверности 0.95) при ординации по орографическому зонированию (б), месяцу сбора (в), гидротермическому зонированию (г). Условные обозначения: SLP — северная лесостепь, подтайга, UL — южная лесостепь, Tg — тайга, Bar — Барабинская лесостепь, PrO — Приобское плато, Sal — Салаир, Gsh — Горная Шория, Al — Алтай, Kal — Кузнецкий Алатау, Ma — май, Jn — июнь, Jl — июль, Au — август, Sen — сентябрь.

с климатическими параметрами среды была показана только для норной группы дождевых червей.

Из рассмотренных видов только для видового комплекса *E. nordenskioldi* и *O. lacteum* наблюдались значительные корреляционные связи с рассмотренными климатическими параметрами. От суммы температур теплого и продолжительности зимнего периодов, частоты заморозков в большей мере зависит численность *O. lacteum*, плохо переносящего зимние условия. Климатические параметры, связанные с увлажнением почвы, больше связаны с численностью глубоко обитающих по почвенному профилю червей, принадлежащих видовому комплексу *E. nordenskioldi*.

Полученные результаты подтверждают наше предположение о том, что влажность на юге таежной зоны и в лесостепи на юго-востоке Западной Сибири в меньшей мере ограничивает численность дождевых червей. Связи, заложенные в основу изменения численности морфо-экологических групп дождевых червей в сообществах лесной зоны, могут быть использованы в оценке их функционального вклада в сообщества. Показанная возможность использования данных, отражающих зонирование территории, совместно с данными многолетнего мониторинга изменчивости условий среды может послужить основой для использования картографического подхода в типологизации сообществ дождевых червей в дальнейшем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аветов Н. А., Александровский А. Л., Алябина И. О. и др. Национальный атлас почв Российской Федерации. М.: Астрель, 2011. 632 с.
- Алфимов А. В. Распределение минимальных температур в поверхностном слое почвы под снегом в Северной Евразии // Почвоведение. 2005. № 4. С. 438—445.
- Алфимов А. В., Берман Д. И., Булахова Н. А. Зимние температурные условия в корнеобитаемом слое почв в Сибири и на северо-востоке Азии // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. 2012. № 3. С. 10—18.
- Берман Д. И., Мещерякова Е. Н., Алфимов А. В., Лейрих А. Н. Распространение дождевого червя *Dendrobaena octaedra* (Lumbricidae, Oligochaeta) на севере Голарктики ограничено недостаточной морозостойкостью // Зоологический журнал. 2002. Т. 81. № 10. С. 1210—1221.
- Берман Д. И., Булахова Н. А., Мещерякова Е. Н. Холодоустойчивость и ареал дождевого червя *Eisenia sibirica* (Oligochaeta, Lumbricidae) // Сибирский экологический журнал. 2016. Т. 23. № 1. С. 56—64.
- Берман Д. И., Лейрих А. Н. Холодоустойчивость массовых почвообитающих беспозвоночных животных северо-востока Азии. 2. Холодоустойчивость как адаптация к климату // Зоологический журнал. 2017. Т. 96. № 10. С. 1119—1131.
- Берман Д. И., Мещерякова Е. Н., Лейрих А. Н. Яйцевые коконы дождевого червя *Dendrodrilus rubidus tenuis* (Lumbricidae, Oligochaeta) переносят пребывание в жидком азоте // Доклады Академии наук. 2010. Т. 434. № 6. С. 834—837.
- Бессолицына Е. П. Эколого-географические закономерности распределения дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) в ландшафтах юга Средней Сибири // Экология. 2012. № 1. С. 70—73.
- Бызова Ю. Б., Чадаева З. В. Сравнительная характеристика почвенной фауны различных ассоциаций пихтового леса (Кемеровская область) // Зоологический журнал. 1965. Т. 44. № 3. С. 331—339.
- Всеволодова-Перель Т. С. Дождевые черви фауны России. М.: Наука, 1997. 102 с.
