

УДК 574.9:592

НАСЕЛЕНИЕ ПОЧВООБИТАЮЩИХ ЭНХИТРЕИД (ANNELIDA, CLITELLATA, ENCHYTRAEIDAE) ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2024 г. М. И. Дегтярев^а *, А. С. Зайцев^а, М. А. Данилова^а, Е. Ю. Звычайная^а,
Д. И. Коробушкин^а, Д. А. Медведев^а, Р. А. Сайфутдинов^а, К. Б. Гонгальский^а

^аИнститут проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Россия, 119071, Москва, просп. Ленинский, 33

*e-mail: degtyarevmi@gmail.com

Поступила в редакцию 11.09.2023 г.

После доработки 25.10.2023 г.

Принята к публикации 02.11.2023 г.

Энхитреиды – одни из ключевых организмов в функционировании наземных экосистем, но, несмотря на это, фауна и население энхитреид европейской части России (ЕЧР) изучены довольно слабо. На основании собственных сборов на 193 участках на территории основных биомов ЕЧР в 2019–2023 гг. выявлены 74 вида энхитреид, входящих в 15 родов. Показано наличие тундрового, бореального, неморального и пустынного фаунистических комплексов энхитреид, а также группы полизональных видов. С фаунистической точки зрения на территории ЕЧР выделяется Кавказ, который населяет группа видов, более нигде в России не встречающихся. Анализ сообществ энхитреид в различных биомов ЕЧР на видовом уровне позволит более корректно оценивать их роль в детритных пищевых сетях и функционировании экосистем в целом.

Ключевые слова: почвенные беспозвоночные, Oligochaeta, фаунистические комплексы, зонобиомы, Восточно-Европейская равнина, Кавказ

DOI: 10.31857/S0367059724020077 EDN: DKLSEY

Энхитреиды (Enchytraeidae d’Udekem, 1855) – семейство небольших малощетинковых червей. Современная систематика энхитреид включает около 760 видов [1–3], и каждый год ученые описывают новые. Таксономия энхитреид изучается уже около 200 лет [4], но об их географическом распределении на настоящий момент известно недостаточно. Энхитреиды обитают на всех континентах, являясь, возможно, наиболее широко распространенными представителями класса Clitellata [5]. В почве можно встретить виды, входящие в 20 из 35 валидных родов энхитреид [3, 6]. В пределах ареала семейство изучено неоднородно: в некоторых странах фауна энхитреид описана досконально, и специалисты переходят к исследованию экологических и биогеографических особенностей представителей семейства [7], а в некоторых, включая и Россию, экология и биогеография почвенных энхитреид практически не изучены, а фауна описана лишь отрывочно [8].

Энхитреиды – одни из ключевых организмов в функционировании наземных экосистем [9, 10]. В настоящее время они представлены в моделях потока углерода через пищевую сеть как безликий объект с усредненными свойствами, одинаковый для всех типов экосистем [11, 12].

Анализ сообществ энхитреид в различных биомов европейской части России (ЕЧР) на видовом уровне позволит более корректно оценивать их роль в детритных пищевых сетях и функционировании наземных экосистем в целом [13].

Важным шагом в понимании распределения энхитреид различных биомов может стать выделение фаунистических комплексов. По В.В. Кучеру [14], фаунистический комплекс – это совокупность видов, распространенных только в определенной природной зоне или тех, которые имеют в ней оптимум ареала. В данной работе мы используем данное определение фаунистического комплекса, за исключением того, что оперируем вместо понятия “природные зоны” близким по значению понятием “зонобиомы” (“климатические зоны, соответствующие крупнейшим растительным единицам”) [15].

Цели нашего исследования – оценить структуру населения энхитреид основных зонобиомов ЕЧР: 1) изучить видовую структуру сообществ энхитреид в зонобиомов ЕЧР; 2) выявить виды энхитреид, характерные для этих зонобиомов; 3) описать зональные фаунистические комплексы энхитреид на территории ЕЧР.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследования. На территории ЕЧР, включая северный макросклон Кавказа, почвенные пробы были отобраны на 193 участках (см. рис. 1). Участки расположены во всех зонобиомех ЕЧР: тундровом, бореальных лесов (таежном), гемибореальном (широколиственно-хвойных и мелколиственных подтаежных лесов), широколиственно-лесном (умеренных смешанных и широколиственных лесов, включая лесостепь), степном (умеренных степей и сообществ кустарников) и пустынном (опустыненных степей и северных пустынь). При этом были охвачены все региональные биомы ЕЧР (согласно карте “Биомы России” [16] и пояснительной записке к ней [17]). Более дробное деление зонобиомов на региональные биомы позволяет корректно использовать устоявшее-

ся представление о широтной зональности (так как границы равнинных биомов не выходят за границы природных зон), при этом делает возможным более пристальное изучение каждого регионального биома в отдельности. Пробы были отобраны не только в равнинных биомех ЕЧР, но и в оробеиомах (горных биомех). Оробеиомы формально не входят в состав зонобиомов, а группируются в так называемые оробеиомы I порядка [17], среди которых на территории ЕЧР представлены бореальный и неморальный. Поскольку мы отбирали пробы лишь в нижних высотных поясах, растительность в которых совпадает с зональной (подробнее см. ниже), то мы включили оробеиомы в классификацию, принятую для равнинных биомов. Общий список исследованных региональных биомов (далее – биомов) и зонобиомов, в которые они входят, а также количество участков исследований в ка-

