

На правах рукописи

Дегтярёв Максим Игоревич

**ФАУНА И ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ НАЗЕМНЫХ
ЭНХИТРЕИД (ANNELIDA, CLITELLATA, ENCHYTRAEIDAE) В
ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ**

1.5.15 – «экология»

Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата
биологических наук

Москва – 2024

Работа выполнена в лаборатории изучения экологических функций почв
Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Научный руководитель: Гонгальский Константин Брониславович,
доктор биологических наук, профессор РАН,
заведующий лабораторией, главный научный
сотрудник лаборатории изучения
экологических функций почв ФГБУН ИПЭЭ
РАН

Официальные оппоненты:

Цетлин Александр Борисович доктор биологических наук, профессор
кафедры зоологии беспозвоночных
биологического факультета ФГБОУ ВО МГУ
им. М.В. Ломоносова

Рапопорт Ирина Борисовна кандидат биологических наук, заведующий
лабораторией, старший научный сотрудник
лаборатории экологии видов и сообществ
беспозвоночных животных ФГБУН Института
экологии горных территорий им. А.К.
Темботова РАН

Ведущая организация: ФГБОУ ВО «Омский государственный педагогический
университет» (г. Омск).

Защита состоится 28 мая 2024 года в 14:00 на заседании диссертационного совета
24.1.109.01 при Федеральном бюджетном учреждении науки Институт проблем
экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук по адресу:
119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33, тел./факс +7(495)952-35-84, e-mail:
admin@sev-in.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических
наук Российской академии наук по адресу: 119071, г. Москва, Ленинский
проспект, д. 33; на сайте ФГБУН ИПЭЭ РАН по адресу: www.sev-in.ru и на сайте
Высшей аттестационной комиссии по адресу vak.minobrnauki.gov.ru

Автореферат разослан «___» 2024 года.

Ученый секретарь диссертационного совета, к.б.н.

Е.А. Кацман

Общая характеристика работы

Актуальность темы исследования. Почва – один из основных составляющих любого биогеоценоза, а почвенные организмы, в свою очередь, один из её важнейших компонентов. Деятельность почвенных животных – существенный фактор почвообразования и естественного плодородия почв (Гиляров, 1975а), поэтому изучение почвенной фауны крайне важно для получения полного представления о функционировании экосистемы (Gongalsky et al., 2021). Почвенная биота очень разнообразна и включает в себя множество таксономических групп (Potapov et al., 2022); показано, что почвы являются одним из основных резервуаров биоразнообразия (Bardgett, van der Putten, 2014; Crowther et al., 2019). На каждом квадратном метре почвы в средней полосе России можно встретить до ста разных видов почвенных животных (Криволицкий и др., 1985).

Педобионты образуют сложные пищевые сети, которые влияют на круговорот углерода и других биогенных элементов (Coleman et al., 2004), и таким образом контролируют многочисленные экологические функции почвы (de Vries et al., 2013). При этом, некоторые группы почвенных организмов всё ещё остаются в России практически не изученными. Одной из таких групп является семейство малощетинковых червей – энхитреиды (Enchytraeidae) (Schmelz et al., 2021).

Таксономия энхитреид изучается уже около 200 лет (Chen et al., 2015), но детальные исследования биологии и экологии семейства Enchytraeidae начали проводиться лишь в 1960-х годах, несмотря на регулярные встречи с его представителями в почвенных пробах (Kasprzak, 1981; Römbke, 1992). Благодаря высокой плотности популяций, а также высокой метаболической активности энхитреиды играют важную роль в почвах многих наземных экосистем (Petersen, Luxton, 1982), однако масштаб их участия в экосистемах трудно оценить из-за недостатка знаний о факторах, влияющих на их популяционную динамику. Энхитреиды – одно из заключительных звеньев в цепи разрушения клетчатки, они также способствуют формированию тонкозернистого гумуса (Didden, 1991; Didden et al., 1997).

В настоящее время биогеография отдельных групп почвенных животных становится всё более актуальной благодаря большой роли почвенной фауны в функционировании почв. Исследователи переходят от оценки влияния на почвенную биоту локальных факторов к изучению влияния глобальных: географических, климатических, биогеографических (Zaitsev et al., 2013; Crowther et al., 2019). При этом энхитреиды в пределах ареала изучены неоднородно (Chen et al., 2015): в некоторых странах их фауна описана досконально, и специалисты переходят к исследованию экологических и биогеографических особенностей представителей семейства (Beylich, Graefe, 2002), а в некоторых, включая и Россию, экология и биогеография почвенных энхитреид практически не изучались, а фауна описана лишь отрывочно (Degtyarev et al., 2020).

Русская равнина является эталоном наиболее типичного зонального деления (Григорьев, 1954), поэтому может послужить идеальным полигоном для исследования широтно-зонального распределения отдельной группы животных. Не будут исключением и энхитреиды. Представители семейства являются перспективным объектом для биоиндикации различных экосистемных нарушений благодаря тому, что чутко реагируют даже на небольшие изменения факторов среды (Pelosi, Römbke, 2018). Важной задачей является не только определение зональных особенностей распределения энхитреид, но и изучение влияния на их популяции более локальных факторов. Представители семейства – важный (Didden, 1991), но всё ещё малоизученный (Römbke et al., 2017) компонент сельскохозяйственных экосистем, а влияние на энхитреид природных факторов исследовано, пожалуй, в ещё меньшей степени, чем антропогенных.

Степень разработанности проблемы. На территории бывшего СССР энхитреиды изучены явно недостаточно (Nurminen, 1982; Degtyarev et al., 2020). В некоторых комплексных исследованиях почвенной фауны России энхитреиды не фигурируют. До настоящего времени всех представителей семейства было принято рассматривать как единый таксон (во многом из-за трудности определения видовой принадлежности), не уделяя внимания экологическим особенностям отдельных видов (Rota et al., 2013), что затрудняло проведение оценки их экологической значимости и делало практически невозможными связанные с ними синэкологические исследования (Чернов, 1975).

В последние несколько десятилетий в мире значительно возрос интерес к роли энхитреид как важных компонентов детритных пищевых сетей на сельскохозяйственных землях в целом (Römbke et al., 2017) и рисовых полях в частности (Karnatak et al., 2007; John et al., 2019). Влияние выращивания риса на фауну и численность энхитреид известно по данным из тропических стран (Widyastuti, 2002; Schmidt et al., 2015), в России же подобные исследования доселе не проводились. Экология литоральных видов энхитреид изучается достаточно давно (Christensen, Glenner, 2010), но исследований о влиянии на обитающих в почве представителей семейства такого природного фактора, как близость моря, не было вовсе. Фауна энхитреид европейской части России исследована лишь отрывочно (Залеская, 1982), данные о широтно-зональной приуроченности и каких-либо фаунистических комплексах энхитреид практически отсутствуют (Degtyarev et al., 2020).

Цель и задачи. Цель данной работы – изучить закономерности распространения и территориального распределения энхитреид в европейской части России.

Для достижения цели необходимо решить следующие задачи:

- Исследовать фауну энхитреид;
- Выявить факторы географического распределения видов энхитреид;
- Оценить влияние на фауну и животное население энхитреид сельскохозяйственной обработки (на примере рисовых посевов в

пустынным и широколиственно-лесном зообиомах);

- Оценить влияние на фауну и животное население энхитреид близости моря (на примере градиента 0–2 км от зоны максимального прилива Баренцева, Белого, Азовского, Чёрного и Каспийского морей).