- Ганин Г. Н. Почвенные животные Уссурийского края. Владивосток—Хабаровск: Дальнаука, 1997. 160 с.
- Гераськина А. П. Дождевые черви (Oligochaeta, Lumbricidae) окрестностей пос. Домбай Тебердинского заповедника (Северо-Западный Кавказ, Карачаево-Черкессия) // Труды Зоологического института РАН. 2016. Т. 320. № 4. С. 450—466.
- Гераськина А. П. Влияние дождевых червей разных морфо-экологических групп на аккумуляцию углерода в лесных почвах // Вопросы лесной науки. 2020. Т. 3. № 2. 20 с.
- Гиляров М. С. Зоологический метод диагностики почв. М.: Наука, 1965. 281 с.
- Голованова Е. В. Дождевые черви Омской области // Труды Томского государственного университета. 2010. Т. 275. С. 111—114.
- Гонгальский К. Б. Лесные пожары и почвенная фауна. М: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 169 с.
- Ермолов С. А. Биотопическое распределение дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) в малых речных долинах лесостепного Приобья // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2019. № 2. 18 с.
- Ермолов С. А. Сообщества дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) хвойных и мелколиственных лесов лесостепного Приобья // Вопросы лесной науки. 2020. Т. 3. № 2. 24 с.
- Крылова Л. П., Акулова Л. И., Долгин М. М. Дождевые черви (Oligochaeta, Lumbricidae) таежной зоны Республики Коми. Сыктывкар: Коми государственный педагогический институт, 2011. 104 с.
- Лапшина Е. И. Карта растительности юго-востока Западной Сибири, масштаб 1:1 000 000. 1963. 2 л.
- Гиляров М. С. Учет крупных беспозвоночных (мезофауны) // Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975. С. 12—29.
- Макунина Н. И. Растительность лесостепи Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной области. Новосибирск: Гео, 2016. 180 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.
- Мордович В. Г. Зооиндикация почв и почвенных процессов // Почвоведение. 1991. Т. 8. С. 40–47.
- Перель Т. С. Жизненные формы дождевых червей (Lumbricidae) // Журнал общей биологии. 1975. Т. 36. № 2. С. 189–202.
- Перель Т. С., Соколов Д. Ф. Количественная оценка участия дождевых червей *Lumbricus terrestris* Linne (Lumbricidae, Oligochaeta) в переработке лесного опада // Зоологический журнал. 1964. Т. 43. № 11. С. 1618–1625.
- Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Покаржевский А. Д., Гонгальский К. Б., Зайцев Ф. С., Савин Ф. А. Пространственная экология почвенных животных. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 175 с.
- Рихтер Г. Д. Западная Сибирь. М.: АН СССР, 1963. 488 с.
- Сляднев А. П. Географические основы климатического районирования и опыт их применения на юго-востоке Западно-Сибирской равнины // География Западной Сибири. 1965. Т. 1. С. 3–122.
- Angst Š., Mueller C. W., Cajthaml T. et al. Stabilization of soil organic matter by earthworms is connected with physical protection rather than with chemical changes of organic matter // Geoderma. 2017. V. 289. P. 29–35.
- Blakemore R. Earthworms newly from Mongolia (Oligochaeta, Lumbricidae, *Eisenia*) // ZooKeys. 2013. V. 285. P. 1–21.
- Buchhorn M. et al. Copernicus Global Land Service: Land Cover 100m: collection 3: epoch 2019: Globe. 2020.
- Capowiez Y., Sammartino S., Keller T., Bottinelli N. Decreased burrowing activity of endogeic earthworms and effects on water infiltration in response to an increase in soil bulk density // Pedobiologia. 2021. V. 85–86. P. 150728.
- Crumsey J. M., Le Moine J. M., Vogel C. S., Nadelhoffer K. J. Historical patterns of exotic earthworm distributions inform contemporary associations with soil physical and chemical factors across a northern temperate forest // Soil Biology and Biochemistry. 2014. V. 68. P. 503–514.