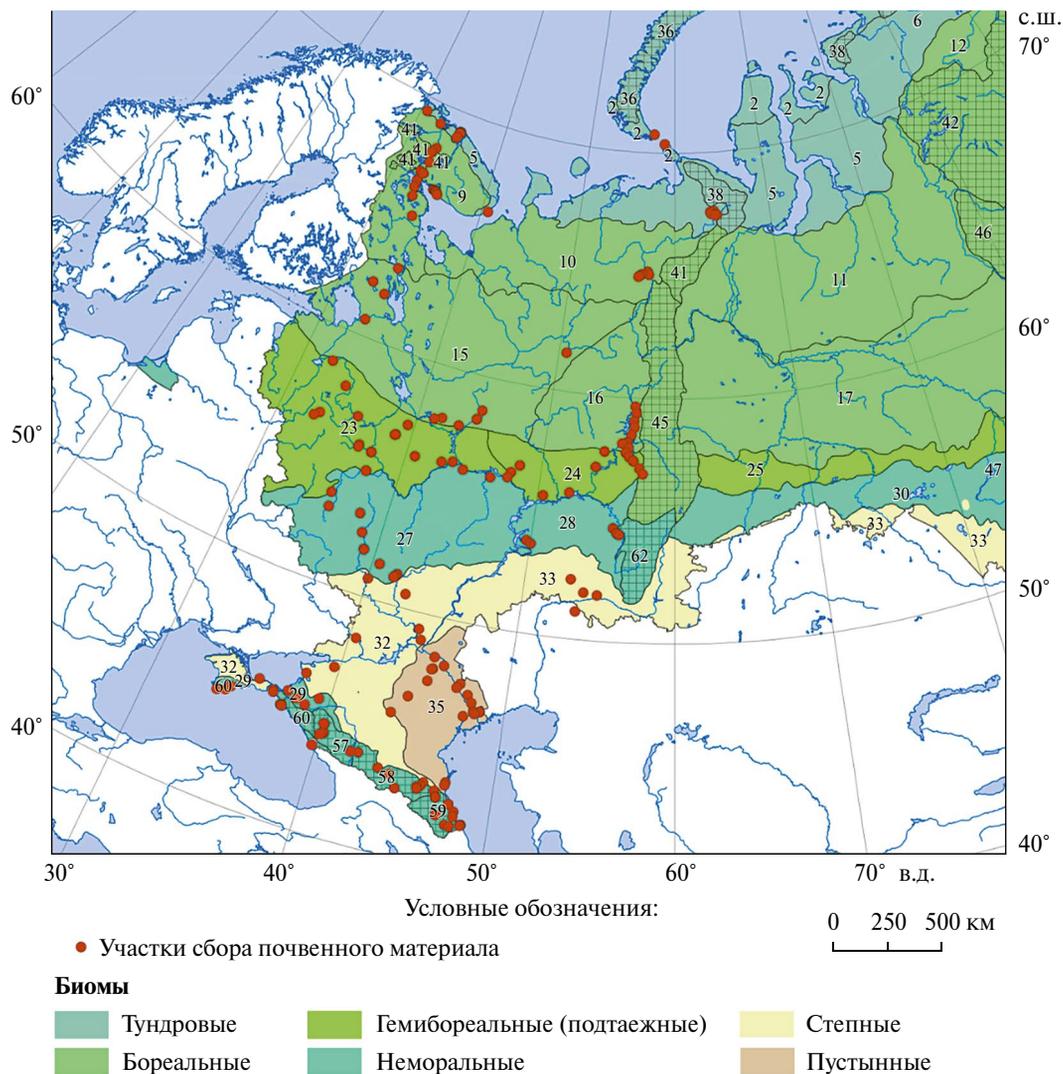


Рис. 1. Схема расположения участков отбора проб. Карта-основа – “Биомы России” [16].

ждом из биомов (в т.ч. пересчитанное на площадь территории каждого биома) приведены в табл. 1. В данной работе биомы будут фигурировать под номерами, указанными в таблице.

Нами использованы исключительно собственные данные, чтобы, во-первых, исключить проблему несопоставимости данных, полученных разными методами, а во-вторых, избежать

Таблица 1. Биомы европейской части России (согласно карте “Биомы России” [16]), в которых в рамках настоящего исследования были отобраны пробы почвы для последующей выгонки энхитреид

| № био-ма | Название биома | Зонобиом | Характер биома | Число участков отбора проб | Число участков отбора проб на 1000 км ² |
|----------|---|------------------------|----------------|----------------------------|--|
| 1 | Высокоарктический островной (полярно-пустынный) | Тундровый | Равнинный | 3 | 0.045 |
| 2 | Новоземельско-Ямало-Гыданский арктическо-тундровый | Тундровый | Равнинный | 2 | 0.026 |
| 5 | Кольско-Большеземельско-Тазовский гипоарктическо-тундровый | Тундровый | Равнинный | 18 | 0.026 |
| 9 | Кольско-Карельский гипоарктическо-таежный | Бореальных лесов | Равнинный | 16 | 0.083 |
| 10 | Мезенско-Печерский | Бореальных лесов | Равнинный | 5 | 0.015 |
| 15 | Прибалтийско-Ветлужский таежный | Бореальных лесов | Равнинный | 12 | 0.017 |
| 16 | Приуральский таежный | Бореальных лесов | Равнинный | 9 | 0.039 |
| 23 | Смоленско-Приволжский широколиственно-хвойных лесов | Гемибореальный | Равнинный | 18 | 0.043 |
| 24 | Вятско-Камский широколиственно-хвойных лесов | Гемибореальный | Равнинный | 10 | 0.070 |
| 27 | Днепровско-Приволжский широколиственных лесов и лесостепи | Широколиственно-лесной | Равнинный | 13 | 0.029 |
| 28 | Заволжский широколиственных лесов и лесостепи | Широколиственно-лесной | Равнинный | 6 | 0.045 |
| 29 | Крымско-Кавказский лесостепной | Широколиственно-лесной | Равнинный | 6 | 0.231 |
| 32 | Причерноморско-Предкавказский степной | Степной | Равнинный | 9 | 0.025 |
| 33 | Заволжско-Кулундинский степной | Степной | Равнинный | 4 | 0.011 |
| 35 | Прикаспийский пустынно-степной | Пустынный | Равнинный | 19 | 0.103 |
| 41 | Хибинско-Североуральский гипоарктическо-таежный | Бореальных лесов | Горный | 3 | 0.057 |
| 57 | Северо-Западно-Кавказский хвойно-широколиственных и широколиственных лесов | Широколиственно-лесной | Горный | 3 | 0.115 |
| 58 | Эльбрусский хвойно-широколиственных и широколиственных лесов | Широколиственно-лесной | Горный | 9 | 0.233 |
| 59 | Дагестанский хвойно-широколиственных и широколиственных лесов | Широколиственно-лесной | Горный | 17 | 0.645 |
| 60 | Крымско-Новороссийский хвойно-широколиственных и широколиственных лесов | Широколиственно-лесной | Горный | 7 | 0.461 |
| 61 | Сочинский (субтропический) хвойно-широколиственных и широколиственных лесов | Широколиственно-лесной | Горный | 4 | 1.098 |