Научная новизна. Впервые составлен фаунистический список энхитреид европейской части России. Впервые для данной территории приводится 58 видов и 4 рода энхитреид. Впервые выделены зональные фаунистические комплексы энхитреид. Впервые показано влияние рисоводства на фауну и животное население энхитреид в европейской части России. Впервые выявлены закономерности в распределении энхитреид в градиенте удаления от моря. В ходе работы были описаны два новых для науки вида энхитреид.

Теоретическая и практическая значимость работы. Работа обеспечит фундамент для дальнейшего комплексного изучения почвообитающих представителей семейства Enchytraeidae в России. Предложенные зональные фаунистические комплексы энхитреид упрощают понимание закономерностей в географическом распределении энхитреид. Фаунистический список энхитреид европейской части России имеет значение для инвентаризации фауны России. Исследование влияния на фауну и животное население энхитреид таких локальных факторов, как близость моря и сельскохозяйственная обработка, углубляет понимание той роли, которую почвообитающие энхитреиды играют в детритных пищевых сетях. Материалы работы используются в чтении курсов «Экология с основами биогеографии» и «Биология и биогеография почв» на географическом факультете МГУ им. М.В. Ломоносова.

Методология и методы исследования. При выборе мест отбора проб автор руководствовался концепцией биомной организации биосферы (Walter, Breckle, 1991) и пользовался отечественной классификацией биомов (Огуреева и др., 2020). Измерение значений параметров факторов среды производилось актуальными методами. Биологический анализ материала основан на классическом методе сравнительной морфологии, который в сложных случаях был дополнен применением молекулярно-генетических методов. При анализе фауны использовано определение фаунистического комплекса по В.В. Кучеруку (1959), с заменой понятия «природные зоны» на соответствующее в биомной концепции понятие «зообиомы». Статистическая обработка данных проведена с использованием современного программного обеспечения и актуальных статистических методов.

Положения, выносимые на защиту:

- 1) Фауна энхитреид европейской части России сходна по своей структуре с фауной энхитреид европейских стран и в той же степени характеризуется обилием видов рода *Fridericia*.
- 2) На территории европейской части России выделяются бореальный, неморальный и пустынный зональные фаунистические комплексы энхитреид; фаунистическим своеобразием обладает Кавказ.

3) При выращивании риса популяция энхитреид реагирует на влияние сельскохозяйственной обработки по-разному в различных регионах: в пустынном зообиоме численность энхитреид на контрольных необрабатываемых участках является наименьшей, а в широколиственно-лесном зообиоме, напротив, наибольшей.

4) В градиенте удаления от моря меняются как животное население, так и фауна энхитреид: на Баренцевом и Белом морях литоральные и амфибийные виды энхитреид резко сменяются почвообитающими, причём численность почвообитающих энхитреид статистически значимо увеличивается при удалении от моря.

Личный вклад соискателя. Тема диссертационной работы выбрана автором самостоятельно. Автор лично принял участие в отборе большей части почвенных проб. Автор собственноручно провёл экстракцию энхитреид из подавляющего большинства почвенных проб. Автором лично полностью выполнена таксономическая идентификация энхитреид по морфологическим признакам, составлен фаунистический список энхитреид европейской части России, проведён анализ собранных данных с применением статистических методов. Измерения общей минерализации, рН почвенного раствора и влагоудерживающей способности почвы проведены группой под руководством Д.И. Коробушкина с непосредственным участием автора. Молекулярно-генетические работы были проведены М.А. Даниловой, Е.Ю. Звычайной, К.Г. Кузнецовой, Ю.М. Лебедевым и Д.А. Медведевым в период 2019–2022 годов в лаборатории биогеографии почв географического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова и в центре коллективного пользования ИПЭЭ РАН, без непосредственного участия автора диссертации. Автором написан текст диссертации по согласованному с научным руководителем плану, а также выполнены все рисунки, приведённые в работе (если в подписи не указано иное).

Апробация работы. Результаты работы были представлены и проанализированы на национальных и международных конференциях: II Всероссийская научно-практическая школа-конференция «Наземные и морские экосистемы Причерноморья и их охрана» (Феодосия, 28 сентября 2020), XXVIII Международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов 2021» (Москва, 12–23 апреля 2021), XVIII Международный коллоквиум по почвенной зоологии (Больцано, Италия, август 2021), Международный форум биоразнообразия (Давос, Швейцария, 26 июня – 1 июля 2022), XIX Всероссийское совещание по почвенной зоологии (Улан-Удэ, 15–19 августа 2022), IV международный симпозиум «Биодиагностика и экологическая оценка окружающей среды: современные технологии, проблемы и решения» (Москва, 28–31 августа 2023), а также на VII полевой школе по почвенной зоологии и экологии для молодых учёных (Екатеринбург, 13–17 сентября 2021), на заседаниях кафедры биогеографии МГУ и лаборатории изучения экологических функций почв ИПЭЭ РАН.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 15 работ, в том числе 11 статей в изданиях, рекомендованных Высшей аттестационной комиссией при Министерстве образования и науки Российской Федерации и 4 статьи в сборниках материалов конференций.

Структура и объём диссертации. Диссертация состоит из введения, 7 глав, заключения и выводов. Работа изложена на 178 страницах машинописного текста, содержит 9 таблиц и 18 рисунков. Список литературы включает 241 наименование, в том числе 187 на иностранных языках.

Благодарности. Выражаю искреннюю благодарность моему научному руководителю, К.Б. Гонгальскому, за чуткое руководство и помощь на всех этапах работы. Хочу поблагодарить за помощь в работе всех коллег по лаборатории изучения экологических функций почв ИПЭЭ РАН, а особенно – А.С. Зайцева, Д.И. Коробушкина и Р.А. Сайфутдинова. Благодарю всех, кто привозил мне почвенные пробы из разных уголков России. Также благодарю генетиков, которые в сложных случаях помогали мне в уточнении таксономической идентификации: М.А. Данилову, Е.Ю. Звычайную, К.Г. Кузнецову, Ю.М. Лебедева, Д.А. Медведева. Отдельное спасибо кафедре биогеографии МГУ, а особенно – Г.Н. Огуреевой и М.В. Бочарникову за пояснения относительно концепции биомов. И. Шлагамерского и Р. Шмельца я благодарю за поддержку в моменты таксономического отчаяния. Благодарю мою жену, Т.И. Давидюк, за всестороннюю поддержку и помощь.

Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского научного фонда (гранты №№ 14-14-00894, 16-14-00096, 19-74-10104, 21-14-00227).

Основное содержание работы

Глава 1. Общая характеристика почвенной фауны и семейства Enchytraeidae как её элемента

В главе приведён краткий анализ литературных сведений о почве как среде обитания почвенной фауны, а также о биологических, экологических и биогеографических особенностях энхитреид. Дана общая характеристика семейства Enchytraeidae. Рассмотрены применение биомной концепции в исследованиях почвенной фауны и различные методы отбора проб и экстракции энхитреид.

Глава 2. Физико-географическая характеристика европейской части России

В главе приведена краткая физико-географическая характеристика региона, на территории которого был отобран материал для исследования.