- Curry J. P. Factors affecting the abundance of earthworms in soils // Earthworm ecology. CRC Press, Boca Raton, 2004. P. 91–113.
- Díaz S. Ecosystem Function Measurement, Terrestrial Communities // Encyclopedia of Biodiversity, 2nd edn. Waltham, MA: Academic Press, 2013. P. 321–344.
- Duddigan S., Fraser T., Green I. et al. Plant, soil and faunal responses to a contrived pH gradient // Plant and Soil. 2021. V. 462. № 1. P. 505–524.
- Edwards C. A., Bohlen P. J. Biology and Ecology of Earthworms. Chapman and Hall, London, 1996. 426 p.
- Eggleton P., Inward K., Smith J. et al. A six year study of earthworm (Lumbricidae) populations in pasture woodland in southern England shows their responses to soil temperature and soil moisture // Soil Biology and Biochemistry. 2009. V. 41. № 9. P. 1857–1865.
- Enríquez S., Duarte C. M., Sand-Jensen K. Patterns in decomposition rates among photosynthetic organisms: the importance of detritus C: N: P content // Oecologia. 1993. V. 94. № 4. P. 457–471.
- 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. Distribution of epi-endogeic and endogeic earthworm species (Oligochaeta: Lumbricidae) in the forest belt of the Northwest Caucasus // Zootaxa. 2021. V. 4975. № 3. P. 561–573.
- Gongalsky K. B., Belorustseva S. A., Kuznetsova D. M. et al. Spatial avoidance of patches of polluted chernozem soils by soil invertebrates // Insect Science. 2009. V. 16. № 1. P. 99–105.
- Helling C. S., Chesters G., Corey R. B. Contribution of Organic Matter and Clay to Soil Cation-Exchange Capacity as Affected by the pH of the Saturating Solution // Soil Science Soc of Amer J. 1964. V. 28. № 4. P. 517–520.
- Hengl T., Mendes de Jesus J., Heuvelink G. B. et al. SoilGrids 250 m: Global gridded soil information based on machine learning // PLoS One. 2017. V. 12. № 2. P. e0169748.
- Holmstrup M., Østergaard I. K., Nielsen A., Hansen B. T. The relationship between temperature and cocoon incubation time for some lumbricid earthworm species // Pedobiologia. 1991. V. 35. № 3. P. 179–184.
- Joschko M., Fox C. A., Lentzsch P. et al. Spatial analysis of earthworm biodiversity at the regional scale // Agriculture, Ecosystems and Environment. 2006. V. 112. № 4. P. 367–380.
- Karger D. N., Zimmermann N. E. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. CHELSA V1. 2: Technical specification // Swiss Federal Research Institute WSL, Switzerland. 2019.
- Kassambara A. Practical guide to principal component methods in R: PCA, M (CA), FAMD, MFA, HCPC, factoextra. Sthda, 2017. 170 p.
- Keudel M., Schrader S. Axial and radial pressure exerted by earthworms of different ecological groups // Biology and Fertility of Soils. 1999. V. 29. № 3. P. 262–269.
- Lang B., Russell D. J. Effects of earthworms on bulk density: A meta-analysis // European Journal of Soil Science. 2020. V. 71. № 1. P. 80–83.
- Lavelle P., Spain A. V. Soil Ecology. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 2001. 654 p.
- Li J., Zhang Z., Wang H., Wang S., Chen Q. et al. Urban land-use impacts on composition and spatiotemporal variations in abundance and biomass of earthworm

- community // *Journal of Forestry Research*. 2020. V. 31. № 1. P. 325–331.
- Marchán D. F., Refoyo P., Fernández R. et al.* Macroecological inferences on soil fauna through comparative niche modeling: The case of Hormogastridae (Annelida, Oligochaeta) // *European Journal of Soil Biology*. 2016. V. 75. P. 115–122.
- Nordström S., Rundgren S.* Environmental factors and lumbricid associations in southern Sweden // *Pedobiologia*. 1974. V. 14. P. 1–27.