случайного попадания данных о нетипичных местообитаниях (см. далее).

Полевые методы. Материал для исследования был собран в 2019–2023 гг. В пределах каждого участка было отобрано от 3 до 5 почвенных проб металлическим буром диаметром 5 см на глубину до 15 см. Пробы внутри каждого равнинного биома брали исключительно на плакорах и приближенных к ним местообитаниях, чтобы исключить не только вертикально-поясной фактор, но и фактор мезорельефа, который оказывает на почвенную фауну существенное влияние [18]. Внутри каждого горного биома (оробиома) пробы были отобраны на участках с типичной растительностью в соответствии с легендой к карте “Биомы России” [16]. При этом приоритет был отдан зональным местообитаниям, соответствующим типичным для биома экосистемам [16]. Переувлажненные местообитания не исследовали, чтобы исключить занос в пробы амфибийных видов энхитреид. При полевой работе для каждого из исследованных участков было составлено краткое описание растительной ассоциации, а этикетка включала в себя также дату и точные географические координаты. Собранные образцы были доставлены в лабораторию, где хранились при температуре 4–10 °С до процедуры экстракции.

Лабораторные методы. Для экстракции энхитреид был использован метод Грефе [19], являющийся несколько упрощенной модификацией метода О’Коннора [20]. Инновация Грефе состоит в отказе от искусственного нагрева поверхности почвенного образца, но данный метод значимо не отличается по эффективности от метода О’Коннора [21].

Экстрагированные из почвы энхитреиды были определены до уровня вида по актуальному определителю [22]. Виды, описанные позже выхода определителя или отсутствующие в нем, были определены при помощи сравнения с оригинальным описанием. Таксономия приведена в соответствии с базой данных WoRMS [3].

В отдельных случаях (особи, несколько отличающиеся от литературных описаний присутствующих в базе данных NCBI GenBank видов; примерно 1% от всех экземпляров) для уточнения таксономической идентификации нами были использованы молекулярно-генетические методы: мы секвенировали митохондриальный ген первой субъединицы цитохром оксида-

зы (COI) и ядерный ген гистона H3 (H3). ДНК из тканей энхитреид была выделена с помощью набора реактивов “DIAtom™DNAPrep100” (“Изоген”, Россия) согласно рекомендациям производителя. Очищенный препарат ДНК был использован в качестве матрицы для проведения ПЦР в реакционной смеси (10 µл), содержащей 10–50 нг матрицы ДНК с универсальными праймерами для COI [23, 24]: LCO1490 5'-GGTCAACAATCATAAAGATATTGG-3' и COI-E 5'-TATACTTCTGGGTGTCCGAAGAATCA-3', программа: 95°C – 5 мин, 35 циклов амплификации (95°C – 40 с, 45°C – 45 с, 72°C – 60 с) и 72°C – 8 мин [25], а также праймерами для H3 [26]: H3F 5'-ATGGCTCGTACCAAGCAGACVGC-3' и H3R 5'-ATATCCTTRGGCATKATRGTGAC-3', программа: 95°C – 5 мин, 35 циклов амплификации (95°C – 30 с, 50°C – 30 с, 72°C – 1 мин 30 с) и 72°C – 8 мин [25]. Длину полученных фрагментов оценивали в 1.5%-ном агарозном геле с бромистым этидием. Секвенирование ДНК осуществляли на автоматическом секвенаторе Applied Biosystems 3500 DNA Analyzer в соответствии с рекомендациями производителя.

Редактирование последовательностей выполняли с помощью программ SeqMan Pro v. 7.1.0 [27] и BioEdit v. 5.0.9 [28]. Предварительный анализ полученных нуклеотидных последовательностей проводили с использованием онлайн ресурса BLAST в базе данных NCBI GenBank. Полученные последовательности сравнивали с последовательностями референтных типовых организмов.

Собранный таксономический материал превращен в базу данных и будет опубликован в ближайшее время [29].

Статистическая обработка. Координаты сбора почвенного материала в исследованных участках определяли при помощи мобильных приложений MAPS.ME версии 14.4.71543 [30] и Organic Maps [31]. Картографический анализ был проведен средствами программ Google Earth Pro (Google, версия 7.3.6) [32] и ArcGIS Pro (Esri, версия 3.1) [33].

Виды-доминанты были выделены на основании численного преобладания их представителей над представителями других видов в каждом конкретном биома (25% от всех экземпляров энхитреид и больше). Для сравнения степени изученности число участков исследования в каждом из биомов было поделено на площадь этого биома (взятую из [16]).

