

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И
ЭВОЛЮЦИИ ИМ. А.Н. СЕВЕРЦОВА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

ДЕГТЯРЁВ МАКСИМ ИГОРЕВИЧ

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

1.5.15 – «экология»

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук, профессор РАН
Константин Брониславович Гонгальский

Москва – 2024

Оглавление

Введение.....	4
Глава 1. Общая характеристика почвенной фауны и семейства Enchytraeidae как её элемента	12
1.1. Почвенная фауна как важный компонент наземных экосистем.....	12
1.1.1. Почва как среда обитания.....	12
1.1.2. Почвенная фауна.....	14
1.2. Общая характеристика семейства Enchytraeidae.....	17
1.2.1. Биология энхитреид.....	18
1.2.2. Экология энхитреид.....	23
1.2.3. Биогеография энхитреид	29
1.3. Применение биомной концепции в исследовании почвенной фауны ..	31
1.4. Методы отбора проб и экстракции энхитреид.....	33
Глава 2. Физико-географическая характеристика европейской части России	38
Глава 3. Материал и методы исследований.....	42
3.1. Схема отбора материалов исследования	42
3.1.1. Источники данных.....	42
3.1.2. Отбор проб для исследования фауны	42
3.1.3. Отбор проб для исследования влияния сельскохозяйственной обработки почвы на энхитреид	57
3.1.4. Отбор проб для исследования влияния близости моря на энхитреид	59
3.2. Экстракция и определение энхитреид	73
3.3. Анализ факторов среды.....	78
3.4. Методы анализа данных.....	79
3.5. Объём исследованного материала.....	82
Глава 4. Характеристика фауны почвообитающих энхитреид европейской части России	83
4.1. Фауна почвообитающих энхитреид европейской части России.....	83

4.2. Закономерности распределения энхитреид европейской части России	116
4.2.1. Население энхитреид основных зообиомов.....	116
4.2.2. Зональные фаунистические комплексы энхитреид	120
4.2.3. Особенности энхитреофауны европейской части России	123
Глава 5. Влияние рисовых посевов на фауну и животное население энхитреид в европейской части России.....	127
Глава 6. Влияние фактора удаления от моря на фауну и животное население энхитреид в европейской части России.....	132
Глава 7. Описание новых таксонов энхитреид, обнаруженных в ходе исследования	140
Заключение	148
Выводы	150
Список литературы	152

Введение

Актуальность темы. Почва – одна 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. Почвенная биота очень разнообразна и включает в себя множество таксономических групп; 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 малоцетинковых червей (Schmelz et al., 2021) – энхитреиды (Enchytraeidae).

Отдельные виды энхитреид – излюбленный объект экотоксикологических исследований (Горшкова, 2008; Баранов и др., 2020, Kovačević et al., 2021), таксономия представителей семейства 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 растительного опада, 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 будет исключением и энхитреиды. Важным шагом в понимании распределения энхитреид различных биомов может стать выделение фаунистических комплексов. По В.В. Кучеруку (1959), фаунистический комплекс — это совокупность видов, распространённых только в определённой природной зоне или тех, которые имеют в ней оптимум ареала. Мы используем это определение фаунистического комплекса, за исключением того, что оперируем вместо понятия «природные зоны» близким по значению понятием «зонобиомы» («климатические зоны, соответствующие крупнейшим растительным единицам») (Walter, Vox, 1976).

На территории бывшего СССР энхитреиды изучены явно недостаточно (Nurminen, 1982; Дегтярёв и др., 2019). В большинстве комплексных исследований 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).

Помимо изучения закономерностей распространения энхитреид в биомном масштабе, важно также оценить, как фауна и животное население наземных энхитреид реагируют на изменения локальных факторов, особенно связанных с изменениями таких лимитирующих факторов, как влажность (Maraldo et al., 2010) и pH почвы (Didden, 1991). Удобные условия для подобных исследований предоставляются при сельскохозяйственной обработке почвы, связанной с избыточным увлажнением, и при изучении естественных градиентов среды, связанных с постепенным изменением влажности и минерализации, таких, как удаление от моря.

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 (Залесская, 1982), данные о широтно-зональной

приуроченности и каких-либо фаунистических комплексах энхитреид практически отсутствуют (Дегтярёв и др., 2019).

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

Для достижения цели необходимо решить следующие задачи:

- 1) Исследовать фауну энхитреид;
- 2) Выявить факторы географического распределения видов энхитреид;
- 3) Оценить влияние на фауну и животное население энхитреид сельскохозяйственной обработки (на примере рисовых посевов в пустынном и широколиственно-лесном зообиомах);
- 4) 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).

Объектами исследований являются фауна и животное население наземных энхитреид европейской части России.

Научная новизна работы. 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 «зонобиомы». Статистическая обработка данных проведена с использованием современного программного обеспечения и актуальных статистических методов.

Личный вклад автора. 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).

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 природных условиях: 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.

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.

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. Огуревой 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. Торжественную благодарность я выражаю тем, кто предпринимал поистине

нечеловеческие усилия для того, чтобы эта диссертация увидела свет, а именно – паре десятков тысяч энхитрид, часть из которых окончила жизнь в тесном цветочном горшке, а часть самоотверженно погибла в пробирке со спиртом.

Исследования на разных этапах выполнены при финансовой поддержке Российского научного фонда (гранты 14-14-00894 «Зональная дифференциация экосистемных функций почвенной биоты в лесах после пожаров», 16-14-00096 «Роль беспозвоночных животных в сокращении выбросов парниковых газов и повышении климатической и экологической безопасности производства риса в России», 19-74-10104 «Роль субсидии морского органического вещества в формировании функциональной и таксономической структуры наземных детритных пищевых сетей» и 21-14-00227 «Почвообитающие энхитриды Северной Палеарктики»).

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

1.1. Почвенная фауна как важный компонент наземных экосистем

1.1.1. Почва как среда обитания

Почва является сложной трёхфазной полидисперсной средой. Около половины объёма почвы составляет твёрдая фаза; полости между твёрдыми частицами почвы и их агрегатами заполнены воздухом и водой, содержащей некоторое количество растворённых солей (Гиляров, 1965; Ковда, 1973; Duan et al., 2019). Неотъемлемой составной частью почвенной системы является также живое вещество, представленное корневой системой растений и почвообитающими организмами (Killham, 1994; Мордкович и др., 2014).

Размеры многих обитающих в почве организмов, недостаточно крупных и сильных, чтобы проделывать в почве собственные ходы, зависят от объёма полостей между частицами почвы. Важна не только текстура почвы (соотношение частиц различных размеров), но и её структура (характер расположения частиц в пространстве, образование структурных отделённостей). От механического состава почвы зависит активность роющих животных (Ponge, 2003). Со структурой почвы также связаны её водный, солевой и температурный режимы: чем больше объём полостей, тем выше проницаемость почвы для воды и воздуха (Гиляров, 1965; Ковда, 1973). Биомасса в целом выше в почвах с высокой влажностью, но при этом хорошо аэрируемых (Killham, 1994). Соотношение объёма воды и воздуха в почве зависит от её структуры и влажности. Вода в почве находится в разной степени связанности: гидратная (химически связанная), гигроскопическая (тонкая плёнка воды, адсорбированная поверхностью твёрдых частиц, способных в сухом состоянии поглощать газообразную влагу из воздуха), рыхлосвязанная, или плёночная (её молекулы располагаются снаружи молекул гигроскопической воды), капиллярная (её движение определяется силами поверхностного натяжения и смачивания) и гравитационная (просачивается

под влиянием силы тяжести по крупным порам почвы, заполняя их и вытесняя из почвы воздух). Соответственно, почвенная влага разной степени связанности по-разному влияет на почвенных животных: гидратная не оказывает на них никакого влияния, рыхлосвязанная и гигроскопическая могут служить прибежищем для почвенной микрофауны в сухие периоды года, капиллярная влияет на более крупных представителей фауны как контактная влага, а гравитационная, вытесняя воздух, может создавать в почве условия, близкие к условиям в грунте водоёмов, и вызывать явление анаэробнобиоза (Гиляров, 1965).

Таким образом, в зависимости от степени увлажнения и характера почвенной влаги в почве могут создаваться условия от близких к таковым на поверхности суши до режима, близкого к режиму дна водоёма. Практически даже в аридных условиях в почве (за исключением самого поверхностного слоя) сохраняется запас влаги, который обеспечивает насыщение почвенного воздуха водяными парами. Обычно относительная влажность даже в верхнем горизонте почвы составляет порядка 100%, вследствие чего представители многих групп водных животных, переходя к наземному образу жизни, становятся обитателями почвы (Гиляров, 1949). Другими факторами, характеризующими почву как среду обитания и влияющими на почвенную биоту, являются значение pH, температурный режим и освещённость. Обитающие в почве организмы получают энергию и питательные вещества из различных источников. Большая часть почвенной биоты делает это напрямую из компонентов почвы: минералов, гумуса или живой почвенной биомассы (Ekschmitt et al., 2005).

Почва как среда обитания подвержена географическим различиям (Sposito et al., 2008), возникающим из-за неоднородного воздействия отдельных факторов, влияющих на почвообразование (Tripathy, Raha, 2019). Соответственно условиям среды различаются животное население и фауна организмов, обитающих в почве.