- Pagenkemper S. K., Athmann M., Uteau D. et al.* The effect of earthworm activity on soil bioporosity — Investigated with X-ray computed tomography and endoscopy // *Soil and Tillage Research*. 2015. V. 146. P. 79–88.
- Phillips H., Beaumelle L., Tyndall K. et al.* The effects of global change on soil faunal communities: a meta-analytic approach // *Research Ideas and Outcomes*. 2019. V. 5. P. e36427.
- Poggio L. et al.* SoilGrids 2.0: producing soil information for the globe with quantified spatial uncertainty // *SOIL*. 2021. V. 7. № 1. P. 217–240.
- Räty M., Huhta V.* Earthworm communities in birch stands with different origin in central Finland // *Pedobiologia*. 2004. V. 48. № 3. P. 283–291.
- Römbke J., Jänsch S., Didden W.* The use of earthworms in ecological soil classification and assessment concepts // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2005. V. 62. № 2. P. 249–265.
- Scheu S., Wolters V.* Influence of fragmentation and bioturbation on the decomposition of ¹⁴C-labelled beech leaf litter // *Soil Biology and Biochemistry*. 1991. V. 23. № 11. P. 1029–1034.
- Shekhovtsov S. V., Shipova A. A., Poluboyarova T. V. et al.* Species delimitation of the *Eisenia nordenskiöldi* complex (Oligochaeta, Lumbricidae) using transcriptomic data // *Frontiers in Genetics*. 2020. V. 11. P. 598196.
- Southwood T. R. E., Henderson P. A.* Ecological methods, 3 Eds. Blackwell Science, 2000. 593 p.
- Tuanmu M., Jetz W.* A global 1-km consensus land-cover product for biodiversity and ecosystem modeling // *Global Ecology and Biogeography*. 2014. V. 23. № 9. P. 1031–1045.
- Valckx J., Govers G., Hermy M., Muys B.* Optimizing Earthworm Sampling in Ecosystems // *Biology of Earthworms*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2011. P. 19–38.
- Van Groenigen J. W., Van Groenigen K. J., Koopmans G. F. et al.* How fertile are earthworm casts? A meta-analysis // *Geoderma*. 2019. V. 338. P. 525–535.
- Walker B. H.* Biodiversity and Ecological Redundancy // *Conservation Biology*. 1992. V. 6. № 1. P. 18–23.

The Impact of Landscape and Climate Features on Earthworm Numbers in Forest Ecosystems of the Southeast of Western Siberia

M. N. Kim-Kashmenskaya^{1, *}

¹ Novosibirsk State University,
Pirogova st. 1, Novosibirsk, 630090, Russian Federation
* E-mail: m. kim-kashmenskaia@gsu.ru

The taiga and forest-steppe ecosystems of Western Siberia are subject to significant climatic and anthropogenic transformations. Understanding the relationship between the number of earthworms, which play an important role in forest communities, and environmental conditions can be used in monitoring the state of ecosystems. The goal of the work was to identify the relationship between the numbers of earthworms in communities of the forest-steppe and taiga zones in the southeast of Western Siberia and the landscape features, climatic parameters of the environment, as well as the timing of material collection during the warm season. The analysis included data on earthworm abundance from 62 habitats. Modeling was conducted by factor analysis of mixed data (FAMD). To identify their correlation with the numbers of earthworms, quantitative data on soil types and vegetation, physicochemical soil characteristics, climatic parameters and categorical data on orographic and hydrothermal zoning, geobotanical zoning on soil types and vegetation, and timing of material collection were considered. In all cases, the observed dispersion was better explained by the hydrothermic zoning of the territory, climatic and soil conditions and the resulting patterns were more indicative of the number of morphoecological groups, rather than individual species of earthworms. The assumption was confirmed that dependence on parameters affecting soil moisture was more characteristic to the burrowing group of worms; in other cases, there was no strong observable connection. Thus it follows that in the southern taiga and the forest-steppe of the southeast of Western Siberia, the observed abundance in communities will depend to a lesser extent on the month of collection of material than is generally believed for temperate zone ecosystems.