Чтобы с большей точностью понять, как численность конкретных видов энхитреид соотносится с фактором природной зональности, нами был использован основанный на корреляциях анализ методом главных компонент (РСА), популярный в экологии благодаря своей эффективности и тому, что он позволяет исследовать многофакторные наборы данных с количественными переменными [34]. Чтобы не допустить включения в характерную для какого-либо зонобиома фауну энхитреид видов, случайно обнаруженных в единственной точке, в качестве вспомогательных переменных мы использовали численность энхитреид (экз/м²) 29 видов, найденных в трех и более различных региональных биомах. В качестве переменной анализа использована принадлежность к одному из шести зонобиомов. Анализ был проведен в программе Statistica (TIBCO Software Inc., версия 13.5.0.17) [35].

Диаграммы и рисунки, полученные при помощи вышеуказанного программного обеспечения, были обработаны в программе Adobe Photoshop версии 23.5.4 [36] с полным сохранением всех оригинальных результатов и пропорций.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В ходе исследования на территории ЕЧР было обнаружено 74 вида энхитреид, входящих в 15 родов. Наиболее богаты видами роды *Fridericia* (28 видов), *Achaeta* (9 видов), *Enchytraeus* (8 видов) и *Henlea* (7 видов). На каждый биом пришлось не менее двух участков отбора проб и не менее 0.011 участков отбора проб на 1000 км² (см. табл. 1).

Население энхитреид основных зонобиомов.

К тундровому зонобиому относятся биомы 1, 2 и 5. В биоме 1 обнаружены 4 вида энхитреид – *Cernosvitoviella* cf. *atrata*, *Henlea perpusilla*, *Marionina argentea* и *M. communis*. При этом представители вида *H. perpusilla* составляют 63% от всех обнаруженных в биоме. В биоме 2 обнаружены представители 5 видов энхитреид – *Enchytraeus buchholzi*, *Fridericia bulboides*, *F. callosa*, *H. heleotropha*, *H. perpusilla*. В структуре населения доминируют *E. buchholzi* (43%) и *F. callosa* (32%). Биом 5 отличается наиболее разнообразной в тундровом зонобиоме фауной энхитреид (12 видов). При этом на Кольском полуострове, в западной части биома 5, численность *Cognettia sphagnetorum* s.l. составляет 83% от всех энхитреид, *C. glandulosa* s.l. – 3%, а *C. bisetosa* не встречается вовсе, тогда как в восточной части биома, в Большеземельской тундре, *Cognettia sphagnetorum* s.l.

вообще не встречается, численность *C. glandulosa* s.l. составляет 44 %, а *C. bisetosa* – 27% всего населения энхитреид соответственно. *F. callosa* и *H. heleotropha* были обнаружены исключительно в тундровом зонобиоме.

Бореальный (таежный) зонобиом отличается большой однородностью населения энхитреид: в биомах 9, 10, 15 и 41 численность *C. sphagnetorum* s.l. составляет 94, 99,5, 95 и 79% от общей численности энхитреид соответственно (18% в биоме 41 приходится на *C. glandulosa* s.l.). При всей однородности населения в биоме 15 найдено 13 различных видов энхитреид, в биоме 9 – 9 видов, в биомах 10 и 41 – 2 и 4 вида соответственно. Биом 16 является исключением в общей картине – здесь доминирует *C. glandulosa* s.l. (45%), а *C. sphagnetorum* s.l. составляет всего 9% от общего населения энхитреид. Местами встречаются, по-видимому, более южные виды, севернее не обнаруженные: *Buchholzia appendiculata*, *Achaeta pannonica*, *Fridericia bisetosa*, *F. lacii* и т.д. Всего в биоме 16 обнаружено 16 видов энхитреид.

Гемибореальный зонобиом (подтайга) представляет собой широкую полосу территории, переходной в биогеографическом плане от бореальных к неморальным сообществам. Биом 23 является наиболее богатым среди исследованных нами с точки зрения разнообразия энхитреид: здесь встречены 32 вида. Наибольшей численностью обладают *C. sphagnetorum* s.l. (34% всех энхитреид биома), а 16% составляют *F. bisetosa*. В биоме 24 встречено 26 видов энхитреид, из которых наибольшая численность характерна для *Fridericia schmelzi* (16%). Только в гемибореальном зонобиоме найдены такие виды, как *Achaeta bibulba*, *A. camerani*, *F. connata*, *F. globuligera*, *Henlea glandulifera*, *Marionina* cf. *magnaglandulosa*, *M. vesiculata*, *Mesenchytraeus pelicensis*, *Oconnorella cambrensis*.

К широколиственно-лесному зонобиому относятся биомы 27, 28 и 29. В биоме 27 были обнаружены представители 26 видов энхитреид, из которых наиболее многочисленны *Fridericia christeri* (32%) и *Enchytraeus buchholzi* (27%). В биоме 28 найдены 17 видов, из них наиболее многочисленны *B. appendiculata* (37%) и *F. lacii* (27%). Биом 29 обладает наиболее бедной фауной из равнинных неморальных биомов – всего 7 видов: *Enchytraeus dictyotus*, *Enchytronia parva* s.l., *Fridericia bisetosa*, *F. bulboides*, *F. galba*, *F. ratzeli* s.l., *Henlea ventriculosa*. Ни один из этих видов

нельзя выделить в качестве доминанта. Только в равнинных биомах, относящихся к широколиственно-лесному зонобиому, были найдены *Enchytraeus bulbosus*, *E. coronatus*, *F. maculatiformis*, *H. jutlandica*.