1.1.2. Почвенная фауна

В той или иной степени, с почвой связано подавляющее большинство наземных беспозвоночных, особенно представителей низших групп (Гиляров, 1949, 1965; van Straalen, 2023). Почвенная фауна – важнейший компонент наземных экосистем, участвующий в их функционировании через циклы углерода, азота, фосфора и других химических элементов (Покаржевский и др., 2003; Potapov et al., 2022). В почве особенно отчётливо проявляются взаимные связи между организмами и средой их обитания. Деятельность почвенных животных – один из определяющих почвообразующих процессов (Ипатьева, 1988; Cunha et al., 2016). Роющие млекопитающие, дождевые черви и другие организмы, передвигающиеся в толще почвы, изменяют её химические свойства – как вследствие непосредственного механического перемешивания, так и косвенно, создавая пустоты и поры, куда проникает влага из атмосферных осадков, вымывающая химические элементы из взрыхлённого грунта, либо грунтовые воды (Криволицкий, Покаржевский, 1986; Villani et al., 1999). Благоприятные для растений аэрация, водный режим и условия поступления минеральных элементов питания во многом обеспечиваются тем, что в кишечниках почвенных животных происходит перемешивание органических частиц с минеральными, вследствие чего образуются водопрочные структурные отдельности (Гиляров, 1988). Одним из основных этапов почвообразования является процесс разложения растительных остатков, органическое вещество которых частично минерализуется, а частично переходит в гумус почвы. Такое преобразование органического вещества отмирающих растений в первую очередь определяется эффективной деятельностью почвенной фауны (Schmidt et al., 2016). Разложение органического вещества называют в числе пяти важнейших экосистемных сервисов, на которые ключевое влияние оказывают почвенные организмы; другие четыре – продуктивность растений, круговороты

химических элементов, контроль растительных патогенов и редукция генов, резистентных к антибиотикам (Delgado-Baquerizo et al., 2020). На продуктивность растений деятельность почвенной фауны положительно влияет во многом из-за увеличения ею содержания в почве гумуса (Ponge, 2013): существует чёткая корреляция между биомассой крупных беспозвоночных и запасами гумуса в почвах зональных типов (Курчева, 1973; Ипатьева, 1988). Представители почвенной фауны накапливают в своих тканях различные органические вещества, которые после гибели животных минерализуются микроорганизмами и поступают в почву, обогащая её (Курчева, 1973; Гиляров, 1988).

По данным о почвенной фауне можно проводить диагностику почв и истории растительного покрова территории; по изменениям комплексов почвенных организмов видна степень внешнего влияния на среду их обитания (Гиляров, 1976). Пространственная неоднородность почв – один из важнейших факторов, определяющих биологическое разнообразие в разных масштабах от локального до глобального (Добровольский и др., 2011; Rutgers et al., 2019). Влияние зональных факторов на изменение структуры и разнообразия сообществ почвенных беспозвоночных изучено на примере почв Русской равнины (Чернов, 1975) и Западно-Сибирской низменности (Стриганова, 1997).

Почвенную фауну в отечественной литературе принято делить на следующие размерные категории, выделенные М.С. Гиляровым (1941):

- 1) Микроскопическая фауна (эумикрофауна, нанофауна) – объекты, не различимые невооружённым глазом (простейшие, коловратки, личинки и мелкие виды нематод, личинки некоторых клещей, мелкие клещи и др.)
- 2) Немикроскопическая фауна – объекты, различимые невооружённым глазом:

- а) Микрофауна – от границ видимости до нескольких миллиметров длины (от 0,1 до 2–3 мм (Гиляров, Криволицкий, 1985)); например, более

крупные нематоды, мелкие энхитреиды, многие клещи, коллемболы, первые стадии развития многих более крупных насекомых, личинки мелких двукрылых и т.д.

б) Мезофауна – от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров (дождевые черви, крупные энхитреиды, мокрицы, многоножки, крупные паукообразные, многие насекомые, слизни, улитки и т.д.

в) Макрофауна – обитающие (или пребывающие) в почве позвоночные: жабы, ящерицы, змеи, грызуны, кроты и т.д.

В мировой же литературе принята несколько иная классификация, по которой к микрофауне относятся амёбы и жгутиконосцы, к мезофауне – клещи, коллемболы и проч., а к макрофауне – дождевые черви, термиты, многоножки, личинки насекомых и др. (Fenton, 1947; Swift et al., 1978). В целом русскоязычное понятие «мезофауна» соответствует англоязычному понятию макрофауны, а русскоязычное понятие «микрофауна» – англоязычному понятию мезофауны (Gongalsky, 2021).

Одной из наиболее актуальных задач современной экологии является оценка роли почвенной биоты в круговороте элементов и их функционировании (Crowther et al., 2019). В почве обитают представители множества экологических и таксономических групп, некоторые из которых изучены явно недостаточно. Одной из таких групп, роль которой в функционировании экосистем остаётся во многом неизвестной, являются энхитреиды.

1.2. Общая характеристика семейства Enchytraeidae

...мало групп животных настолько удобных для всестороннего исследования, как именно водные Oligochaeta, в большинстве случаев достаточно прозрачные и везде легко находимые.

«Материалы для сравнительной зоогеографии Понта. Черви.»

В.И. Чернявский, 1880

Энхитреиды (Enchytraeidae d'Udekem, 1855¹) – семейство небольших червей (Brussaard et al., 2012) отряда Enchytraeida (Schmelz et al., 2021), подкласса Oligochaeta (Малоцетинковые черви), класса Clitellata (Поясковые), типа Annelida (Кольчатые черви) (Integrated..., 2021). На настоящий момент известно примерно 760 видов энхитреид (Schmelz, Collado, 2010b, 2012, 2015; Timm, Erséus, 2023), и каждый год учёные описывают несколько новых.

Название семейства восходит к греческому корню «chytra», обозначающему глиняный горшочек (Henle, 1837), что отражает вездесущность энхитреид, которых можно найти даже в обычном цветочном горшке (Potarov et al., 2022): поэтому представители семейства и называются по-английски «potworms», «горшечные черви». Несмотря на это, энхитреиды изучены в целом хуже, чем многие другие представители почвенной фауны (Pelosi, Römbke, 2018). Не только обывателям, но и учёным знакомы в основном виды энхитреид, выращиваемые как корм для аквариумных рыб: *Enchytraeus albidus* («горшечник», «горшечный червь», «белый энхитрей») и *Enchytraeus buchholzi* («гриндальский червь», «гриндаль») (Kolesnyk et al., 2019). Остальные виды

¹ Ранее первенство в описании семейства приписывали Франтишеку Вейдовскому (Vejdovský, 1879), и лишь сравнительно недавно положение дел изменилось (van Naaren et al., 2021).

семейства не имеют устоявшихся названий в русском языке, и в этой диссертации будет использоваться исключительно латинская номенклатура.

Представители семейства найдены в балтийском (Ulrich, Schmelz, 2001) и ровенском (Penney, 2010) янтарях, то есть, в палеонтологической летописи семейство отмечено с эоцена. Считается, что энхитреиды отделились от остальных поясковых около 250 млн лет назад, на границе пермского и триасового периодов (Erséus et al., 2020). Энхитреиды ранее считались сестринской группой либо для дождевых червей (Lumbricidae) (Siddall et al., 2001), либо для включающей Lumbricidae более широкой группы Crassiclitellata (Erséus, Källersjö, 2004); однако в недавних исследованиях показано, что энхитреиды вместе с близким семейством Propappidae образуют кладу (совпадающую с отрядом Enchytraeida), сестринскую для большой группы, объединяющей Crassiclitellata (см. выше), Hirudinea (пиявок и их родственников) и несколько мелких преимущественно водных семейств (Erséus et al., 2020). Некоторые учёные считают, что первые энхитреиды населяли литораль (Christensen, Glenner, 2010), другие же полагают, что семейство изначально появилось на суше, а некоторые его представители вторично вернулись в водную среду (Erséus et al., 2010). Центром происхождения энхитреид традиционно считается Арктика либо конкретно район Берингова пролива, но есть доказательства и в пользу Южной Америки (Römbke, 2007).

1.2.1. Биология энхитреид

Взрослые почвообитающие энхитреиды обычно достигают длины от 10 до 20 мм (Coleman, Wall, 2015; Potapov et al., 2022) и ширины от 0,05 до 1,5 мм (Рис. 1), однако существует несколько широко распространённых видов со средней длиной взрослой особи от 5 до 9 мм (*Enchytraeus buchholzi*, *Fridericia bulboides*) и даже от 1,5 до 3 мм (*Enchytronia parva*) (Schmelz, Collado, 2010a). Представители отдельных видов могут вырастать до 50 мм (Didden et al., 1997;

Schmelz, Collado, 2010a) или, по некоторым свидетельствам, даже до 170 мм (см. Eisen, 1904). Существует терминологическая неопределённость, к какой категории почвенной фауны стоит относить энхитреид (Гиляров, 1975b). По классификации М.С. Гилярова (1941), почвенные организмы длиной от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров принадлежат к категории мезофауны. По принятой на западе классификации, к мезофауне относятся организмы с диаметром тела от 100 нм до 2 мм (Swift et al., 1979). Таким образом, представителей семейства Enchytraeidae логично считать частью почвенной мезофауны (Swift et al., 1979; Ипатьева, 1988; Гонгальский, 2014). Однако в некоторых отечественных работах энхитреид считают представителями микрофауны (см., например, Мордкович и др., 2014), что неверное, учитывая, что в современной почвенной зоологии понятие размерного класса включает в себя также экосистемные функции (Бобров и др., 2011), по которым энхитреиды однозначно должны быть отнесены к мезофауне (особенно выделяется высокая локомоторная активность энхитреид, приводящая к созданию в почве воздушных пор и перемешиванию грунта; подробнее см. в разделе 1.2.2.).