Глава 3. Материал и методы исследований

Пробы почвы для исследования энхитреофауны европейской части России и выявления факторов географического распределения почвообитающих видов энхитреид были отобраны в 193 точках (Рис. 1) в летне-осенние периоды 2016–2022 гг. Точки исследований расположены во всех зонобиомах европейской части России: тундровом, таёжном, гемибореальном, широколиственнолесном, степном и пустынном. Был охвачен весь 21 региональный биом европейской части России (согласно карте «Биомы России» (2015) и пояснительной записке к ней (Огуреева и др., 2020)). Пробы в каждом равнинном биоме были отобраны исключительно на плакорах и приближенных к ним местообитаниях, в каждом горном биоме – на участках с типичной растительностью в соответствии с легендой к карте «Биомы России» (2015). При отборе проб приоритет был отдан зональным местообитаниям, соответствующим типичным для биома экосистемам, переувлажненные местообитания не исследовались, чтобы исключить попадание в пробы интразональных элементов фауны. В каждой из исследованных точек было отобрано от 3 до 5 почвенных проб. В общей сложности из 717 отобранных почвенных проб было экстрагировано и определено 13947 экземпляров энхитреид.

С целью оценить влияние на фауну и животное население энхитреид сельскохозяйственной обработки почвенные пробы были отобраны в двух ведущих рисоводческих регионах европейской части России, Краснодарском крае (широколиственно-лесной зонобиом) и Калмыкии (пустынный зонобиом) (Рис. 1), в мае-июне 2016 года. Фауна и животное население энхитреид исследованы в каждом из регионов на четырёх типах местообитаний: на залитых водой рисовых чеках, на соседних чеках, засеянных незаливной культурой, на искусственных причековых валиках, на контрольных участках. Каждый из типов местообитаний был представлен минимум тремя участками, в пределах каждого из которых было отобрано по 3 почвенные пробы. В общей сложности было отобрано 42 пробы почвы, из которых было экстрагировано и определено 430 экземпляров энхитреид. В каждой из проб были определены показатели рН и влагоудерживающей способности почвы.



Места отбора почвенных проб

- ...для исследования энхитреофауны Европейской части России и выявления факторов географического распределения почвообитающих видов энхитреид
- ...для оценки влияние на фауну и животное население энхитреид сельскохозяйственной обработки
- ↙ ...для исследования влияния на энхитреид близости моря

Биомы

- | | | |
|---|--|--|
| ■ Тундровые | ■ Гемибореальные (подтаежные) | ■ Степные |
| ■ Бореальные | ■ Неморальные | ■ Пустынные |

Тип биома

- Биомы гор (оробиомы)
- Биомы равнин

47.1 Индекс биома по Огуреевой и др. (2015)

Рис. 1. Схема точек отбора проб для исследования энхитреофауны европейской части России. Карта-основа – «Биомы России» (2015). Выполнена А. Терской.

В целях исследования влияния на энхитреид близости моря почвенные пробы были отобраны в градиенте 0–2 км от зоны максимального прилива Баренцева, Белого, Азовского, Чёрного и Каспийского морей (см. Рис. 1). На каждом из морей было намечено по 7 трансект, и каждой из которых – 7 точек на удалении 0,5, 5, 25, 50, 100, 250 и 2000 м от зоны максимального прилива. На каждой из точек трансекты была отобрана одна почвенная проба. Всего было отобрано 245 почвенных проб, из которых экстрагировано и определено 3559 экземпляров энхитреид. В каждой из проб были определены показатели рН и общей минерализации.

Все полученные пробы почвы были отобраны почвенным буром диаметром 5 см на глубину до 10 см, после чего доставлены в лабораторию и экстрагированы методом Грефе (Graefe, 1984). Экстрагированные энхитреиды были определены до уровня вида *in vivo* по актуальному определителю (Schmelz, Collado, 2010); описанные позже выхода определителя или отсутствующие в нём виды были определены при помощи сравнения с оригинальным описанием. Таксономия была приведена в соответствие с базой данных World Register of Marine Species (WoRMS) (Timm, Erséus, 2023). В сложных случаях для уточнения таксономической идентификации были использованы митохондриальный ген первой субъединицы цитохромоксидазы (COI) и ядерный ген гистона H3 (H3).

Для статистического анализа полученных данных были применены основанный на корреляциях анализ главных компонент (PCA), однофакторный и многофакторный дисперсионные анализы (ANOVA) и обобщённые линейные модели (GLM) (нормальное распределение, логарифмическая связь). Для апостериорного тестирования после проведения дисперсионных анализов был использован критерий достоверно значимой разности Тьюки; после применения обобщённых линейных моделей – статистика Вальда. Все упомянутые анализы были проведены в программе Statistica (TIBCO Software Inc., версия 13.5.0.17).

Глава 4. Характеристика фауны почвообитающих энхитреид европейской части России

Составлен фаунистический список почвообитающих энхитреид европейской части России. Фауна содержит не менее 79 видов, входящих в минимум 15 родов. 58 видов (74% фауны) и 4 рода энхитреид до данной работы не отмечались в России, два вида (*Fridericia gongalskyi* Degtyarev, 2023 и *F. samurai* Degtyarev, 2022) были описаны как новые для науки. Среди обнаруженных видов больше всего относятся к роду *Fridericia* (29), затем следуют *Achaeta* (9 видов), *Enchytraeus* и *Henlea* (по 8 видов) (Рис. 2).

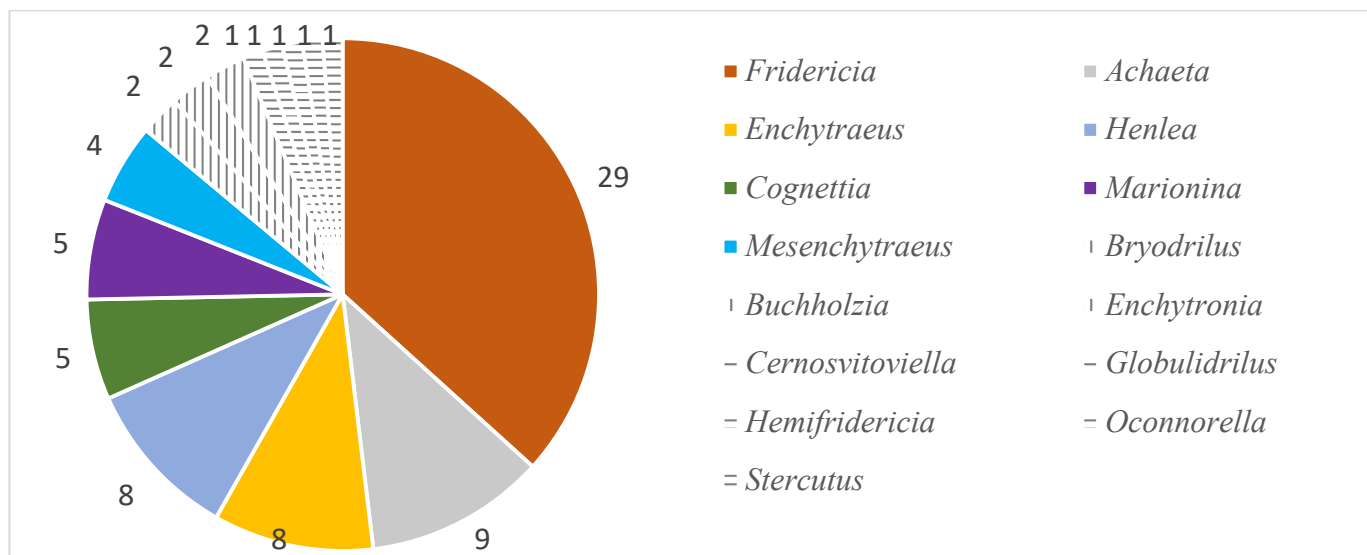


Рис. 2. Распределение видов почвообитающих энхитреид, известных из европейской части России, по родам. Число рядом с сектором показывает число видов. Вертикальной штриховкой отмечены *Buchholzia*, *Enchytronia* и *Bryodrilus*. Горизонтальной штриховкой – *Cernosvitoviella*, *Globulidrilus*, *Hemifridericia*, *Oconnorella*, *Stercutus*.