Неморальные оробиомы 57, 58, 59, 60 и 61 расположены на территории Крымско-Кавказской горной страны. Фауна энхитреид здесь разнообразна – от 10 видов в биоме 57 до 20 видов в субтропическом биоме 61. В биомах 58 и 59 доминирует *Enchytraeus buchholzi* (53% и 50% от общей численности соответственно), в остальных неморальных оробиомах невозможно выделить виды-доминанты. Исключительно в неморальных оробиомах можно найти два описанных недавно вида – *Fridericia gongalskyi* и *F. samurai*, а также *A. affinis*, *B. simplex*, *H. cf. montana*, *F. cusanica*, *F. cf. ilvana*, *F. isseli*, *F. parthalassia*, *F. cf. ulrikae*, *F. cf. sylvatica*.

К степному зонобиому относятся исследованные нами биомы 32 и 33. В обоих биомах было найдено по 9 видов энхитреид; в биоме 32 наиболее многочисленна *F. bulboides* (46%), в биоме 33 – *E. buchholzi* (32%). В единственном на территории ЕЧР пустынном биоме 35 обитает единственный вид почвообитающих энхитреид *Enchytraeus dichaeetus*.

Зональные фаунистические комплексы энхитреид. По результатам анализа методом главных компонент (см. рис. 2) можно выделить виды, составляющие бореальный фаунистический комплекс, – это *C. sphagnetorum* s.l. и *C. glandulosa* s.l. К видам широколиственно-лесного (неморального) фаунистического комплекса можно отнести *F. isseli*, *Achaeta eiseni*, *A. pannonica*, *Buchholzia appendiculata*, *Enchytraeus norvegicus*, *Fridericia christeri*, *F. galba*, *F. laci*, *F. perrieri*, *F. ratzeli* s.l., *Marionina communis*, *Stercutus niveus*.

Два обозначенных выше зональных фаунистических комплекса находят подтверждение при рассмотрении фауны энхитреид отдельных биомов, относящихся к бореальному (таежному) и широколиственно-лесному зонобиомам: *C. sphagnetorum* s.l. и *C. glandulosa* s.l. доминируют в биомах бореального зонобиома, а *F. christeri*, *F. laci* и *B. appendiculata* – в различных биомах широколиственно-лесного зонобиома. *F. isseli* не выходит за пределы широколиственно-лесного зонобиома, *A. eiseni*, *F. galba* и *S. niveus* – за пределы широколиственно-лесного и гемибореального зонобиомов.

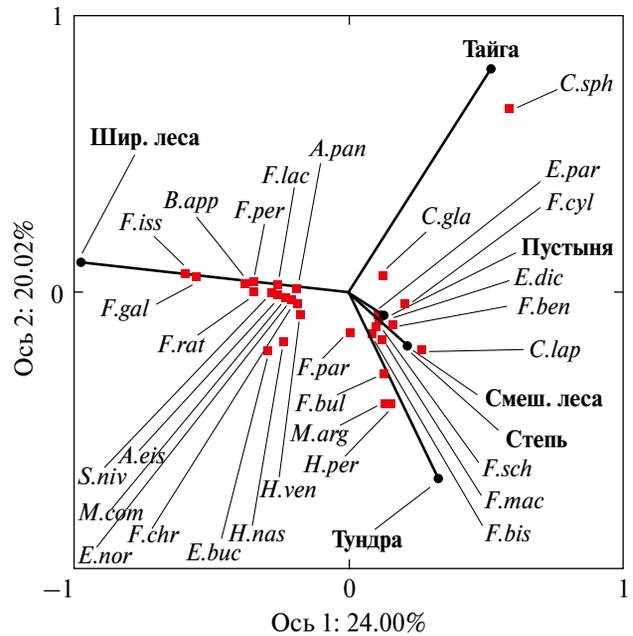


Рис. 2. Ординационная диаграмма анализа методом главных компонент (PCA). Черные круги – факторы зонобиомов, красные квадраты – факторы различных видов. Список сокращений: *A. eis* – *Achaeta eiseni*, *A.pan* – *A. pannonica*, *B.app* – *Buchholzia appendiculata*, *C.gla* – *Cognettia glandulosa* s.l., *C.lap* – *C. lapponica*, *C.sph* – *C. sphagnetorum* s.l., *E.buc* – *Enchytraeus buchholzi* s.l., *E.dic* – *E. dichaeetus*, *E.nor* – *E. norvegicus*, *E.par* – *Enchytronia parva* s.l., *F.ben* – *Fridericia benti*, *F.bis* – *F. bisetosa*, *F.bul* – *F. bulboides*, *F.cyl* – *F. cylindrica*, *F.chr* – *F. christeri*, *F.gal* – *F. galba*, *F.iss* – *F. isseli*, *F.lac* – *F. laci*, *F.mac* – *F. maculata* s.l., *F.par* – *F. paroniana*, *F.per* – *F. perrieri*, *F.rat* – *F. ratzeli* s.l., *F.sch* – *F. schmelzi*, *H.nas* – *Henlea nasuta*, *H.per* – *H. perpusilla*, *H.ven* – *H. ventriculosa*, *M.arg* – *Marionina argentea*, *M.com* – *M. communis*, *S.niv* – *Stercutus niveus*. Тундра – тундровый зонобиом, Тайга – зонобиом бореальных лесов, Смеш. леса – гемибореальный зонобиом, Шир. леса – широколиственно-лесной зонобиом, Степь – степной зонобиом, Пустыня – пустынный зонобиом.

Факторы остальных зонобиомов (тундрового, гемибореального, степного, пустынного) расположены на рис. 2 слишком близко и не могут быть четко разделены.