Keywords: communities ordination, zoning, factor analysis of mixed data, FAMD, earthworms, morphoecological groups.

REFERENCES

- Alfimov A. V., Berman D. I., Bulakhova N. A., Zimnie temperaturnye usloviya v korneobitaemom sloe pochv v Sibiri i na severo-vostoke Azii (Winter temperature conditions in the root layer of soils in Siberia and Northeast Asia), *Vestnik Severo-Vostochnogo nauchnogo tsentra DVO RAN*, 2012, No. 3, pp. 10—18.
- Alfimov A. V., Distribution of minimum temperatures in the surface soil layer under the snow cover in Northern Eurasia, *Eurasian Soil Science*, 2005, Vol. 38, No. 4, pp. 384—391.
- Angst Š., Mueller C. W., Cajthaml T. et al., Stabilization of soil organic matter by earthworms is connected with physical protection rather than with chemical changes of organic matter, *Geoderma*, 2017, Vol. 289, pp. 29—35.
- Avetov N. A., Aleksandrovskii A. L., Alyabina I. O., et al, *Natsional'nyi atlas pochv Rossiiskoi Federatsii* (National Soil Atlas of the Russian Federation), Moscow: Astrel', 2011, 632 p.
- Berman D. I., Bulakhova N. A., Meshcheryakova E. N., Cold hardiness and range of the earthworm *Eisenia sibirica* (Oligochaeta, Lumbricidae), *Contemporary Problems of Ecology*, 2016, Vol. 9, No. 1, pp. 45—52.
- Berman D. I., Leirikh A. H., Kholodoustoichivost' massovykh pochvoobitayushchikh bespozvonochnykh zhivotnykh severo-vostoka Azii. 2. Kholodoustoichivost' kak adaptatsiya k klimatu (Cold hardiness of mass soil invertebrate animals of Northeast Asia. 2. Cold hardiness as an adaptation to the climate), *Zoologicheskii zhurnal*, 2017, Vol. 96, No. 10, pp. 1119—1131.
- Berman D. I., Meshcheryakova E. N., Alfimov A. V., Leirikh A. N., Rasprostraneniye dozhdevogo chervya *Dendrobaena octaedra* (Lumbricidae, Oligochaeta) na severe Golarktiki ograniчено nedostatochnoi morozostoikost'yu (Distribution of the earthworm *Dendrobaena octaedra* (Lumbricidae, Oligochaeta) in the northern holarctic is restricted by its insufficient freeze tolerance), *Zoologicheskii zhurnal*, 2002, Vol. 81, No. 10, pp. 1210—1221.
- Berman D. I., Meshcheryakova E. N., Leirikh A. N., Egg cocoons of the earthworm *Dendrodrilus rubidus tenuis* (Lumbricidae, Oligochaeta) withstand the temperature of liquid nitrogen, *Doklady Biological Sciences*, 2010, Vol. 434, No. 1, pp. 347—350.
- Bessolitsyna E. P., Ecological and geographic distribution patterns of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in landscapes of Southern Middle Siberia, *Russian Journal of Ecology*, 2012, Vol. 43, No. 1, pp. 82—85.
- Blakemore R., Earthworms newly from Mongolia (Oligochaeta, Lumbricidae, *Eisenia*), *ZooKeys*, 2013, Vol. 285, pp. 1—21.
- Buchhorn M. et al., Copernicus Global Land Service: Land Cover 100m: collection 3: epoch 2019: Globe, 2020.
- Byzova Y. B., Chadaeva Z. V., Sravnitel'naya kharakteristika pochvennoi fauny razlichnykh assotsiatsii pikhtovogo lesa (Kemerovskaya oblast') [Comparative characteristics of the soil fauna of various fir forest associations (Kemerovo region)], *Zoologicheskii zhurnal*, 1965, Vol. 44, No. 3, pp. 331—339.