Таким образом, виды рода *Fridericia* составляют в европейской части России чуть больше трети всей фауны (29 из 79 видов), что в целом соответствует пропорции, известной для Италии (по: Rota, 1995), Венгрии (Dózsa-Farkas, 2019), Германии (Römbke et al., 2013) и Европы в целом (Schmelz, Collado, 2010a), и при этом отличается от пропорции, которую демонстрирует российский Дальний Восток (Degtyarev et al., 2020) (Рис. 3). С фаунами европейских стран фауну европейской части России также роднит малая доля видов рода *Mesenchytraeus*.

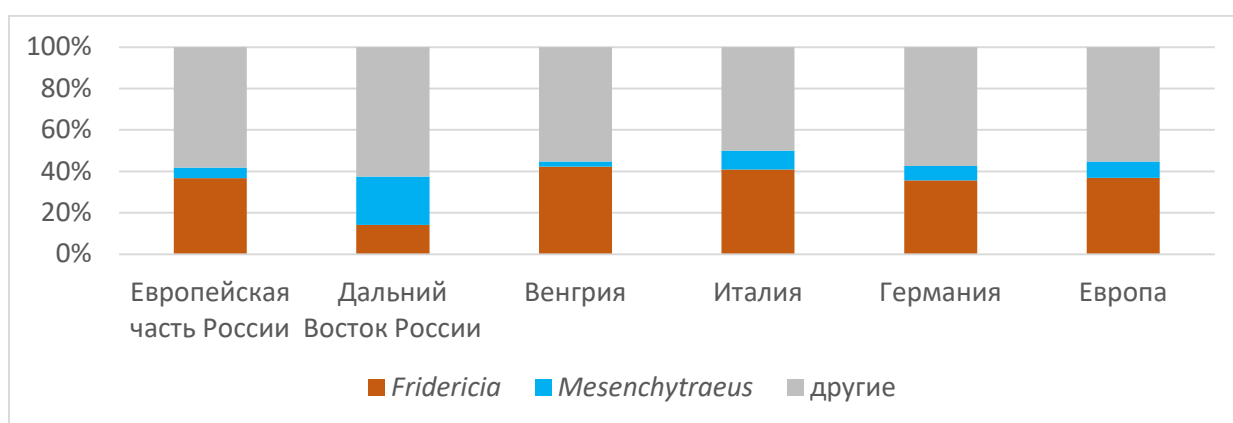


Рис. 3. Доля видов родов *Fridericia* и *Mesenchytraeus* в фауне различных регионов России и некоторых стран Европы, а также Европы в целом.

Средняя численность энхитреид в тундровом зонобиме составила 6253 экз./м², в зонобиме бореальных лесов – 12432, в гемибореальном зонобиме –

13807, в широколиственнолесном зонобиоме – 10697, в степном зонобиоме – 15334, в пустынном зонобиоме – 2691 (Рис. 4). Различия в численности энхитреид между зонобиомами незначимы (ANOVA, Тьюки-тест). На численность энхитреид в европейской части России статистически значимо не влияют ни суммарное количество осадков, ни среднегодовая температура, ни средние температуры января и июля.

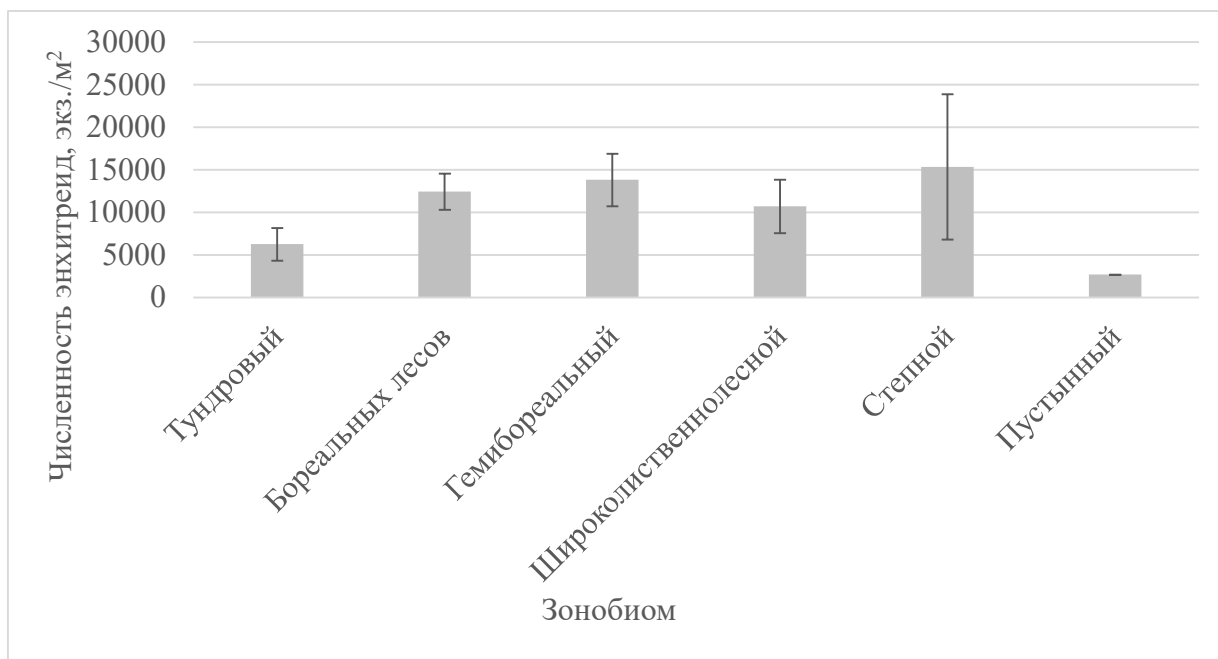


Рис. 4. Средняя (между различными биомами) численность энхитреид в каждом из зонобиомов европейской части России (среднее ± стандартная ошибка), экз./м².

По результатам анализа главных компонент (Рис. 5) можно выделить группу видов, составляющую бореальный фаунистический комплекс – это *C. sphagnetorum* s.l. и *C. glandulosa* s.l. Видами широколиственнолесного (неморального) фаунистического комплекса можно назвать *Achaeta eiseni*, *A. pannonica*, *Buchholzia appendiculata*, *Enchytraeus norvegicus*, *Fridericia christeri*, *F. galba*, *F. isseli*, *F. lacii*, *F. perrieri*, *F. ratzeli* s.l., *Marionina communis*, *Stercutus niveus*. Говоря о возможном пустынном комплексе энхитреид, стоит отметить *Enchytraeus dichaeus* – единственный вид, обитающий в пустынном зонобиоме. Несмотря на то, что *E. dichaeus* 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.