Именно размер, а также белёсая окраска являются основными морфологическими отличиями энхитреид от представителей родственного семейства Lumbricidae (Didden et al., 1997). От наиболее близких родственников, пропапид, энхитреиды отличаются нераздвоенными щетинками и рядом менее заметных деталей (Coates, 1986). Анатомия представителей семейства в целом типична для подкласса Oligochaeta: билатерально симметричное тело состоит из череды хорошо выраженных округлых сегментов, расположенных между передним участком тела (простомиумом) и задним (пигидиумом). Рот расположен с брюшной стороны на первом сегменте тела, перистомиуме, анус открывается на пигидиуме (Вестхайде, Ригер, 2008; Schmelz, Collado, 2010a) (Рис. 2). Число сегментов у взрослых особей редко опускается ниже 20 или превышает 70. Начиная со

второго, сегменты несут (у большинства родов) по четыре пучка отдельно посаженных щетинок – два вентральных и два латеральных (или латерально-дорзальных) Число щетинок на каждом сегменте невелико (от 0 до 8–9, исключая формы-эктокомменсалы дождевых червей (Schmelz, Collado, 2010a)).

Как и все представители подкласса Oligochaeta, энхитреиды – гермафродиты. Большинство видов размножается половым путём, возможны такие способы размножения, как партеногенез и фрагментация, а также чередование перечисленных способов (Didden et al., 1997).



Рис. 1. Представители вида *Enchytraeus buchholzi*, разводимые в качестве корма для рыб. Автор фото – Р. Шмельц.

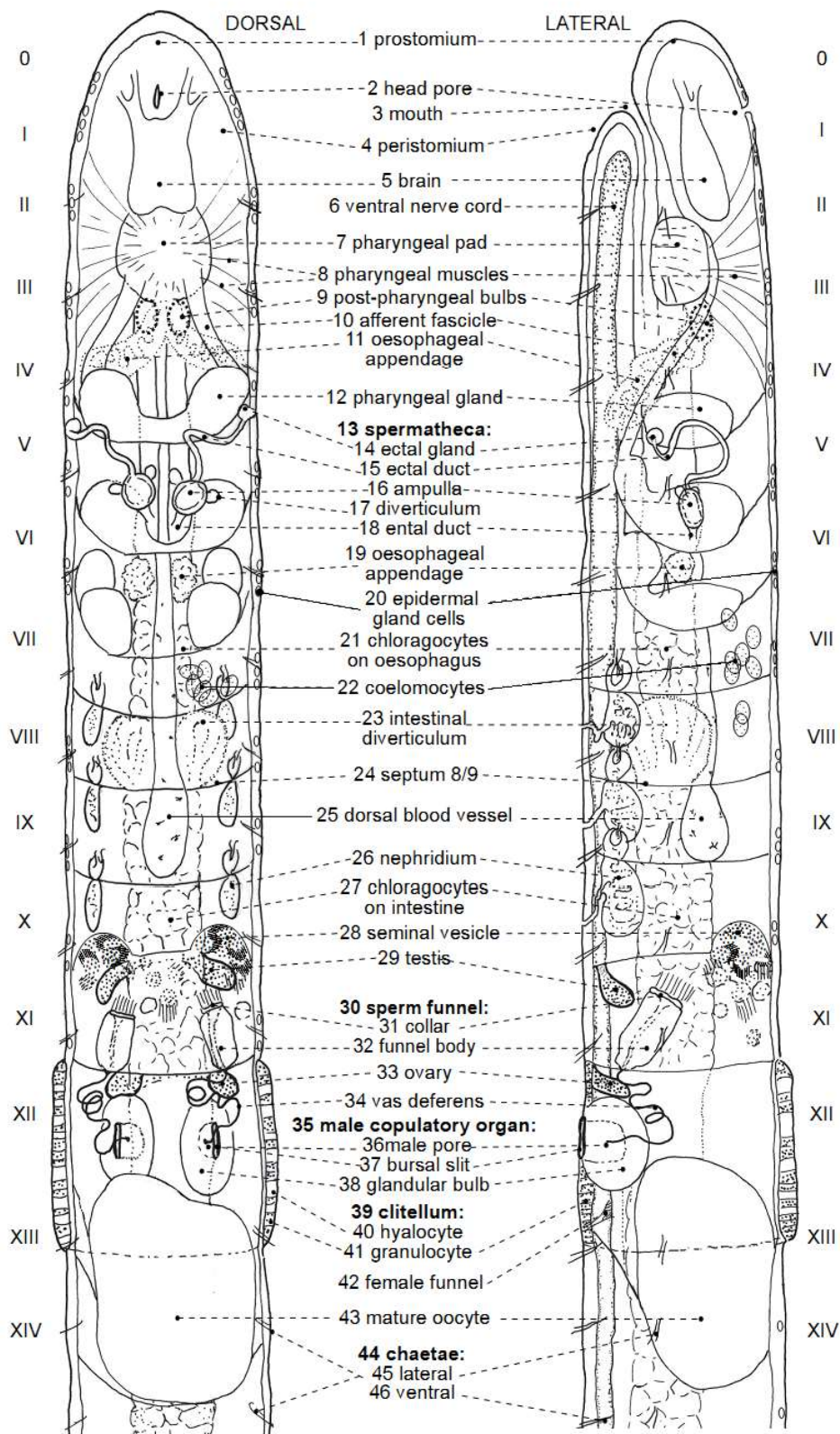


Рис. 2. Обзор анатомии первых 14 сегментов представителей семейства Enchytraeidae. Слева – вид со спины, справа – вид сбоку. Показанные на рисунке черты анатомии представляют несколько возможных вариантов и не

встречаются у одной отдельно взятой особи. 1 – простомуиум, 2 – головная пора, 3 – ротовое отверстие, 4 – перистомуиум, 5 – мозг, 6 – брюшная нервная цепочка, 7 – глоточный карман, 8 – мышцы глотки, 9 – послеглоточные мешки, 10 – афферентный пучок, 11 – придаток пищевода, 12 – септальная железа, 13 – сперматека, 14 – железы у выводного отверстия наружного протока сперматеки, 15 – наружный проток сперматеки, 16 – ампула сперматеки, 17 – дивертикул ампулы сперматеки, 18 – внутренний проток сперматеки, 19 – придаток пищевода, 20 – железистые клетки эпидермиса, 21 – хлорогеновые клетки пищевода, 22 – целомоциты, 23 – кишечный дивертикул, 24 – диссепимент 8/9, 25 – спинной кровеносный сосуд, 26 – нефридий, 27 – хлорогеновые клетки кишечника, 28 – семенные мешки, 29 – семенники, 30 – семенная воронка, 31 – кольцо семенной воронки, 32 – тело семенной воронки, 33 – яичник, 34 – семяпровод, 35 – мужской копуляторный орган: 36 – мужская половая пора, 37 – бурсальная щель, 38 – пениальный бульбус, 39 – поясок, 40 – гиалоцит, 41 – гранулоцит, 42 – яйцевая воронка, 43 – зрелый ооцит, 44 – щетинки: 45 – латеральные, 46 – вентральные (переведено по: Schmelz, Collado, 2010a в соответствии с номенклатурой, принятой в: Чекановская, 1962 и Залеская, 1982 с небольшими дополнениями² в соответствии с: Вестхайде, Ригер, 2008).

² Принятый в работе Залеской (1982) термин «семеприёмник» (или «семяприёмник») ныне широко не используется, и в этой работе автор предпочёл принятое для всех *Oligochaeta* название «сперматека». То же касается термина «надглоточный ганглий», вместо которого в данной работе будет использовано широко распространённое в западной литературе лаконичное понятие «мозг», в последние десятилетия проникающее и в отечественные работы (см., например, Родионова (2004)). Во избежание терминологической путаницы вследствие не установленного до конца функционального назначения (Schmelz, Westheide, 2005) вместо терминов «пептонефридий», «заглоточный пептонефридий» и «слюнная железа» будет использован термин «придаток пищевода». Также вместо терминов «полостная клетка»/«полостное тельце» (Чекановская, 1962) и «лейкоцит» (Залеская, 1982) использован лучше отражающий суть (клетка, взвешенная в целомической жидкости) термин «целомоцит». Некоторые части тела (помечены в подписи к рисунку числами 9, 10, 37) не имеют устоявшегося русскоязычного названия, и в этих случаях автор использовал кальку с английского.