ОБСУЖДЕНИЕ

Нами выделены два зональных фаунистических комплекса энхитреид – бореальный и неморальный. Говоря о возможном пустынном комплексе энхитреид, стоит отметить *Enchytraeus dichaeetus* – единственный вид, обитающий в пустынном зонобиоме. Несмотря на то, что *E. dichaeetus* встречается и в иных зонобиомах, он не был найден севернее гемибореального зонобиома, где его численность низка, и, по-видимому, именно в пустынном зонобиоме находится оптимум его ареала. Единственный

арктический вид из рода *Fridericia* — *F. callosa* [37, 38] — может считаться элементом особой, тундровой фауны энхитреид, хотя в тундрах ЕЧР, видимо, находится лишь западная граница его ареала, чем и обусловлено малое число находок в ходе настоящего исследования. Целую группу видов энхитреид можно благодаря распространению во множестве зонобиомов считать полизональными: это встречающиеся от тундр до степей *Enchytraeus buchholzi* s.l., *Fridericia bulboides* и *Henlea perpusilla*, а также найденные в зонобиомах от бореального до степного *Fridericia bisetosa* и *Henlea ventriculosa*.

Обращают на себя внимание радикальные различия в фауне и населении энхитреид западных и восточных региональных биомов, находящихся в одном и том же зонобиоме (биомы 9, 10, 15 против биома 16; биом 23 против биома 24; биом 28 против биома 29). Возможно, это проявление долгого градиента континентальности, увеличивающейся с запада на восток, но мы также можем предположить, что так в современном распределении фауны и населения энхитреид проявляются последствия четвертичных оледенений, уничтоживших энхитреид на большей части Русской равнины (биомы 16, 24, 29 находятся на территории Уральского рефугиума) и открывших дорогу для вселения новых видов с территории Западной Европы (сходная картина наблюдается у дождевых червей [39]). Чтобы доказать это предположение, необходимы дальнейшие исследования с увеличением количества участков.

Наиболее многочисленна фауна энхитреид гемибореального зонобиома. Отчасти это можно объяснить разнообразием представленных здесь местообитаний [40].

С фаунистической точки зрения на территории ЕЧР выделяется Кавказ, который населяет группа видов, более нигде в России не встречающихся (*A. affinis*, *B. simplex*, *H. cf. montana*, *F. gongalskyi*, *F. cusanica*, *F. cf. ilvana*, *F. isseli*, *F. parthalassia*, *F. samurai*, *F. cf. ulrikae*, *F. cf. sylvatica*). Своеобразие фауны Кавказа показано для многих групп почвенных животных [39, 41], и полученные нами данные укладываются в эту закономерность. Отнесенный в данной работе к широколиственно-лесному фаунистическому комплексу *Fridericia isseli*, вероятно, является средиземноморским элементом в фауне энхитреид России [42]. Скорее всего, список видов, обнаруженных в оробиомах Кавказа, будет в дальней-

шем пополняться, потому что кавказские особи некоторых видов достаточно сильно отличаются от оригинальных описаний (см. [42, 43]), а в биоме 61 было найдено множество ювенильных энхитреид рода *Fridericia*, которые потенциально принадлежат к видам, еще не отмеченным на территории России.

Необходимо отметить, что одни биомы более изучены нами, чем другие (см. табл. 1). Наибольшая плотность участков исследования пришлось на оробиомы Кавказа и прилегающие зонобиомы, поскольку они обладают небольшой территорией. Северные зонобиомы были изучены нами достаточно равномерно: с одной стороны, на каждый зонобиом пришлось не менее двух точек исследования, с другой — более полное изучение зонобиомов, безусловно, добавит в списки их фаун новые виды энхитреид.

Среди специалистов по морфологии и таксономии энхитреид общепризнано, что *Cognettia* — бореальный род энхитреид, однако непосредственно в научной литературе этот факт не зафиксирован. J. Römcke [44] относит *C. sphagnetorum* к “видам с очень широким географическим и экологическим диапазоном, обитающим во всех климатических зонах от Арктики до Средиземноморья”, хотя из карты находок, приведенной в вышеупомянутой статье, этого не следует, так как наиболее южные находки *C. sphagnetorum* сделаны севернее зоны средиземноморской растительности (см. [44, fig. 1] и [45]). Доминирование *C. sphagnetorum* (80–90% от общей численности) отмечено в бореальной части Европы [46]. С. Мартинссон [47] упоминает, что особенно высокой численности виды рода *Cognettia* достигают в бореальных лесах. Результаты нашей работы подтверждают то, что *C. sphagnetorum* s.l. и *C. glandulosa* s.l. — элементы бореальной фауны, встречающиеся на территории ЕЧР от северной тайги до смешанных лесов (биомы 23 и 24). Недавно *C. sphagnetorum* и *C. glandulosa* претерпели таксономические изменения, будучи разделенными на несколько новых трудно различимых морфологически видов при помощи молекулярно-генетических методов [47]. Дальнейшие исследования могут показать, какую роль различные криптические виды энхитреид рода *Cognettia* играют в экосистемах ЕЧР.

Судя по полученным нами данным, показывающим разительные отличия между фаунами энхитреид различных зонобиомов и указывающим на наличие нескольких зональных фаунистиче-

ских комплексов энхитреид, широтная зональность — один из ключевых факторов географического распределения видов энхитреид ЕЧР. Настоящая работа является лишь первым шагом в раскрытии закономерностей пространственного распределения почвообитающих энхитреид ЕЧР, и дальнейшие исследования должны пролить свет на многие нерешенные вопросы.