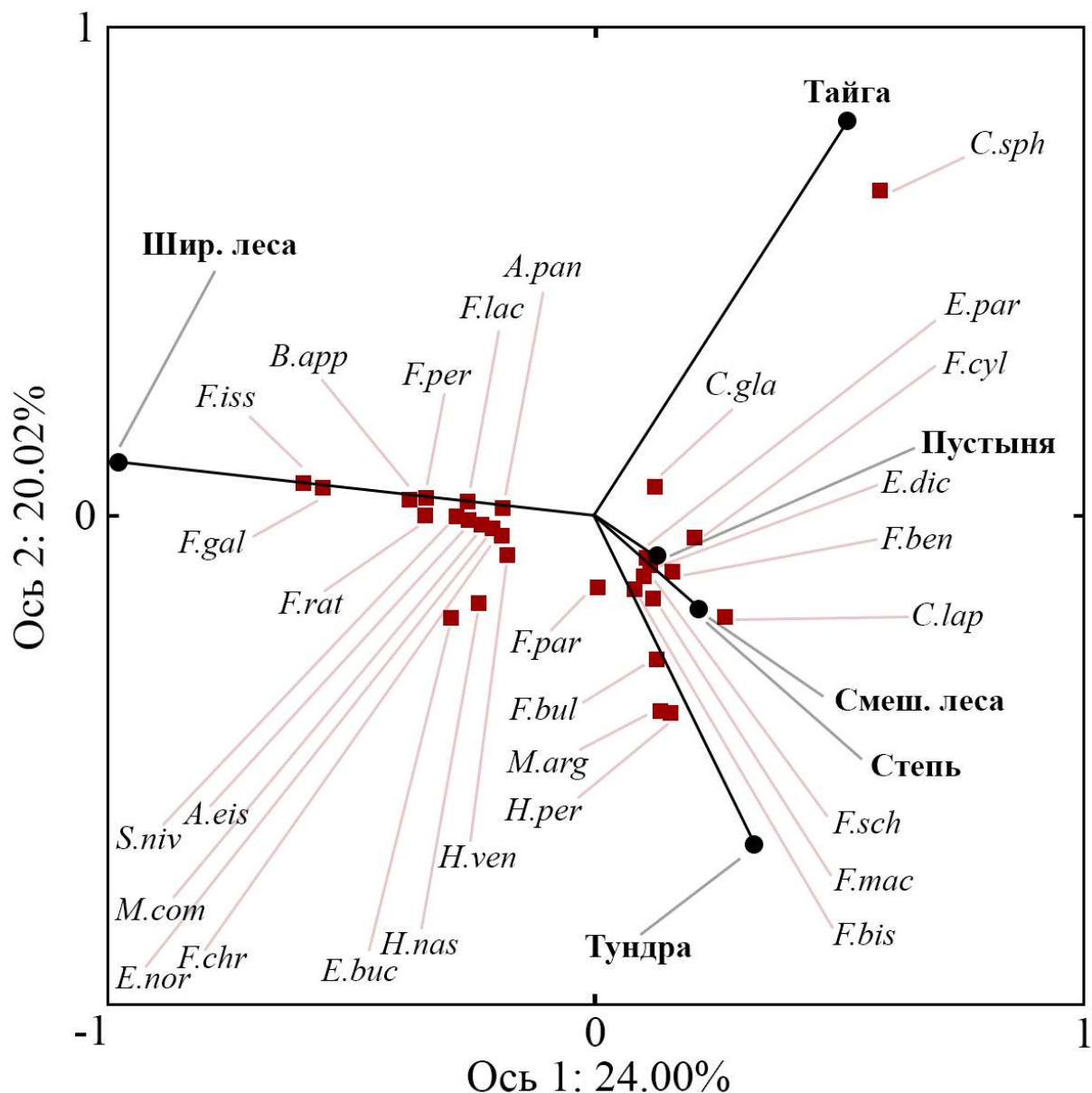


Рис. 5. Ординационная диаграмма анализа методом главных компонент (РСА). Черные круги – факторы зонобиомов, красные квадраты – факторы различных видов. Список сокращений: *A.eis* – *Achaeta eiseni*, *A.pan* – *A. pannonica*, *B.app* – *Buchholzia appendiculata*, *C.gla* – *Cognettia glandulosa* s.l., *C.lap* – *C. lapponica*, *C.sph* – *C. sphagnetorum* s.l., *E.buc* – *Enchytraeus buchholzi* s.l., *E.dic* – *E. dichaeus*, *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. lacii*, *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.

Также можно выделить комплекс полизональных видов (*Enchytraeus buchholzi*, *Fridericia bulboides*, *F. bisetosa*, *Henlea perpusilla*, *H. ventriculosa*), обитающих в широком спектре зонобиомов. С фаунистической точки зрения на территории европейской части России выделяется Кавказ, который населяет группа видов, которые более нигде в России не встречаются (*A. affinis*, *B. simplex*, *H. cf. montana*, *F. gongalskyi*, *F. cusanica*, *F. cf. ilvana*, *F. isseli*, *F. parthalassia*, *F. pretoriana*, *F. samurai*, *F. cf. ulrikae*, *F. cf. sylvatica*).

Были выявлены радикальные различия в фауне и населении энхитреид западных и восточных региональных биомов, находящихся в одном и том же зонобиоме. Высказано предположение, что так в современном распределении фауны и населения энхитреид проявляются последствия четвертичных оледенений, уничтоживших энхитреид на большей части севера Русской равнины (несколько восточных региональных биомов находятся на территории уральского рефугиума) и открывших дорогу для вселения новых видов с территории центральной Европы (сходная картина наблюдается у дождевых червей (Перель, 1979)).

Глава 5. Влияние рисовых посевов на фауну и животное население энхитреид в европейской части России

Средняя численность энхитреид на площадках, расположенных в пустынном зонобиоме в Калмыкии (EL), составляет 3140 экз./м², а на площадках, расположенных в широколиственно-лесном зонобиоме в Краснодарском крае (KR) – 2120 экз./м². В KR энхитреиды полностью отсутствуют на пробных площадках, расположенных на полях, занятых под заливные (рис) и незаливные (пшеница, соя, люцерна) сельскохозяйственные культуры, в то время как в EL на площадки с незаливными культурами приходится максимальная численность энхитреид (Табл. 1). При этом в KR максимальная численность энхитреид наблюдается на контрольных площадках, тогда как в EL на контрольных площадках численность представителей семейства даже ниже, чем на площадках, где в течение прошлого года выращивался рис (Рис. 6). Отмечено значимое влияние на численность энхитреид сочетания факторов региона и типа местообитания (Two-way ANOVA, $p < 0,01$), при этом по отдельности фактор региона и фактор местообитания не оказывают на численность энхитреид значимого влияния, что может свидетельствовать о том, что в условиях одинакового типа сельскохозяйственной обработки в различных регионах популяция энхитреид реагирует на влияние сельскохозяйственной обработки по-разному. Ни влагоудерживающая способность почвы, ни pH почвенного раствора в диапазоне отмеченных в данном эксперименте значений достоверно не влияют на численность энхитреид.

Таблица 1. Средняя численность энхитреид (экз./м² ± SE) на площадках различных типов, расположенных в пустынном зонобиоме в Калмыкии и в широколиственно-лесном зонобиоме в Краснодарском крае.