1.2.2. Экология энхитреид

Энхитреиды обитают на всех континентах, являясь, возможно, наиболее широко распространёнными представителями класса Clitellata (Erséus, 2005). Это экологически чрезвычайно пластичная группа: энхитреид можно встретить на территориях с самыми разными природными условиями. Различные виды семейства широко встречаются в почве и в заплесковой зоне на морских побережьях, их можно встретить также в пресных водоёмах и морских наносах (Erséus, Rota, 2003; Boros, 2010), а из специфических местообитаний можно указать снеговой покров ледников, который освоил обитающий на Аляске вид *Mesenchytraeus solifugus* (Hartzell et al., 2005), а также водоёмы, образованные розетками бромелиевых растений (Schmelz et al., 2015).

В почве можно встретить представителей 20 из 35 валидных родов энхитреид (Coleman et al., 2018; Timm, Erséus, 2023). Энхитреиды почвы (почвообитающие энхитреиды), которые будут рассмотрены в этой работе, являются типичными геобионтами, то есть организмами, которые проводят в почве всю жизнь (Бобров и др., 2011). Помимо этого, в Главе 6 данной работы будут затронуты литоральные и амфибийные представители семейства. Литоральные энхитреиды – это группа энхитреид, представители которой распространены на литоралиях морей и крупных пресных водоёмов. На литорали обитают представители одного из крупнейших родов энхитреид, *Lumbricillus*, а также нескольких более мелких родов (Klinth et al., 2022). В качестве амфибийных зачастую указывают те виды энхитреид, которые могут обитать как в почвенных, так и в более обводнённых местообитаниях; различные исследователи включают в эту группу разные виды в зависимости от собственных представлений о том, что можно считать почвой (ср. положение вида *Cognettia glandulosa* в Schmelz, Collado, 2010a и Timm, Vaikre, 2023).

Энхитреиды – важная группа фауны в почвах многих экосистем Земли. На распространение энхитреид влияют как абиотические (влажность, температура, pH среды), так и биотические (пища, конкуренция с другими группами организмов, хищники и паразиты) факторы (Didden, 1991). Представители семейства многочисленны во влажных почвах, а наибольшей численности достигают в относительно кислых почвах с высоким содержанием органического вещества (Wolters, 1988; Killham, 1994; Стриганова, 2003). Показано, что при искусственном уменьшении влажности почвы численность и биомасса энхитреид снижаются, при этом повышение температуры без понижения влажности на численность и биомассу энхитреид никак не влияет (Maraldo et al., 2010). Некоторые авторы (см. van Vliet et al., 1997) считают, что большая численность энхитреид, отмеченная в прохладных и влажных местообитаниях умеренной зоны, связана с лучшей, чем где бы то ни было, изученностью популяций энхитреид на территории стран северной Европы. Однако важность представителей семейства для бореальных экосистем показана не только количественно, но и качественно: в лесах умеренной зоны энхитреиды составляют до 20%, а в тундровых местообитаниях даже около 50% от всей биомассы почвенных животных (Peterson, Luxton, 1982). По некоторым данным, наибольшего таксономического разнообразия энхитреиды также достигают в тундровых экосистемах (Christensen, Dózsa-Farkas, 1999, 2005). Представители этого семейства избегают сухих местообитаний, поэтому в аридных районах их численность и таксономическое разнообразие невелико, либо они вовсе отсутствуют (Degtyarev et al., 2022). Давно известно о нулевой численности энхитреид в сухих степях и полупустынях (Чернов, 1975). В травянистых сообществах численность энхитреид в целом меньше, чем в лесных, причём в травянистых сообществах значение этого показателя уменьшается с увеличением сухости почвы (Криволицкий и др., 1985).

Большинство энхитреид обитает в среде со значениями pH от слабокислых до щелочных, однако, некоторые виды, например, *Cognettia sphagnetorum* s.l. (Veydovsky, 1878), предпочитают кислую среду (или, по крайней мере, терпимы к ней) (Walters, 1988), и даже могут доминировать в почвенной мезофауне в кислых местообитаниях – возможно, благодаря отсутствию конкурентов среди других групп животных (Didden, 1991). В кислых лесных почвах умеренных широт энхитреиды отчасти замещают дождевых червей (Killham, 1994), показывая численность около 20 тыс. экз. на м² (Bengtsson, Rundgren, 1982), а иногда демонстрируя аномально высокую плотность (вплоть до 300 тыс. экз. на м² в хвойных лесах) (Persson et al., 1980). В ненарушенных местообитаниях наибольшей численности представители этого семейства достигают в верхнем слое почвы (Peachey, 1963; Hendrix et al., 1986). На умеренно обрабатываемых полях максимальная численность энхитреид также приходится на верхние 5 см почвенного профиля (Górny, 1984; van Vliet et al., 1995), а на землях, постоянно подвергающихся вспахиванию, энхитреиды равномерно распределены по верхним 40 см почвы (Didden, 1991); в среднем же подавляющее большинство видов энхитреид встречается в верхних 10–20 см почвенного профиля (Timm, 2012). Возникающая иногда вертикальная инверсия их численности, при которой большинство червей можно обнаружить в нижних горизонтах, может быть связана с вертикальной миграцией, возникающей как механизм защиты при промерзании либо пересыхании верхних горизонтов почвы (Nurminen, 1967; Springett et al., 1970). При этом многие виды энхитреид, обитающих в почвенных горизонтах ниже подстилочного, не подвержены влиянию колебаний температуры и влажности даже в умеренной климатической зоне (Didden, de Fluiter, 1998). Благодаря тому, что энхитреиды в силу своего размера используют для передвижения пространство между частичками почвы, для них наиболее благоприятны рыхлые почвы (Didden et al., 1997).

Энхитреиды в сельскохозяйственных экосистемах

Изучение функциональной важности энхитреид в сельскохозяйственных экосистемах началось ещё в девятнадцатом веке (Stoklasa, 1897) и стало систематическим в середине двадцатого (Kasprzak, 1982). В сельскохозяйственных экосистемах энхитреиды играют столь же заметную роль в регулировании потоков энергии и питательных веществ, как и в естественных (Didden, 1991; Römbke et al., 2017)

Популяции энхитреид подвержены влиянию различных типов сельхозобработки земель, особенно таких, которые влияют на количество и распределение органического вещества в почве (Didden, 1991). Было многократно продемонстрировано, что количество и качество органики, поступающей в почву, влияет на численность, биомассу и активность энхитреид (Kleyer, Babel, 1984; Lagerlöf, Andren, 1985; Nakamura, 1988). Тип выращиваемой культуры также имеет важное значение для размера и состава популяций энхитреид на сельскохозяйственных угодьях (Ryl, 1980; Lagerlöf et al., 1989). В последние несколько десятилетий значительно возрос интерес к роли энхитреид как важных (особенно благодаря влаголюбивости представителей семейства) компонентов детритных пищевых сетей на заливаемых водой рисовых полях (Karnatak et al., 2007). Было показано, что энхитреиды являются одной из доминирующих групп мезофауны в затопленных почвах в период рисового производства, так как они приспособлены к водной среде и хорошо переносят низкое содержание растворённого кислорода (Simpson et al., 1993; Lavelle et al., 1997; Widyastuti, 2002).

Энхитреиды в условиях близости моря

Литоральные энхитреиды – давний объект изучения (Tynen, 1972; Christensen, Glenner, 2010), который не обошли вниманием отечественные учёные (Зверева и др., 2012). Хотя почвообитающие и литоральные представители семейства принципиально не различаются по морфологическому строению, обычно они фигурируют в различных научных

работах, соответственно почвенно-зоологических и гидробиологических (Schmelz, Collado, 2010a), соединяясь только для проведения филогенетических построений. Литоральные энхитреиды привлекают внимание почвенных зоологов и экологов при случайном заносе в почву, а в редких случаях, когда на одной территории исследуются и почвообитающие, и литоральные виды (например, Бызова и др., 1986), авторы ограничиваются их противопоставлением. Исследований о влиянии близости моря на почвообитающих энхитреид не проводилось.

Функциональная роль энхитреид в экосистемах

Роль энхитреид в экосистемах всё ещё сравнительно мало изучена (Lian et al., 2011; Potapov et al., 2022). Благодаря высокому содержанию питательных веществ в тканях, представители семейства могут играть важную роль в обороте питательных веществ в почве (Pokarzhevskij et al., 1989). Большинство видов энхитреид являются в той или иной мере сапрофагами (Schlaghamerský, Krawczynski, 2015), некоторые питаются микроводорослями (Goodman, 1971; Murakami et al., 2015), микроскопическими грибами (Hedlund, Augustsson, 1995; Larsen et al., 2016b), бактериями (Larsen et al., 2016a) и остатками животных (Gajda et al., 2017), причём важность каждого объекта питания не только варьирует от вида к виду, но и зависит от условий среды (Didden, 1991; Brussaard et al., 2012). Выдвигались предположения, что некоторые виды энхитреид способны активно охотиться на нематод (Dash, 1973), однако возможно, что нематоды оказываются в их пищеварительной системе случайно, вместе с частичками почвы (Gajda et al., 2017). Представления о том, что энхитреиды могут наносить вред растениям, питаясь их живыми частями, ошибочны (Gajda et al., 2017).