- Capowiez Y., Sammartino S., Keller T., Bottinelli N., Decreased burrowing activity of endogeic earthworms and effects on water infiltration in response to an increase in soil bulk density, *Pedobiologia*, 2021, Vol. 85—86, pp. 150728.
- Crumsey J. M., Le Moine J. M., Vogel C. S., Nadelhoffer K. J., Historical patterns of exotic earthworm distributions inform contemporary associations with soil physical and chemical factors across a northern temperate forest, *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, Vol. 68, pp. 503—514.
- Curry J. P., Factors affecting the abundance of earthworms in soils, *Earthworm ecology*, CRC Press, Boca Raton, 2004, pp. 91—113.
- Díaz S., Ecosystem Function Measurement, Terrestrial Communities, In: *Encyclopedia of Biodiversity*, Waltham, MA: Academic Press, 2013, pp. 321—344.
- Duddigan S., Fraser T., Green I. et al., Plant, soil and faunal responses to a contrived pH gradient, *Plant and Soil*, 2021, Vol. 462, No. 1, pp. 505—524.
- Edwards C. A., Bohlen P. J., *Biology and Ecology of Earthworms*, London: Chapman and Hall, 1996, 426 p.
- Eggleton P., Inward K., Smith J. et al., A six year study of earthworm (Lumbricidae) populations in pasture woodland in southern England shows their responses to soil temperature and soil moisture, *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, Vol. 41, No. 9, pp. 1857—1865.
- Enríquez S., Duarte C. M., Sand-Jensen K., Patterns in decomposition rates among photosynthetic organisms: the importance of detritus C: N: P content, *Oecologia*, 1993, Vol. 94, No. 4, pp. 457—471.
- Ermolov S. A., Biotopicheskoe raspredeleniye dozhdevykh chervei (Oligochaeta, Lumbricidae) v mal'nykh rechnykh dolinakh lesostepnogo Priob'ya (Biotopical distribution of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in small river valleys of the forest-steppe Ob region), *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2019, No. 2, 18 p.
- Ermolov S. A., Soobshchestva dozhdevykh chervei (Oligochaeta, Lumbricidae) khvoynykh i melkolistvennykh lesov lesostepnogo Priob'ya (Earthworm communities (Oligochaeta, Lumbricidae) of pine forests and small foliage forests in the forest-steppe Ob region), *Voprosy lesnoi nauki*, 2020, Vol. 3, No. 2, pp. 1—24.
- 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.
- Ganin G. N., *Pochvennye zhivotnye Ussuriiskogo kraia* (Soil animals of the Ussuri krai), Vladivostok—Khabarovsk: Dal'nauka, 1997, 160 p.
- 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, pp. 561—573.
- 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., Vliyanie dozhdevykh chervei raznykh morfo-ekologicheskikh grupp na akkumulyatsiyu ugleroda v lesnykh pochvakh (Impact of earthworms of different morpho-ecological groups on carbon accumulation in forest soils), *Voprosy lesnoi nauki*, 2020, Vol. 3, No. 2, pp. 1–20.
- Gilyarov M. S., Uchet krupnykh bespozvonochnykh (mezo-fauna) (Inventory of large vertebrates (mesofauna)), In: *Kolichestvennye metody v pochvennoi zoologii* (Numerical method in soil zoology), Moscow: Nauka, 1987, pp. 9–26.
- Gilyarov M. S., *Zoologicheskii metod diagnostiki pochv* (Zoological method of soil diagnostics), Moscow: Nauka, 1965, 281 p.
- Golovanova E. V., Dozhdevye chervi Omskoi oblasti (Earthworms of the Omsk region), *Trudy Tomskogo gosudarstvennogo universiteta*, 2010, Vol. 275, pp. 111–114.
- Gongal'skii K. B., *Lesnye pozhary i pochvennaya fauna* (Forest fires and soil fauna), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2014, 169 p.
- Gongalsky K. B., Belorustseva S. A., Kuznetsova D. M. et al., Spatial avoidance of patches of polluted chernozem soils by soil invertebrates, *Insect Science*, 2009, Vol. 16, No. 1, pp. 99–105.