	Калмыкия	Краснодарский край
Необрабатываемые контрольные участки	810±175	6110±2700
Валики	6200±1060	1900±700
Поля, использовавшиеся в течение прошлого года для выращивания незаливных культур (соя, люцерна, пшеница)	3910±2510	510±80
Поля, использовавшиеся в течение прошлого года для выращивания заливных культур (рис)	1250±740	0

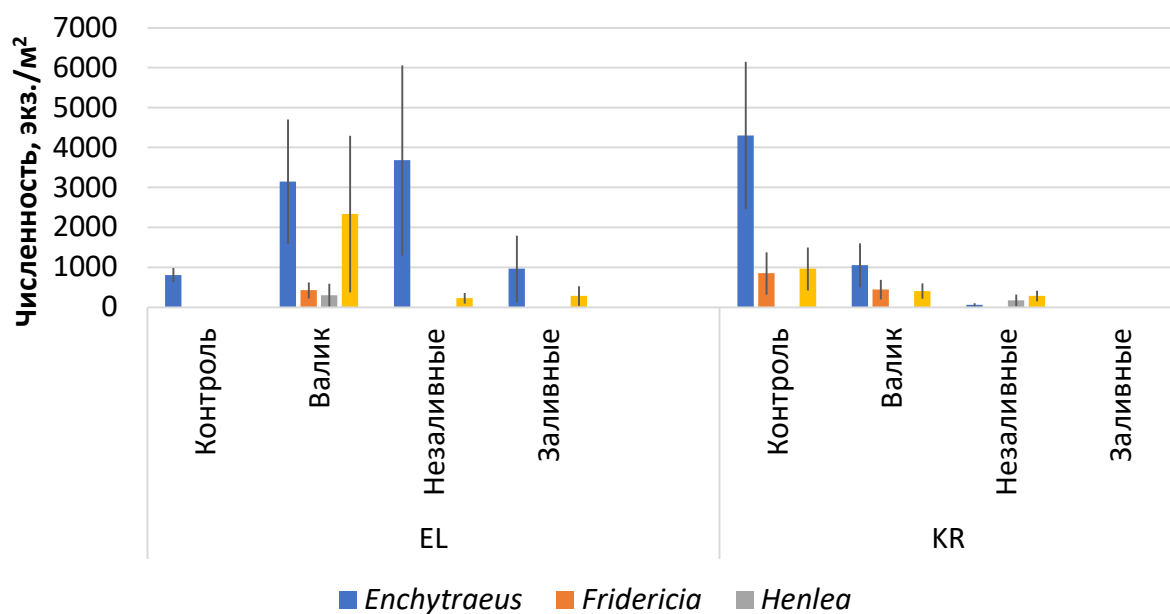


Рис. 6. Средняя численность основных родов энхитреид (экз./м² ± SE) на площадках различных типов (контрольные площадки; валики; поля, использовавшиеся в течение прошлого года для выращивания незаливных и заливных культур). Жёлтый цвет – род не определён.

Низкая численность энхитреид даже в контроле в EL может быть связана с небольшой мощностью органогенного горизонта, определяемой типом почв, и интенсивным выпасом скота.

Глава 6. Влияние фактора удаления от моря на фауну и животное население энхитреид в европейской части России

В почвах градиента от северных морей (Баренцево и Белое) численность энхитреид максимальна на расстоянии 0,5 м от зоны максимального прилива (Рис. 7), причём практически все энхитреиды на таком удалении от моря представляют литоральную группу видов. Это связано с массивными выбросами на побережье Баренцева и Белого морей водорослей, богатых питательными веществами и способных поддерживать многочисленную популяцию энхитреид (Polis et al., 1997; Korobushkin et al., 2023). При удалении от линии максимального прилива общая численность энхитреид резко снижается, причём на Баренцевом море литоральные и амфибийные виды энхитреид почти полностью сменяются почвообитающими только на удалении 25 м, а на Белом море – уже на удалении 5 м (Рис. 8). Это может говорить о более мощном и далёком заплеске водорослей на побережье Баренцева моря, т.е., о большей ширине супралиторальной зоны.

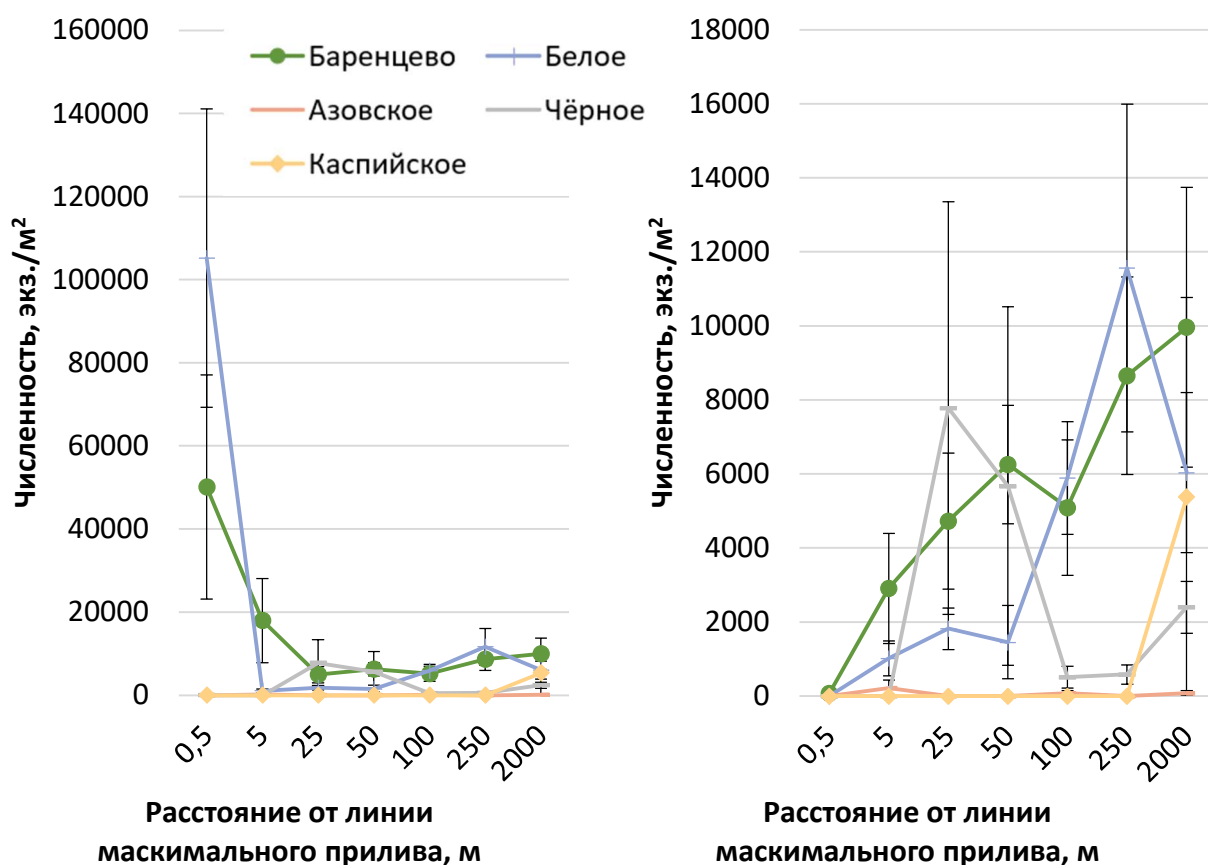


Рис. 7. Распределение общей численности энхитреид (слева) и численности отдельно почвообитающих энхитреид (справа) в градиенте удаления от линии максимального прилива (среднее \pm стандартная ошибка), экз./м².