С экосистемной точки зрения энхитреиды являются важными редуцентами (Jänsch et al., 2005). Они могут влиять на процессы разложения в почве, измельчая органику и смешивая её с почвенными частицами, избирательно поедая определённые микроорганизмы и разнося споры (Ponge,

1984; Toutain, 1987; Puppe et al., 2012). Энхитреиды также оказывают воздействие на структуру почвы благодаря их высокой роющей активности (van Vliet et al., 1993), формированию фекалий (Marinissen, Didden, 1997) и большому количеству минеральных частиц, которое эти черви переносят в кишечнике, поглощая вместе с пищей (Babel, 1968), либо на поверхности тела (Ponge, 1984). Энхитреиды могут изменять порозность почвы, расширяя или сужая существующие поры, а также создавая новые. Тем самым они влияют на гидропроводность почвы, увеличивая её (van Vliet et al., 1993).

Естественными врагами энхитреид являются некоторые хищные нематоды (Nematoda), губоногие многоножки (Chilopoda), взрослые особи жуужелиц (Carabidae) (Didden, 1991) и мухи-зеленушки (Dolichopodidae) (Ulrich, Schmelz, 2001). Гамазовые клещи (Gamasoidea) могут питаться энхитреидами (Didden, 1991), но значимого влияния на их численность не оказывают (Huhta et al., 1998). Останки энхитреид были также обнаружены в содержимом кишечника личинок мух-бикасниц (Rhagionidae) и жуков-щелкунов (Elateridae). Из паразитов в организме энхитреид наиболее часто можно встретить представителей простейших (Protozoa). К сожалению, нет данных о степени влияния паразитов на популяции энхитреид (Didden, 1991).

Популяциям энхитреид свойственна сезонная динамика. Разница в значениях плотности населения энхитреид, полученных в течение одного сезона, может быть более чем десятикратной (O'Connor, 1967). Сезонная динамика отличается большой географической вариативностью: так, В. Дидден (Didden et al., 1997) указывал, что в умеренной климатической зоне наблюдается два максимума численности представителей семейства (поздней весной и осенью) и два минимума – летом и зимой. Схожие данные ранее приводил Дж. Пичи (Peachey, 1962), указывая, впрочем, что во влажных местообитаниях наблюдается один пик численности, который приходится на позднее лето – раннюю осень. По данным Х. Лундквист (Lundkvist, 1981), в сосновом лесу в центральной Швеции с рН почвы 4,3 наибольшая численность

энхитреид (около 23000 экз./м²) приходится на июль-август и середину зимы, а наименьшая (около 10000 экз./м²) – на весну и раннее лето. При этом процентное соотношение численности отдельных видов энхитреид в конкретном месте практически не меняется от месяца к месяцу (Abrahamsen, Thompson, 1979). Кратковременную засуху, также, как и период промораживания почвы, популяции энхитреид могут пережить в виде коконов (Bauer, 2002). У некоторых видов энхитреид даже взрослые особи способны переносить в живом виде отрицательные температуры почвы, не прибегая к вертикальной миграции (Lundkvist, 1982).

1.2.3. Биогеография энхитреид

О биогеографии энхитреид на настоящий момент известно достаточно мало. Исследователи фауны энхитреид уделяют мало внимания биогеографическим аспектам, ограничиваясь для места сбора почвенных образцов лишь указанием типа растительности и географических координат. Такой подход не позволяет определить ни степень нарушенности биотопа, в котором взяты пробы, ни его типичность и распространённость в регионе исследований. Энхитреиды чутко реагируют на влажность и кислотность почвы, поэтому для изучения их биогеографии крайне важно отбирать пробы в типичных местообитаниях, поскольку только так можно понять географические закономерности в распространении отдельных таксонов этого семейства.

Влияние историко-географических факторов на энхитреид проследить достаточно сложно из-за малого количества данных, однако многие полезные для данного исследования выводы уже были сделаны в отношении близких родственников (Erséus et al., 2020) энхитреид – дождевых червей (Annelida, Clitellata, Lumbricidae).

Специальных исследований биогеографии энхитреид долгое время не проводилось. М. Нурминен (Nurminen, 1973a, 1973b) одним из первых обратил внимание на сходство фаун энхитреид в различных регионах Голарктики, в

дальнейшем его выводы получили подтверждение (Lohm, 1979). Чуть позднее было показано своеобразие фауны энхитреид в Берингии (Piper et al., 1982; Christensen, Dózsa-Farkas, 1999), где энхитреиды рода *Mesenchytraeus* Eisen, 1878 отчасти занимают экологическую нишу дождевых червей. Известны эндемичные неотропические рода энхитреид (Römbke, 2007). На данный момент единственное специальное биогеографическое исследование этого семейства вышло в 1992 г. (Römbke, 1992). В этой работе Й. Рёмбке выделил группы видов энхитреид, типичные для северо-восточной Европы и Арктики, а также для «умеренных зон» Европы. В этой же работе были предложены факторы, которые могут влиять на фауну энхитреид: климат, конкуренция с другими видами, предпочитаемая растительность и эдафические условия, геологическая история (например, ледниковые рефугиумы). Й. Рёмбке также обратил внимание на нехватку материала по биогеографии и экологии энхитреид и предложил изучить эти аспекты в странах, где представители семейства изучены мало. К сожалению, в большинстве более поздних работ, посвящённых как раз таким странам-«белым пятнам», экологическому и биогеографическому аспектам уделено очень мало внимания (см. Rota, 1995; Wang et al., 1999). Несколько работ, в которых экологические условия и географический фактор распределения энхитреид описаны достаточно хорошо (см. Rota, Healy, 1999; Schmelz, Collado, 2003), концентрируются в большей степени на таксономических аспектах и описывают биогеографические факторы постфактум, не учитывая их при составлении плана работы. В биогеографической по своей сути работе, посвящённой заселению энхитреидами постгляциальных территорий, местообитания, в которых были отобраны пробы, не описаны вообще (см. Christensen, Dózsa-Farkas, 2005). Исследователи других групп почвенной фауны неоднократно отмечали, что учёные стремятся открыть как можно больше новых для науки видов, поэтому зачастую производят отбор проб в нетипичных местообитаниях (Перель, 1979). Это замечание справедливо и для энхитреид. В данной работе автор постарается минимизировать вышеописанные

недостатки и сделать диссертацию как можно более биогеографичной, для чего применена биомная концепция.

1.3. Применение биомной концепции в исследовании почвенной фауны

Закономерности ландшафтно-зонального уровня пространственной (географической) организации почвенных организмов давно находятся под пристальным вниманием зоологов (Бобров и др., 2011). Изучение и классификация биологических сообществ в исследованиях, затрагивающих географический аспект, нуждаются в организационной схеме. Подобную схему способна предоставить концепция биомной (экосистемной) организации биосферы Г. Вальтера и С. Брекля (Walter, Breckle, 1991), которые предложили классификацию экосистем на разных уровнях дифференциации биотического покрова. В данной классификации биосфера подразделяется (не считая азональных экосистем) на зонобиомы и оробииомы I-го порядка, которые, в свою очередь, включают в себя ряд взаимосвязанных, меньших по размеру экосистем: биомов регионального уровня (в случае зонобиомов) и региональных оробииомов (в случае с оробииомами I-го порядка) (Огуреева и др., 2004).

До настоящего исследования биомная концепция применительно к географии и распределению энхитреид не использовалась. Однако применимость биомного подхода показана для многих групп почвенных животных, в том числе представителей мезофауны (Potapov et al., 2020). В данной диссертации будет использовано биомное деление, представленное на карте «Биомы России» (2015).

Использование биомного подхода позволяет корректно использовать устоявшееся представления о широтной зональности (так как все границы

равнинных биомов не выходят за границы природных зон), при этом делает возможным применение информации, собранной авторами карты биомов для каждого регионального биома в отдельности. Также более дробное, биомное деление лучше применимо в контексте фауны, поскольку зачастую ареал рода имеет отчётливо зональное простирание, но каждый вид ограничен одним районом (Чернов, 1975). Стоит также учитывать, что строгое соответствие границ ареалов границам зон – редкое явление. В большинстве случаев вид встречается и за их пределами, где предпочитает экстразональные местообитания (Чернов, 1975). Поэтому для того, чтобы выяснить зональную и биомную приуроченность отдельных видов, необходимо точно следовать биомной концепции, которая предоставляет указания на наиболее типичные для каждого биома местообитания. Таким образом можно избежать искусственного включения в список характерной для биома фауны тех видов, что могут быть обнаружены в экстразональных местообитаниях.

В литературе отмечалось, что при экологических исследованиях, затрагивающих конкретный фактор (в данном случае – фактор биома), экспериментальный ряд местообитаний не обязан строго следовать широтным или долготным параметрам (Wilson, Mohler, 1983). С точки зрения данной работы это позволило отбирать пробы на расположенных внутри каждого конкретного регионального биома площадках, максимально соответствующих описанию этого биома, не привязываясь к каким-либо установленным заранее географическим координатам.

Европейская часть России, большую часть которой занимает Русская равнина, является хорошей природной моделью для исследования пространственной динамики биотических сообществ в градиенте географических факторов (Бобров и др., 2011). Свою роль в этом играют преимущественно равнинный характер местности, континентальность климата (и, соответственно, чёткий широтный характер расположения

природных зон) и относительная малонарушенность большей части территории.