- Helling C. S., Chesters G., Corey R. B., Contribution of Organic Matter and Clay to Soil Cation-Exchange Capacity as Affected by the pH of the Saturating Solution, *Soil Science Soc of Amer J.*, 1964, Vol. 28, No. 4, pp. 517–520.
- Hengl T., Mendes de Jesus J., Heuvelink G. B. et al., SoilGrids 250 m: Global gridded soil information based on machine learning, *PLoS One*, 2017, Vol. 12, No. 2, P. e0169748.
- Holmstrup M., Østergaard I. K., Nielsen A., Hansen B. T., The relationship between temperature and cocoon incubation time for some lumbricid earthworm species, *Pedobiologia*, 1991, Vol. 35, No. 3, pp. 179–184.
- Joschko M., Fox C. A., Lentzsch P. et al., Spatial analysis of earthworm biodiversity at the regional scale, *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2006, Vol. 112, No. 4, pp. 367–380.
- Karger D. N., Zimmermann N. E., Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. CHELSA V1. 2: Technical specification, Switzerland: Swiss Federal Research Institute WSL, 2019.
- Kassambara A., *Practical guide to principal component methods in R: PCA, M (CA), FAMD, MFA, HCPC, factoextra*, 2017, 170 p.
- Keudel M., Schrader S., Axial and radial pressure exerted by earthworms of different ecological groups, *Biology and Fertility of Soils*, 1999, Vol. 29, No. 3, pp. 262–269.
- Krylova L. P., Akulova L. I., Dolgin M. M., *Dozhdevye chervi (Oligochaeta, Lumbricidae) taezhnoi zony Respubliki Komi* (Earthworms (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) of the taiga zone of the Komi Republic), Syktyvkar: Komi gosudarstvennyi pedagogicheskii institut, 2011, 104 p.
- Lang B., Russell D. J., Effects of earthworms on bulk density: A meta-analysis, *European Journal of Soil Science*, 2020, Vol. 71, No. 1, pp. 80–83.
- Lapshina E. I., *Karta rastitel'nosti yugo-vostoka Zapadnoi Sibiri, masshtab 1:1 000 000*. (Vegetation map of the south-east of Western Siberia, scale 1:1 000 000), 1963, 2 sheets.
- Lavelle P., Spain A. V., *Soil Ecology*, Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2001, 654 p.
- Li J., Zhang Z., Wang H., Wang S., Chen Q. et al., Urban land-use impacts on composition and spatiotemporal variations in abundance and biomass of earthworm community, *Journal of Forestry Research*, 2020, Vol. 31, No. 1, pp. 325–331.
- Makunina N. I., *Rastitel'nost' lesostepi Zapadno-Sibirskoi ravniny i Altae-Sayanskoi gornoj oblasti* (The forest-steppe vegetation of the west Siberian plain and the Altai-Sayan mountain region), Novosibirsk: Geo, 2016, 180 p.
- Marchán D. F., Refoyo P., Fernández R. et al., Macroecological inferences on soil fauna through comparative niche modeling: The case of Hormogastridae (Annelida, Oligochaeta), *European Journal of Soil Biology*, 2016, Vol. 75, pp. 115–122.
- Meshcheryakova E. N., Berman D. I., Ustoichivost' k otritsatel'nym 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.
- Mordkovich V. G., Zooindikatsiya pochv i pochvennykh protsessov (Zooindication of soils and soil processes), *Pochvovedenie*, 1991, Vol. 8, pp. 40–47.
- Nordström S., Rundgren S., Environmental factors and lumbricid associations in southern Sweden, *Pedobiologia*, 1974, Vol. 14, pp. 1–27.
- Pagenkemper S. K., Athmann M., Uteau D. et al., The effect of earthworm activity on soil bioporosity — Investigated with X-ray computed tomography and endoscopy, *Soil and Tillage Research*, 2015, Vol. 146, pp. 79–88.