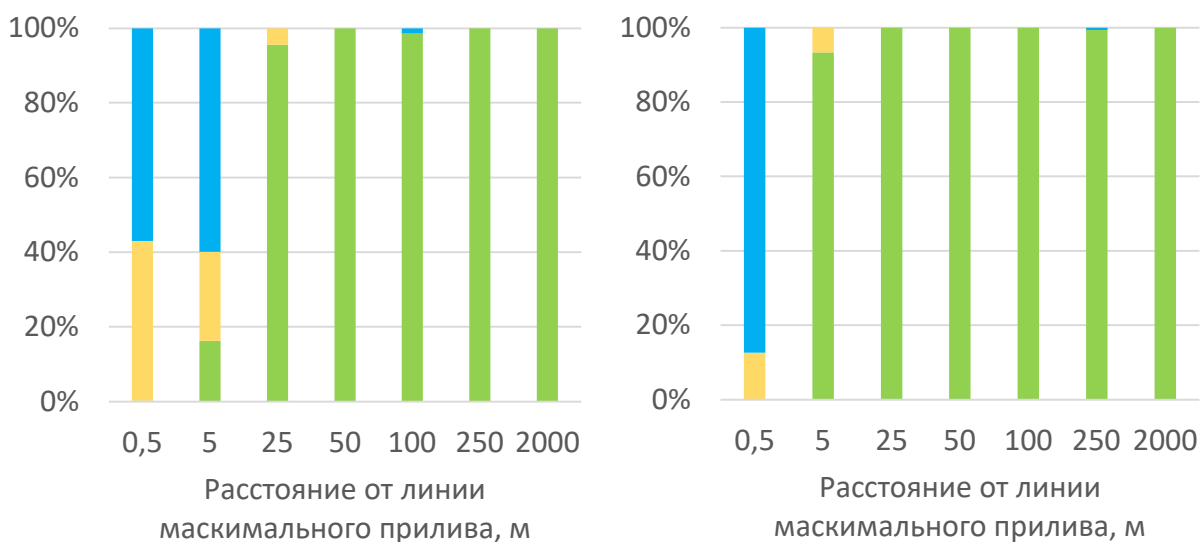


Рис. 8. Доля литоральных (голубой), амфибийных (жёлтый) и почвообитающих (зелёный) энхитреид в общей численности энхитреид в градиенте удаления от линии максимального прилива Баренцева (слева) и Белого (справа) морей.

Численность литоральных и амфибийных энхитреид на Баренцевом море достоверно не уменьшается в градиенте удаления от зоны максимального прилива (ANOVA, Тьюки-тест), что можно объяснить как большой шириной супралиторали, так и заносом литоральных и амфибийных видов энхитреид в глубину суши. При этом численность почвообитающих энхитреид на Баренцевом море значимо увеличивается в градиенте удаления от линии максимального прилива. На численность почвообитающих энхитреид на Баренцевом море значимое влияние оказывают рН (статистика Вальда 4,45; $p=0,03$) и минерализация почвы (статистика Вальда 11,88; $p=0,0006$), а на литоральных+амфибийных энхитреид – минерализация почвы (статистика Вальда 3,6; $p<0,05$).

Численность литоральных и амфибийных энхитреид на Белом море достоверно уменьшается (ANOVA, Тьюки-тест, $p=0,0002$) при удалении от зоны максимального прилива более чем на 0,5 м, а численность почвообитающих энхитреид значимо увеличивается в градиенте удаления от линии максимального прилива. На численность почвообитающих энхитреид на Белом море значимого влияния не оказывают ни рН, ни минерализация почвы, а на литоральных+амфибийных энхитреид значимое влияние оказывают как минерализация почвы (статистика Вальда 5,07; $p=0,02$), так и значение рН (статистика Вальда 5,27; $p=0,02$).

На южных морях (Азовском, Чёрном и Каспийском) литоральные и амфибийные виды энхитреид отсутствуют полностью. Это вызвано характером побережий, на которых в местах отбора проб отсутствовали массовые выбросы водорослей. Численность почвообитающих энхитреид на южных морях значимо не изменяется в градиенте удаления от моря.

Глава 7. Описание новых таксонов энхитреид, обнаруженных в ходе исследования

В главе приведены описания и диагнозы обнаруженных в ходе работы над диссертацией видов энхитреид *Fridericia samurai* и *F. gongalskyi*.

Заключение

По структуре фауна энхитреид европейской части России является в целом типичной для Европы и характеризуется в первую очередь обилием видов рода *Fridericia*. При этом, с точки зрения структуры энхитреофауны различные географические регионы России крайне разнородны, и фауна европейской части России разительно отличается от фауны российского Дальнего Востока. Сама по себе фауна энхитреид европейской части России также географически неоднородна, и помимо комплекса полизональных видов можно выделить несколько зональных фаунистических комплексов: бореальный, неморальный, пустынный, чьи представители распространены исключительно в соответствующих зонобиомах либо имеют в них оптимумы ареалов.

Два вида энхитреид, описанных в ходе работы над данной диссертацией с территории северного Кавказа (Degtyarev et al., 2022, 2023), безусловно, не являются последними описанными на европейской части России почвообитающими энхитреидами. Будущие исследования, с применением как морфологических, так и молекулярно-генетических методов, дополняют фаунистический список десятками новых видов, а более точное изучение экологических особенностей отдельных видов в конце концов позволит полно оценить функциональную роль представителей семейства Enchytraeidae в почвах европейской части России.

В отличие от тропических регионов мира (Schmidt et al., 2015), в умеренных широтах России численность энхитреид на залитых рисовых чеках относительно невелика (Дегтярев и др., 2019). Известно, что энхитреиды любят более влажные местообитания (Dash, 1990), однако в умеренных климатических условиях России они, видимо, предпочитают заливному полям валики и контрольные участки, которые обладают оптимальным уровнем увлажнения и имеют плотный растительный покров, который стабилизирует уровень влажности почвы. При этом в условиях одинакового типа сельскохозяйственной обработки популяции энхитреид реагируют на влияние рисоводства по-разному в пустынном и широколиственно-лесном зонобиомах: в первом численность энхитреид на рисоводческих угодьях повышается, а во втором – снижается.

Фактор удаления от моря влияет на фауну и животное население энхитреид по-разному на северных морях (Баренцевом и Белом) и на южных (Чёрном, Азовском и Каспийском). На северных морях численность почвообитающих энхитреид значимо увеличивается в градиенте удаления от линии максимального

прилива, а на южных – статистически значимо не меняется. На северных морях распространены литоральные виды энхитреид, которые составляют подавляющее большинство всей популяции энхитреид на небольшом удалении от моря, а на южных морях литоральные и амфибийные виды энхитреид отсутствуют полностью, что может быть вызвано характером побережий, на которых в местах отбора проб отсутствовали массовые выбросы водорослей. Впрочем, о встречаемых иногда многотысячных скоплениях литоральных энхитреид в водорослях на побережье Чёрного моря известно по литературным данным (Шурова, 2019), таким образом, для подобающей оценки влияния фактора удаления от моря на черноморских энхитреид потребуются дальнейшие исследования.

Выводы

1. Фауна почвообитающих энхитреид европейской части России содержит не менее 79 видов, входящих в минимум 15 родов, является в целом типичной для Европы и характеризуется преобладанием видов рода *Fridericia* (29), *Achaeta* (9 видов), *Enchytraeus* и *Henlea* (по 8 видов).

2. Всего 58 видов (73% известной к настоящему моменту фауны европейской части России) и 4 рода энхитреид до данной работы не отмечались в России, два вида описаны как новые для науки.