По аналогии с широко используемым в почвенной зоологии терминами «люмбрикофауна» (Перель, 1979; Гераскина, 2015) и «акарофауна» (Ковалевская и др., 2014), в данной работе введено понятие «энхитреофауна». И люмбрикофауна, и акарофауна – чрезвычайно широкие понятия, включающие в себя не только видовой состав организмов конкретного таксона (дождевых червей и клещей соответственно), но и структуру фауны (деление видов на доминирующие, обычные, редкие и проч.). Кроме того, географическая привязка понятий «люмбрикофауна» и «акарофауна» также не ограничена, и исследователи пишут о фаунах крупных регионов, мелких географических областей и даже конкретных типов местообитаний. Автор данной работы предлагает подобным образом использовать термин «энхитреофауна» (или «фауна энхитреид» в широком значении «таксономический состав и структура фауны представителей семейства Enchytraeidae на конкретном территориальном выделе либо в конкретном типе местообитания»). В последующих главах пойдёт речь как об энхитреофауне европейской части России в целом, так и об энхитреофауне отдельных её частей, а также о фаунах энхитреид различных региональных биомов. Стоит также оговориться, что под энхитреофауной регионального биома можно понимать совокупность всех видов энхитреид, которые можно встретить на всей территории данного биома, однако большой акцент будет сделан именно на характерных для каждого регионального биома видах, встречающихся в наиболее типичных местообитаниях.

1.4. Методы отбора проб и экстракции энхитреид

При почвенно-зоологических исследованиях обычно применяют методы прямого учёта, которые позволяют определить численность почвенных животных во всём заселённом ими объёме почвы (до глубины встречаемости),

рассчитанную на 1 м² (см., например, Didden, 1991). Наиболее часто применяется метод послойной выкопки и разборки проб почвы, при котором пробы разбирают вручную, сортируя животных по таксономическим группам. Таким образом, зачастую в комплексных исследованиях почвенной фауны энхитреиды учитываются теми же методами, что и более крупные животные, что приводит к многократному занижению их численности, так как лишь некоторые представители семейства хорошо заметны невооружённым глазом. Например, для дубрав Шипова леса (Воронежская область) при ручном разборе почвенных проб указана численность энхитреид в 1,2 экз./м² (Всеволодова-Перель и др., 1995), хотя реальная численность на несколько порядков выше (вплоть до 15000 экз./м², собственные данные). Единицы и десятки экземпляров энхитреид на м² указываются для тайги Западной Сибири (Стриганова, Порядина, 2005), хотя именно в таёжных местообитаниях численность энхитреид достигает наибольших значений (Killham, 1994). Кроме занижения численности представителей семейства, метод ручной разборки проб плох тем, что занимает неоправданно много времени. Поэтому численность представителей этого семейства необходимо учитывать особыми методами (Гиляров, 1975с).

Для последующей экстракции энхитреид почву отдельно из каждой пробы и слоя (если проводилась послойная разборка почвы) помещают в мешочки и снабжают этикеткой с указанием номера пробы и, если необходимо, номера слоя. Пробы почвы, из которых предполагается экстрагировать энхитреид, требуют большой осторожности в обращении, поскольку эти животные крайне чувствительны к механическим повреждениям (Górny, Grüm, 1993).

Иногда энхитреид экстрагируют в полевых условиях при помощи портативного электора, являющегося модификацией аппарата, предложенного Ф. Б. О'Коннором (O'Connor, 1957). Так можно, во-первых, сразу понять, в каких типах почв наблюдается наибольшая численность

энхитреид, а, во-вторых, избежать транспортировки больших объёмов почвенных образцов (Healy, Rota, 1992). Однако на практике экстрагировать червей в полевых условиях выгодно лишь при проведении исключительно фаунистических исследований, поскольку при изучении биогеографии энхитреид важны любые местообитания, включая те, где численность представителей семейства низкая или даже нулевая. Транспортировка почвенных образцов не причиняет существенных неудобств, когда осуществляется в границах одного государства, к тому же, в почве энхитреиды дольше остаются живыми. Таким образом, для биогеографических исследований на европейской части России желательно использовать расположенный в специально оборудованной лаборатории стационарный эклектор.

Для транспортировки на автомобиле пробы почвы обычно помещают в охлаждённую изнутри при помощи аккумуляторов холода термосумку, а затем, в целях сохранения червей для последующей выгонки, в холодильник при температуре 6–8 °С.

Существует два общепринятых метода экстракции энхитреид из почвы для последующей оценки их численности, биомассы и видового состава.

Метод Й. Рёмбке (Römbke, 1995) состоит в том, что отобранный образец почвы помещают на сито, которое опускают в таз так, чтобы оно не касалось дна. Затем образец почвы осторожно разминают руками, а таз заполняют водой так, чтобы покрыть образец полностью. Для того, чтобы экстрагировать максимум (около 90%) энхитреид, образцы почвы выдерживают при температуре воды не более $12 \pm 2^\circ\text{C}$ 4–7 дней (образцы подстилки – 1–2 дня). По окончании экстракции сита с почвой удаляют, а воду осторожно сливают – так, чтобы над образовавшимся осадком осталось 5–10 мм воды. Осадок взмучивают, и суспензию переносят в чашки Петри. После того, как муть осядет, энхитреид отбирают скарификаторами, булавками или пипетками Эппендорфа, и помещают в маленькие сосуды или чашки Петри. Определение

энхитреид лучше всего проводить на живом материале (при фиксации в спиртовом растворе они теряют некоторые морфологические признаки), поэтому желательно сделать это сразу после экстракции, так как животные гибнут в воде через несколько дней даже при содержании в холодильнике (Зайцев, Покаржевский, 2003; Schmelz, Collado, 2010a). Для обездвиживания энхитреид с помощью CO₂ в целях более удобного определения можно помещать их на предметное стекло в каплю слабогазированной минеральной воды (Зайцев, Покаржевский, 2003).

Метод О'Коннора используется шире, так как обеспечивает немного более высокую эффективность (но не более 90% (Abrahamsen, 1972)) при экстракции энхитреид из проб, взятых в некоторых типах почв (O'Connor, 1962; Peachey, 1962). Однако этот метод требует лучшего технического оснащения (O'Connor, 1955, цит. по: Górný, Grüm, 1993) (Рис. 3). Воронку с помещённым в неё пластиковым ситом устанавливают в штатив. В носик воронки вставляют трубку, к которой с другого конца прикрепляют пробирку. Почвенный образец кладут на сито, распределяя его до верхнего края воронки, после чего заливают холодной водопроводной водой. Над образцом располагают лампу, включаемую через реостат примерно на четверть мощности. Через полчаса мощность увеличивают до половины, ещё через полчаса – до $\frac{3}{4}$, и ещё через полчаса – до полной мощности. Под включённой на полную мощность лампой образец выдерживают ещё час. После экстракции пробирку вынимают и до идентификации червей хранят в штативе в холодильнике. Медленное увеличение мощности необходимо для того, чтобы энхитреиды не погибли в пробе из-за резкого увеличения температуры (Зайцев, Покаржевский, 2003).



Рис. 3. Программируемый эклектор, использующийся для экстракции энхитреид методом О'Коннора в Шведском университете сельскохозяйственных наук (г. Уппсала). Фото: И. Горшкова.

Глава 2. Физико-географическая характеристика европейской части России

Термин «европейская часть России» является во многом искусственным, поскольку европейская часть России не представляет собой единую в географическом, ландшафтном или каком-либо ином природном отношении территорию. Под европейской частью (или европейской территорией) России в этой работе будет пониматься территория Российской Федерации от её границ с Норвегией, Финляндией, странами Балтии, Белоруссией и Украиной до Уральских гор и от островов Северного Ледовитого океана до границ с кавказскими странами и Казахстаном (включая земли к югу от Кума-Манычской впадины). Основную часть обозначенной территории занимает Русская равнина, сменяющаяся на севере складчатыми образованиями Балтийского щита, на востоке – предгорьями Урала, на юге – Кума-Манычской впадиной, за которой расположены горные системы Крыма и Малого Кавказа.

Русская, или Восточно-Европейская, равнина – одна из наиболее протяжённых равнин мира. Она состоит из возвышенностей в 200–300 м над уровнем моря, перемежающихся низменностями с руслами крупных рек. Климат на территории Русской равнины неоднороден, что обусловлено как большой протяжённостью территории, так и влиянием Атлантики и Северного Ледовитого океана. Средняя температура января составляет от -4°C в Калининградской области до -20°C на северо-востоке Предуралья. Средняя температура июля меняется на территории равнины от 8°C на севере до 24°C на прикаспийской низменности. Коэффициент увлажнения меняется в градиенте от 0,35 в остепнённых пустынях Прикаспийской низменности до 1,33 в тундрах Печорской низменности (Раковская, Давыдова, 2001). На территории Русской равнины ярко выражена природная зональность, причём

во всех природных зонах также проявляется секторность: континентальность климата увеличивается с запада на восток.

В тундровой зоне Русской равнины наиболее распространены тундровые глеевые почвы, в зонах хвойных и смешанных лесов – глееподзолистые, типичные подзолистые, дерново-подзолистые (с севера на юг); в широколиственно-лесной зоне – серые лесные почвы, в степях – различные варианты чернозёмов, сменяющиеся к юго-востоку каштановыми и бурыми пустынно-степными почвами, а также солонцами и солончаками. Растительность Русской равнины благодаря развитой широтной зональности отличается высоким разнообразием. Здесь представлена растительность тундровой, таёжной, широколиственно-лесной, степной и пустынной природных зон (Карта «Зоны и типы поясности...», 1999). На территории Русской равнины согласно биомной концепции выделяются соответствующие пяти упомянутым природным зонам шесть зонобиомов: тундровый, таёжный, гемибореальный, широколиственно-лесной, степной и пустынный (Огуреева и др., 2020).