- Perel' T. S., Sokolov D. F., Kolichestvennaya otsenka uchastiya dozhdevykh chervei *Lumbricus terrestris* Linne (*Lumbricidae*, *Oligochaeta*) v pererabotke lesnogo opada (Quantitative assessment of the participation of earthworms *Lumbricus terrestris* Linne (*Lumbricidae*, *Oligochaeta*) in the processing of forest litter), *Zoologicheskii zhurnal*, 1964, Vol. 43, No. 11, pp. 1618–1625.
- Perel' T. S., Zhiznennye formy dozhdevykh chervei (*Lumbricidae*) (Life forms of earthworms of the family *Lumbricidae*), *Zhurnal obshchei biologii*, 1975, Vol. 36, No. 2, pp. 189–202.
- Pesenko Y. A., *Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh* (Principles and methods of quantitative analysis in studies of fauna), Moscow: Nauka, 1982, 287 p.

- Phillips H., Beaumelle L., Tyndall K. et al., The effects of global change on soil faunal communities: a meta-analytic approach, *Research Ideas and Outcomes*, 2019, Vol. 5, P. e36427.
- Poggio L. et al., SoilGrids 2.0: producing soil information for the globe with quantified spatial uncertainty, *SOIL*, 2021, Vol. 7, No. 1, pp. 217—240.
- Pokarzhevskii A. D., Gongal'skii K. B., Zaitsev F. S., Savin F. A., *Prostranstvennaya ekologiya pochvennykh zhivotnykh* (Spatial ecology of soil animals), Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2007, 175 p.
- Räty M., Huhta V., Earthworm communities in birch stands with different origin in central Finland, *Pedobiologia*, 2004, Vol. 48, No. 3, pp. 283—291.
- Rikhter G. D., *Zapadnaya Sibir'* (Western Siberia), Moscow: AN SSSR, 1963, 488 p.
- Römbke J., Jänsch S., Didden W., The use of earthworms in ecological soil classification and assessment concepts, *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2005, Vol. 62, No. 2, pp. 249—265.
- Scheu S., Wolters V., Influence of fragmentation and bioturbation on the decomposition of ¹⁴C-labelled beech leaf litter, *Soil Biology and Biochemistry*, 1991, Vol. 23, No. 11, pp. 1029—1034.
- Shekhovtsov S. V., Shipova A. A., Poluboyarova T. V. et al., Species delimitation of the *Eisenia nordenskioldi* complex (Oligochaeta, Lumbricidae) using transcriptomic data, *Frontiers in Genetics*, 2020, Vol. 11, pp. 598196.
- Slyadnev A. P., Geograficheskie osnovy klimaticheskogo raionirovaniya i opyt ikh primeneniya na yugo-vostoke Zapadno-Sibirskoi ravniny (Geographical basis of climatic zoning and experience of their application in the south-east of the West Siberian Plain), *Geografiya Zapadnoi Sibiri*, 1965, Vol. 1, pp. 3—122.
- Southwood T. R. E., Henderson P. A., *Ecological methods*, Blackwell Science, 2000, 593 p.
- Tuanmu M., Jetz W., A global 1-km consensus land-cover product for biodiversity and ecosystem modelling, *Global Ecology and Biogeography*, 2014, Vol. 23, No. 9, pp. 1031—1045.
- Valckx J., Govers G., Hermy M., Muys B., Optimizing Earthworm Sampling in Ecosystems, In: *Biology of Earthworms*, Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2011, pp. 19—38.
- Van Groenigen J. W., Van Groenigen K. J., Koopmans G. F. et al., How fertile are earthworm casts? A meta-analysis, *Geoderma*, 2019, Vol. 338, pp. 525—535.
- Vsevolodova-Perel' T. S., *Dozhdevye chervi fauny Rossii: Kadastr i opredelitel'* (Earthworms of Russian fauna: inventory and key), Moscow: Nauka, 1997, 101 p.
- Walker B. H., Biodiversity and Ecological Redundancy, *Conservation Biology*, 1992, Vol. 6, No. 1, pp. 18—23.