3. Широтная зональность – ключевой фактор географического распределения видов энхитреид европейской части России. Выделены зональные фаунистические комплексы энхитреид: бореальный, неморальный, пустынный. Также можно отметить комплекс полизональных видов и региональный комплекс кавказских видов энхитреид.

4. Рисоводство достоверно влияет на численность энхитреид: в пустынном зообиоме на рисоводческих угодьях она увеличивается, а в широколиственно-лесном зообиоме – уменьшается относительно контрольных участков.

5. В градиенте удаления от линии максимального прилива Белого и Баренцева морей литоральные виды энхитреид резко сменяются почвообитающими, на Белом море это происходит на удалении 5 м от линии максимального прилива, а на Баренцевом море – на удалении примерно 25 м. На Белом и Баренцевом морях численность почвообитающих энхитреид значимо увеличивается при удалении от моря. На Белом и Баренцевом морях численность энхитреид максимальна на расстоянии 0,5 м от зоны максимального прилива, причём практически все энхитреиды на таком удалении от моря представляют литоральную или амфибийную группу видов. На Чёрном, Азовском и Каспийском морях численность почвообитающих энхитреид при удалении от моря значимо не меняется, а литоральные и амфибийные виды энхитреид на упомянутых морях не найдены вовсе.

Список публикаций по теме диссертации в изданиях, рекомендованных ВАК, в том числе входящих в системы цитирования SCOPUS и Web of Science:

1. Дегтярев, М.И. Население энхитреид (Annelida, Clitellata, Enchytraeidae) и его зависимость от эдафических условий в рисовых агроэкосистемах России / М.И. Дегтярев, Д.И. Коробушкин, К.Б. Гонгальский, А.С. Зайцев // Экология. – 2019. – № 4. – С. 309–315.
2. John, K. Enchytraeids simultaneously stimulate rice straw degradation and mitigate CO₂ release in a paddy soil / К. John, М. Degtyarev, А. Gorbunova, D. Korobushkin, Н. Knöss, V. Wolters, А.С. Zaitsev // Soil Biology and Biochemistry. – 2019. – V. 131. – P. 191–194.
3. Degtyarev, M.I. A history of study and new records of terrestrial enchytraeids (Annelida, Clitellata, Enchytraeidae) from the Russian Far East / M.I. Degtyarev, I.M. Lebedev, K.G. Kuznetsova, K.B. Gongalsky // ZooKeys. – 2020. – V. 955. – P. 79–96.
4. Gongalsky, K.B. Forest fire induces short-term shifts in soil food webs with consequences for carbon cycling / K.B. Gongalsky, А.С. Zaitsev, D.I. Korobushkin, R.A. Saifutdinov, K.O. Butenko, F.T. de Vries, K. Ekschmitt, М.И. Degtyarev, А.Yu. Gorbunova, N.V. Kostina, А.А. Rakhleeva, S.V. Shakhab, T.E. Yazrikova, V. Wolters, R.D. Bardgett // Ecology Letters. – 2021. – №3(24). – P. 438–450.
5. Potapov, A.M. Size compartmentalization of energy channeling in terrestrial belowground food webs / A.M. Potapov, O.L. Rozanova, E.E. Semenina, V.D. Leonov, O.I. Belyakova, V.Yu. Bogatyreva, М.И. Degtyarev [et al.] // Ecology. – 2021. – V. 102(8). – P. e03421.
6. Potapov, A.M. Feeding habits and multifunctional classification of soil-associated consumers from protists to vertebrates / A.M. Potapov, F. Beaulieu, K. Birkhofer, S.L. Bluhm, М.И. Degtyarev [et al.] // Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society. – 2022. – V. 97. – P. 1057–1117.
7. Degtyarev, M.I. Enchytraeidae (Annelida: Oligochaeta) from Eastern Dagestan, Russia, with the description of a new species / M.I. Degtyarev, I.M. Lebedev, K.G. Kuznetsova, R.A. Saifutdinov, K.B. Gongalsky, D.I. Korobushkin // Zootaxa. – 2022. – № 5094. – P. 331–340.
8. Degtyarev, M.I. Enchytraeidae (Annelida: Oligochaeta) from the North-Western Caucasus, Russia, with the Description of *Fridericia gongalskyi* sp. nov. // M. I. Degtyarev, D.A. Medvedev, E.Y. Zvy chaynaya, D.I. Korobushkin // Diversity. – 2023. – V. 15(1). – P. 106.
9. Korobushkin, D.I. Littoral enchytraeids and *Eisenia fetida* earthworms facilitate utilization of marine macroalgae as biofertilizers / D.I. Korobushkin, А.С. Zaitsev, М.И. Degtyarev, M.A. Danilova, Zh. V. Filimonova, P.A. Guseva, L.A. Pelgunova, N.A. Pronina, S.M. Tsurikov, M.V. Vecherskii, E.M. Volkova, A.G. Zuev, R.A. Saifutdinov // Applied Soil Ecology. – 2023. – V. 188. – P. 104882.
10. Degtyarev, M. I. Taxonomic diversity and abundance of enchytraeids (Annelida, Clitellata, Enchytraeida) in the Northern Palaearctic. 1. Asian part / M.I.

Degtyarev, R.A. Saifutdinov, D.I. Korobushkin [et al.] // *Biodiversity Data Journal*. — 2024. — N 12(1). — P. e114682.

11. **Дегтярёв, М.И.** Население почвообитающих энхитреид (Annelida, Clitellata, Enchytraeidae) европейской части России / М.И. Дегтярёв, А.С. Зайцев, М.А. Данилова, Е.Ю. Звычайная, Д.И. Коробушкин, Д.А. Медведев, Р.А. Сайфутдинов, К.Б. Гонгальский // *Экология*. — 2024. — № 2. — в печ.

Публикации в сборниках конференций:

1. **Дегтярёв М.И.** Фауна почвообитающих энхитреид (Annelida, Clitellata, Enchytraeidae) заповедника «Утриш» и данные о находках энхитреид на других территориях северного Причерноморья / Дегтярёв М.И. // О.Н. Быхалова, Д.И. Коробушкин, И.Н. Марин, В.Н. Маслова, Е.Н. Скуратовская (ред.). Наземные и морские экосистемы Причерноморья и их охрана: сборник тезисов научно-практической школы-конференции. — Севастополь: Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Институт природно-технических систем», 2020. — С. 61.

2. **Дегтярёв М.И.** Фауна почвообитающих энхитреид (Annelida, Clitellata, Enchytraeidae) европейской части России / М.И. Дегтярёв // И.А. Алешковский, А.В. Андриянов, Е.А. Антипов, Е.И. Зимакова (отв. ред.). Материалы Международного молодежного научного форума Ломоносов-2021. [Электронный ресурс]. — Москва: МАКС Пресс, 2021.

3. **Дегтярёв М.И.** Фаунистический список почвообитающих энхитреид России / М.И. Дегтярёв // А. В. Тиунов, К. Б. Гонгальский, А. В. Уваров (ред.). Биота, генезис и продуктивность почв: материалы XIX Всероссийского совещания по почвенной зоологии. — Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2022. — С. 67.

4. **Дегтярёв М.И.** Энхитреиды (Annelida, Enchytraeidae) как перспективный объект биоиндикации в почвах России / М.И. Дегтярёв // Материалы IV Международного симпозиума «Биодиагностика и экологическая оценка окружающей среды: современные технологии, проблемы и решения». — Москва: Постер-М, 2023. — С. 278–279.