Одна из территорий европейской части России, не относящихся к Русской равнине – это Карелия с Кольским полуостровом. Расположенные на северо-западе Российской Федерации, они представляют собой наиболее восточную часть Фенноскандии. В западной части Кольского полуострова расположены горные массивы, достигающие 900–1000 м высоты. Для востока Кольского полуострова характерен волнистый, но менее возвышенный рельеф. Карелия же имеет пересечённый рельеф со множеством небольших возвышенностей (до 650 м) и локальных понижений. Средняя температура января составляет от -13°C во внутренних районах Кольского полуострова до -6°C на севере полуострова Рыбачий, что объясняется явлением тёплых течений. Средняя температура июля составляет от 8°C на побережье Кольского полуострова до 17°C на юге Карелии (Мильков, Гвоздецкий, 1986). В биомной концепции своеобразие Карелии и Кольского полуострова проявляется в выделении

Кольско-Карельского гипоарктического биома и рассмотрении Хибин как части Хибинско-Североуральского гипоарктическо-таёжного биома (см. карту «Биомы России», 2015).

Вторая подобная территория – Северный Кавказ. Расположенный на юге европейской территории России, этот регион в основном состоит из северного склона горной системы Большого Кавказа (до реки Самур на востоке), а также небольшого участка юго-западного склона Кавказских гор (вдоль Черноморского побережья). Горы Большого Кавказа достигают высоты более 5000 м. Средняя температура января составляет от -14°C в высокогорных районах до $6,1^{\circ}\text{C}$ в районе Сочи. Средняя температура июля составляет от $1,4^{\circ}\text{C}$ на Эльбрусе до 25°C в восточном Предкавказье (Мильков, Гвоздецкий, 1986). Своеобразие Северного Кавказа проявляется в выделении на его территории пяти различных горных биомов («Биомы России», 2015).

На облик европейской части России наложили сильный отпечаток четвертичные оледенения. Наиболее мощное из них, днепровское, длившееся с 300 по 250 тыс. лет назад, доходило на юге до территории современной Волгоградской области, а на востоке покрывало Уральские горы от Полярного Урала до 60 градусов северной широты. Вслед за днепровским оледенением последовало несколько менее мощных (Антонов и др., 2004). Эти оледенения полностью уничтожали фауну беспозвоночных на занимаемых ими территориях (Стриганова, 2002), а значит, фауна энхитреид почти на всей Русской равнине (и, таким образом, на большей части европейской части России) состоит из пришлых видов, мигрировавших с других территорий в постгляциальный период. Для родственных энхитреидам дождевых червей отсутствие эндемичных видов севернее границы оледенения было показано ещё классиком аннелидологии Л. Черносвитовым (Černosvitov, 1935).

На европейской территории России есть несколько регионов, которые не были затронуты оледенением, и на которых теоретически могут встретиться эндемичные виды энхитреид. Кавказ – известный очаг эндемизма, что связано

с существованием некогда пролива на месте Кума-Манычской впадины. Два эндемичных вида дождевых червей известны из Крыма и Малого Кавказа, входящих в территорию данного исследования (Перель, 1979). На Урале также есть несколько эндемичных видов дождевых червей, причём там, в отличие от Кавказа, они доминируют. Ареалы некоторых эндемичных видов дождевых червей выходят и за пределы Урала и Предуралья: на запад до бассейна Хопра и даже до Северского Донца (Перель, 1979). Таким образом, можно было бы ожидать на вышеуказанных территориях наличия эндемичных видов энхитреид либо их обособленных популяций.

Глава 3. Материал и методы исследований

3.1. Схема отбора материалов исследования

3.1.1. Источники данных

Литературные данные. Для составления фаунистического списка почвообитающих энхитреид европейской части России были использованы, помимо собственных данных, также и данные о находках различных видов энхитреид на территории европейской части России, полученные из литературных источников. Наиболее полными (и единственными) отечественными работами по энхитреофауне европейской части России, в которых проводилось определение почвообитающих энхитреид с точностью до вида, являются «Фауна энхитреид (Oligochaeta, Enchytraeidae) Московской области» (Залесская, 1982) и «Почвенные беспозвоночные беломорских островов Кандалакшского заповедника» (Бызова и др., 1986). Данные о фауне энхитреид также есть для Калининградской (Michaelsen, 1889, по: Залесская, 1982) и Ростовской (Nurminen, 1980; Залесская, 1982) областей, Ненецкого автономного округа (Christensen, Dózsa-Farkas, 1999). Известен также ряд отдельных находок энхитреид из Владимирской, Ивановской и Ленинградской областей (Залесская, 1982).

Собственные данные. Пробы почвы для последующей экстракции энхитреид были отобраны в период с 2016 по 2022 г.

3.1.2. Отбор проб для исследования фауны

В целях исследования энхитреофауны европейской части России и выявления факторов географического распределения почвообитающих видов энхитреид европейской части России были отобраны почвенные пробы в 193 точках (Рис. 4; Таблица 1). Точки исследований расположены во всех зонобиомах европейской части России: тундровом, бореальных лесов (таёжном), 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 европейской части России (согласно карте «Биомы России» (2015) и пояснительной записке к ней (Огуреева и др., 2020)). Более дробное деление зонобиомов на региональные биомы позволяет корректно использовать устоявшееся представления 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 биомах европейской части России, но и в оробيوмах (горных биомах). Оробиомы формально не входят в состав зонобиомов, а группируются в т.н. оробиомы I-го порядка (Огуреева и др., 2020), среди которых на территории европейской части России представлены бореальный и неморальный. Поскольку мы отбирали пробы лишь в нижних высотных поясах, растительность в которых совпадает с зональной (подробнее см. ниже), то в данной работе мы включили оробиомы в классификацию, принятую для равнинных биомов. Общий список исследованных региональных биомов (далее – биомов) и зонобиомов, в которые они входят, а также число точек исследований в каждом из биомов (в т.ч. пересчитанное на площадь территории каждого биома) см. в таблице 2. В дальнейшем в данной работе биомы будут фигурировать под номерами, указанными в вышеупомянутой таблице.

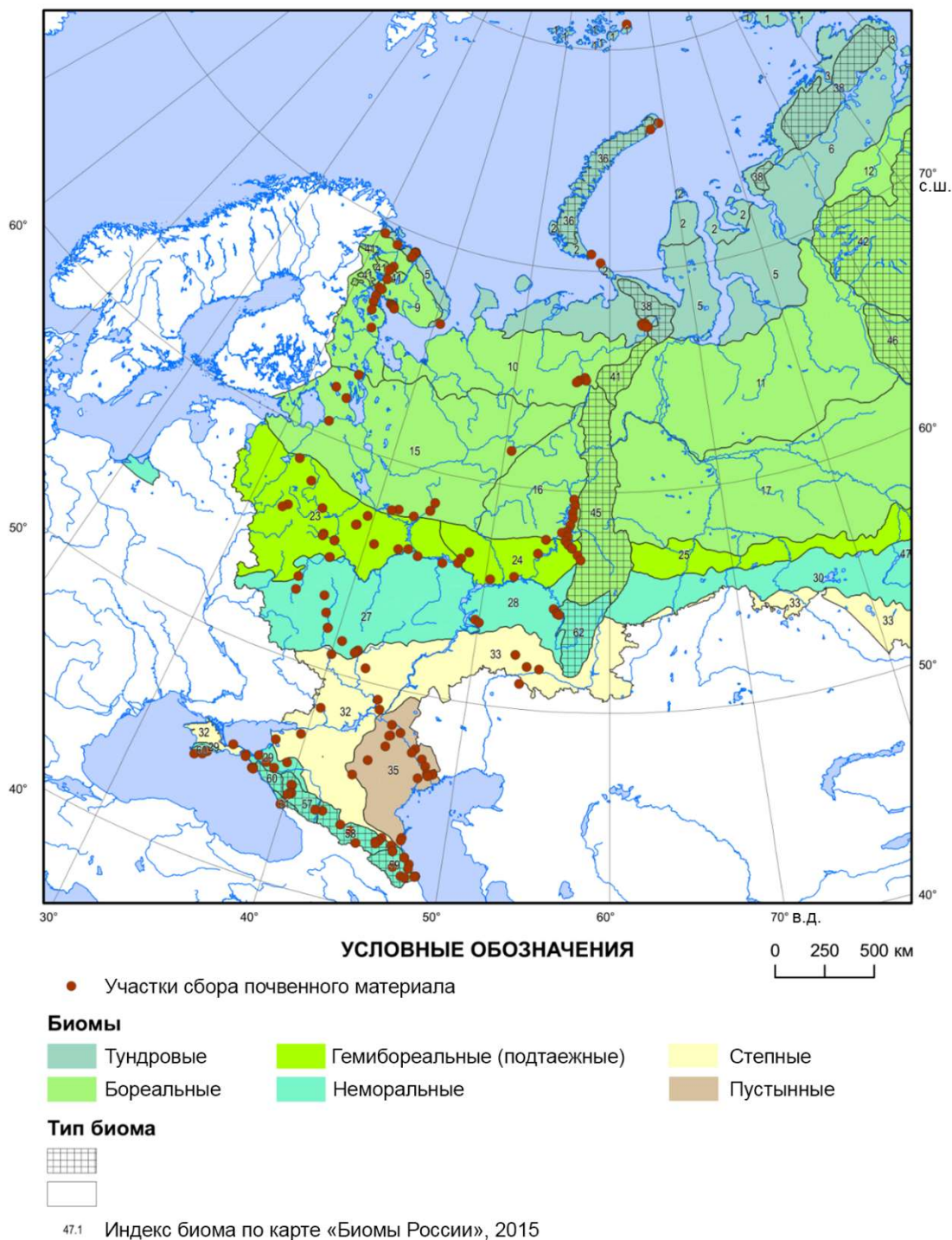


Рис. 4. Схема точек отбора проб для исследования энхитреофауны европейской части России. Карта-основа – «Биомы России» (2015). Выполнена А. Терской.