Авторы благодарят за помощь в выгонке проб А. Горбунову, Р. Оболенского и А. Попову, за построение карты А. Терскую, а также выражают признательность всем коллегам, которые помогли в отборе проб.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа проведена при поддержке Российского научного фонда (грант №21-14-00227).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Исследования с использованием животных были одобрены Комиссией по биоэтике ИПЭЭ РАН (протокол №82 от 11.12.2023 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Schmelz R., Collado R.* An updated checklist of currently accepted species of Enchytraeidae (Oligochaeta, Annelida) // *Landbauforschung – Vti Agriculture and Forestry Research*. 2012. Sp. Issue. V. 357. P. 67–88.
2. *Schmelz R., Collado R.* Checklist of taxa of Enchytraeidae (Oligochaeta): an update // *Soil Organisms*. 2015. V. 87. P. 149–153.
3. *Timm T., Erséus C.* World List of Marine Oligochaeta. Enchytraeidae *Vejdovský, 1879*. World Register of Marine Species, 2023. <http://marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=2038>. [Accessed on: 2023-08-27].
4. *Chen J., Jiang W., Shen Q., Xie J.* Systematics of the Enchytraeidae (Annelida, Clitellata): past, present and future // *Acta Ecologica Sinica*. 2015. V. 35. P. 1–15. <https://doi.org/10.5846/stxb201306081470>
5. *Erséus C.* Phylogeny of oligochaetous Clitellata // *Hydrobiologia*. 2005. V. 535(536). P. 357–372.
6. *Coleman D.C., Callaham J.M.A., Crossley J.D.A.* Secondary production: activities of heterotrophic organisms — the soil fauna // *Fundamentals of Soil Ecology*, London: Acad. Press, 2018. P. 47–76. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-805251-8.00003-X>
7. *Beylich A., Graefe U.* Annelid coenoses of wetlands representing different decomposer communities // *Wetlands in Central Europe. Soil Organisms, Soil Ecological Processes and Trace Gas Emissions* / Eds. Broll G., Merbach W., Pfeifer E.-M. Berlin: Springer, 2020. P. 1–10.
8. *Degtyarev M.I., Lebedev I.M., Kuznetsova K.G., Gongalsky K.B.* A history of study and new records of terrestrial enchytraeids (Annelida, Clitellata, Enchytraeidae) from the Russian Far East // *ZooKeys*. 2020. V. 955. P. 79–96. <https://doi.org/10.3897/zookeys.955.53106>
9. *Didden W.A.M.* Population ecology and functioning of Enchytraeidae in some arable farming systems. Ph. D. Thesis, Wageningen: Agricultural University. 1991.
10. *Potapov A.M., Beaulieu F., Birkhofer K.* et al. Feeding habits and multifunctional classification of soil-associated consumers from protists to vertebrates // *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 2022. V. 97. P. 1057–1117. <https://doi.org/10.1111/brv.12832>
11. *De Vries F.T., Thébaud E., Liiri M.* et al. Soil food web properties explain ecosystem services across European land use systems // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2013. V. 110. P. 14296–14301.
12. *Gongalsky K.B., Zaitsev A.S., Korobushkin D.I.* et al. Forest fire induces short-term shifts in soil food webs with consequences for carbon cycling // *Ecology Letters*. 2021. V. 24. P. 438–450. <https://doi.org/10.1111/ele.13657>
13. *Degtyarev M.I., Korobushkin D.I., Gongalsky K.B., Zaitsev A.S.* Enchytraeid Community (Annelida, Clitellata, Enchytraeidae) and Its Dependence on Edaphic Conditions in Rice Agroecosystems in Russia // *Russ. J. of Ecology*. 2019. V. 50. № 4. P. 384–390.
14. *Кучерук В.В.* Степной фаунистический комплекс млекопитающих и его место в фауне Палеарктики // *География населения наземных животных и методы его изучения* / Ред. Формозов А.Н. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 312 с.
15. *Walter H., Box E.* Global classification of natural terrestrial ecosystems // *Plant Ecol*. 1976. V. 32. P. 75–81. <https://doi.org/10.1007/BF02111901>
16. Биомы России. Масштаб 1:7500000. Гл. ред. Г.Н. Огуреева. М.: ООО “Финансовый и организационный консалтинг”, 2015.
17. *Огуреева Г.Н., Леонова Н.Б., Микляева И.М.* и др. Биоразнообразие биомов России. Равнинные биомы. М.: ФГБУ “ИГКЭ”, 2020. 620 с.
18. *Гуляров М.С.* Зоологический метод диагностики почв. М.: Наука, 1965. 276 с.
19. *Graefe U.* Eine einfache Methode der Extraktion von Enchytraeiden aus Bodenproben // *Protokoll des Workshops zu Methoden der Mesofaerfassung* / Ed. Koehler H. Bremen, 1984.

20. O'Connor F.B. Extraction of enchytraeid worms from a coniferous forest soil // *Nature* (London). 1955. V. 175. P. 815–816.
21. Kobetičová K., Schlaghamerský J. On the efficiency of three schemes of enchytraeid wet funnel extraction // *Newsletter on Enchytraeidae*. 2023. V. 8. P. 25–31.
22. Schmelz R.M., Collado R. A guide to European terrestrial and freshwater species of Enchytraeidae (Oligochaeta) // *Soil Organisms*. 2010. V. 82. P. 1–176.
23. Folmer O., Black M., Hoeh W. et al. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates // *Molecular Marine Biology and Biotechnology*. 1994. V. 3. P. 294–299.
24. Bely A.E., Wray G.A. Molecular phylogeny of naidid worms (Annelida: Clitellata) based on cytochrome oxidase I // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2004. V. 30. P. 50–63.
25. Klinth M.J., Martinsson S., Erséus C. Phylogeny and species delimitation of North European Lumbricillus (Clitellata, Enchytraeidae) // *Zoologica Scripta*. 2017. V. 46. P. 96–110.
26. Brown S., Rouse G., Hutchings P., Colgan D. Assessing the usefulness of histone H3, U2 snRNA and 28S rDNA in analyses of polychaete relationships // *Australian Journal of Zoology*. 1999. V. 47. P. 499–516.
27. SeqMan Pro (version. 7.1.0), 2000. <https://www.dnastar.com/>. Cited September 08, 2023.
28. BioEdit (version 5.0.9), 1997. <https://bioedit.software.informer.com/5.0/>. Cited September 08, 2023.
29. Degtyarev M.I., Saifutdinov R.A., Korobushkin D.I. et al. Taxonomic diversity and abundance of Enchytraeids (Annelida: Clitellata) in the Northern Palaearctic. 2. European part // *Biodiversity Data Journal* (submitted).
30. MAPS.ME (version 14.4.71543), 2023. <https://maps.me/>. Cited September 08, 2023.
31. Organic Maps (version 2.0), 2023. <https://organicmaps.app/>. Cited September 08, 2023.
32. Google Earth Pro (version 7.3.6), 2023. <https://www.google.com/intl/ru/earth/>. Cited September 08, 2023.
33. ArcGIS Pro (version 3.1), 2023. <https://www.esri.com/en-us/arcgis/products/arcgis-pro/overview/>. Cited September 08, 2023.
34. Janžekovič F., Novak T. PCA – a powerful method for analyze ecological niches // *Principal Component Analysis – Multidisciplinary Applications* / Ed. Sanguansat P. Rijeka: InTech, 2012. P. 127–142.
35. TIBCO Statistica (version 13.5.0.17) TIBCO Software Inc., 2018. <http://www.tibco.com/>. Cited September 08, 2023.
36. Adobe Photoshop (version 23.5.4), 2022. <https://www.adobe.com/ru/products/photoshop.html>. Cited September 08, 2023.
37. Christensen B., Dózsa-Farkas K. The enchytraeid fauna of the Palearctic tundra (Oligochaeta, Enchytraeidae) // *Biologiske Skrifter Dan Vid Selsk*. 1999. V. 52. P. 1–37.
38. Schmelz R.M. Taxonomy of *Fridericia* (Oligochaeta, Enchytraeidae). Revision of species with morphological and biochemical methods // *Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg*. 2023. V. 38. P. 1–415.
39. Перель Т.С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР (с определительными таблицами). М.: Наука, 1979. 273 с.
40. Petrokas R., Ibang D.-A., Manton M. Deep Ecology, Biodiversity and Assisted Natural Regeneration of European Hemiboreal Forests // *Diversity*. 2022. V. 14. № 10. P. 892. <https://doi.org/10.3390/d14100892>
41. Antić D., Makarov S. The Caucasus as a major hotspot of biodiversity: Evidence from the millipede family Anthroleucosomatidae (Diplopoda, Chordeumatida) // *Zootaxa*. 2016. V. 4211. P. 1–205.
42. Degtyarev M.I., Lebedev I.M., Kuznetsova K.G. et al. Enchytraeidae (Annelida: Oligochaeta) from Eastern Dagestan, Russia, with the description of a new species // *Zootaxa*. 2022. V. 5094. P. 331–340.
43. Degtyarev M.I., Medvedev D.A., Zvychnayaya E.Y., Korobushkin D.I. Enchytraeidae (Annelida: Oligochaeta) from the North-Western Caucasus, Russia, with the Description of *Fridericia gongalskyi* sp. nov. // *Diversity*. 2023. V. 15(1). P. 106.
44. Römbke J. Contribution to the biogeography of some species of terrestrial Enchytraeidae (Oligochaeta: Annelida) // *Soil. Biol. Biochem*. 1992. V. 24. № 12. P. 1283–1290.
45. Bohn U., Gollub G. The use and application of the map of the natural vegetation of Europe with particular reference to Germany // *Biology and Environment, Proceedings of the Royal Irish Academy*. 2006. V. 106B (3). P. 199–213.
46. Huhta V., Persson T., Setälä H. Functional implications of soil fauna diversity in boreal forests // *Applied Soil Ecology*. 1998. V. 10. № 3. P. 277–288. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(98\)00126-7](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(98)00126-7)
47. Martinsson S. A morphology-based identification key to the *Cognettia* species of the world (Clitellata: Enchytraeidae) // *Soil Organisms*. 2019. V. 91. P. 37–47. <https://doi.org/10.25674/so91103>

COMMUNITIES OF SOIL-LIVING ENCHYTRAEIDS (ANNELIDA, CLITELLATA, ENCHYTRAEIDAE) OF THE EUROPEAN PART OF RUSSIA**M. I. Degtyarev^{1,*}, A. S. Zaitsev¹, M. A. Danilova¹, E. Yu. Zvychnaya¹, D. I. Korobushkin¹,
D. A. Medvedev¹, R. A. Saifutdinov¹, K. B. Gongalsky¹***¹A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 111907, Russia***e-mail: degtyarevmi@gmail.com*

Abstract — Enchytraeids are key organisms in the functioning of terrestrial ecosystems, but despite this, the fauna and population of enchytraeids of the European part of Russia (ER) have been studied rather poorly. Based on our own collections from 193 sites across the main biomes of the ER from 2019 to 2023, 74 species of enchytraeids belonging to 15 genera were identified. The presence of tundra, boreal, nemoral and desert faunal complexes of enchytraeids, as well as a group of polyzonal species, was shown. From a faunal perspective, the Caucasus, which is inhabited by a group of species that are not found anywhere else in Russia, stands out within the ER. Analysis of enchytraeid communities in various biomes of the ER at the species level will allow for a more correct assessment of their role in detrital food webs and the functioning of ecosystems overall.

Keywords: soil invertebrates, Oligochaeta, faunal complexes, zonobiomes, East European Plain, Caucasus