Таблица 1. Точки отбора проб для исследования энхитреофауны европейской части России.

№ точки	Регион	°СШ	°ВД	Дата	№ биома	Краткое описание растительности ³
1	Архангельская обл.	81,12895	64,23285	15.06.2021	1	полярная пустыня, отдельные участки мха и лишайника
2	Архангельская обл.	76,55673	68,81523	15.07.2022	1	полярная пустыня, отдельные участки мха и лишайника
3	Архангельская обл.	76,32499	67,27289	15.07.2022	1	полярная пустыня, отдельные участки мха и лишайника
4	Архангельская обл.	70,75583	57,52075	03.08.2022	2	арктическая тундра
5	Архангельская обл.	70,36490	58,78800	04.08.2022	2	арктическая тундра
6	Мурманская обл.	69,46175	30,67600	09.08.2020	5	тундра моховая типичная
7	Мурманская обл.	69,20367	35,10202	08.08.2020	5	гипарктическая тундра
8	Мурманская обл.	69,20083	35,08140	08.08.2020	5	гипарктическая тундра
9	Мурманская обл.	69,19136	32,67429	15.10.2019	5	гипарктическая тундра
10	Мурманская обл.	69,18154	35,19294	09.08.2020	5	гипарктическая тундра
11	Мурманская обл.	69,17962	35,19477	09.08.2020	5	гипарктическая тундра
12	Мурманская обл.	69,17708	35,18524	08.08.2020	5	гипарктическая тундра
13	Мурманская обл.	69,17527	35,17940	08.08.2020	5	гипарктическая тундра
14	Мурманская обл.	69,16798	35,16715	08.08.2020	5	гипарктическая тундра
15	Мурманская обл.	69,13949	35,06564	10.08.2020	5	гипарктическая тундра
16	Мурманская обл.	69,12941	35,12539	10.08.2020	5	гипарктическая тундра
17	Мурманская обл.	68,94486	34,94003	11.08.2020	5	гипарктическая тундра
18	Мурманская обл.	68,22255	33,31889	17.09.2019	9	сосновый лес
19	Мурманская обл.	68,05900	33,06893	17.09.2019	9	сосновый лес

³ Дано с различной степенью точности из-за того, что пробы были отобраны различными сборщиками

20	Мурманская обл.	67,96840	32,93040	10.08.2020	9	берёзово-сосновый багульниково-черничный лес
21	Республика Коми	67,60266	64,14282	21.07.2023	5	гипарктическая тундра
22	Мурманская обл.	67,58840	33,19121	17.09.2019	41	северная тайга
23	Республика Коми	67,57894	63,73243	21.07.2023	5	гипарктическая тундра
24	Республика Коми	67,51036	63,84686	21.07.2023	5	гипарктическая тундра
25	Республика Коми	67,45328	64,45084	21.07.2023	5	гипарктическая тундра
26	Республика Коми	67,44333	64,23723	21.07.2023	5	гипарктическая тундра
27	Мурманская обл.	67,10001	32,69250	02.08.2020	41	северная тайга
28	Мурманская обл.	67,08075	33,08004	10.08.2020	41	сосновый с берёзой и осиной черничный лес
29	Мурманская обл.	66,70289	32,74970	17.09.2019	9	сосновый лес/болото
30	Мурманская обл.	66,61640	34,67305	20.09.2019	9	лес сосновый с елью
31	Мурманская обл.	66,60334	34,76110	12.08.2020	9	северная тайга
32	Мурманская обл.	66,59817	34,96619	12.08.2020	9	северная тайга
33	Мурманская обл.	66,59615	34,89398	12.08.2020	9	северная тайга
34	Мурманская обл.	66,57795	34,95372	12.08.2020	9	северная тайга
35	Мурманская обл.	66,55531	35,00687	12.08.2020	9	северная тайга
36	Мурманская обл.	66,54989	35,01684	12.08.2020	9	северная тайга
37	Мурманская обл.	66,50108	35,16286	12.08.2020	9	северная тайга
38	Мурманская обл.	66,49060	40,68157	20.09.2019	5	гипарктическая тундра
39	Мурманская обл.	66,48059	35,18649	12.08.2020	9	северная тайга
40	Республика Карелия	66,41452	32,76888	10.08.2020	9	елово-сосновый с берёзой черничный лес
41	Республика Карелия	66,06240	32,91735	10.08.2020	9	сосновый черничный лес
42	Республика Карелия	65,30634	33,67272	10.08.2020	9	сосняк черничный заболоченный
43	Республика Коми	65,17031	57,36344	19.07.2023	10	южная тундра

44	Республика Коми	65,04965	57,482	19.07.2023	10	южная тундра
45	Республика Коми	65,04122	56,78225	19.07.2023	10	южная тундра
46	Республика Коми	64,99511	56,62676	19.07.2023	10	южная тундра
47	Республика Коми	64,94643	56,46074	19.07.2023	10	южная тундра
48	Республика Карелия	63,10880	34,34560	16.08.2020	15	осиново-сосновый лес
49	Республика Карелия	62,21059	32,73928	20.09.2019	15	кустарничково-моховая тундра
50	Республика Карелия	61,91187	34,06480	02.08.2020	15	осиново-сосновый разнотравно-злаковый с рябиной лес
51	Республика Коми	61,57408	50,65321	05.07.2020	15	еловый лес
52	Ленинградская обл.	60,67500	33,38907	01.08.2020	15	сосновый черничный лес
53	Пермский край	59,65999	56,82352	20.06.2022	16	елово-сосновый чернично-зеленомошный лес
54	Пермский край	59,36033	56,90678	20.06.2022	16	берёзово-еловый с рябиной и папоротником лес
55	Пермский край	59,06574	56,76374	20.06.2022	16	осиново-еловый папоротниковый лес
56	Пермский край	58,79819	56,82273	20.06.2022	16	еловый папоротниковый лес
57	Костромская обл.	58,61175	44,71198	30.06.2021	15	елово-сосновый лес
58	Ленинградская обл.	58,59890	32,31910	01.08.2020	15	сосновый чернично-брусничный с вереском лес
59	Пермский край	58,49463	56,59303	20.06.2022	16	осиново-еловый лес
60	Костромская обл.	58,21542	44,46633	30.06.2021	15	сосновый с берёзой черничный лес
61	Костромская обл.	58,21517	44,46598	29.08.2020	15	сосновый с берёзой черничный лес
62	Пермский край	58,19708	56,32784	04.07.2020	16	южная тайга
63	Пермский край	58,15540	56,22140	13.07.2019	16	южная тайга
64	Пермский край	58,12350	55,92620	13.07.2019	16	южная тайга
65	Пермский край	57,94525	56,44250	04.07.2020	16	южная тайга с отдельными неморальными элементами

66	Костромская обл.	57,92297	41,83521	30.08.2020	15	сосново-еловый лес
67	Тверская обл.	57,85410	34,03030	01.08.2020	23	елово-берёзовый лес
68	Костромская обл.	57,80750	43,21940	31.08.2020	15	берёзово-еловый редкотравный лес
69	Костромская обл.	57,79748	41,25059	31.08.2020	15	берёзово-еловый черничный лес
70	Пермский край	57,74700	56,21975	18.06.2022	24	елово-берёзовый с рябиной и папоротником лес
71	Пермский край	57,74604	54,59094	04.07.2020	24	берёзово-еловый лес
72	Пермский край	57,59798	56,51687	18.06.2022	24	берёзово-осиново-еловый папоротниковый лес
73	Пермский край	57,43257	56,82984	18.06.2022	24	берёзовый с елью и рябиной лес
74	Пермский край	57,43118	56,82421	04.07.2020	24	елово-берёзовый лес
75	Ярославская обл.	57,23496	39,48657	20.10.2021	23	сосновый с берёзой черничный лес
76	Пермский край	57,14275	57,30521	18.06.2022	24	елово-берёзовый с сосной зеленомошный лес
77	Республика Удмуртия	57,09080	54,04790	04.07.2020	24	елово-сосновый с берёзой лес
78	Пермский край	56,91749	57,57119	18.06.2022	24	сосново-елово-берёзовый лес
79	Тверская обл.	56,89340	35,72910	01.08.2020	23	сосново-елово-берёзовый лес
80	Республика Марий Эл	56,73349	48,39547	03.07.2020	24	елово-берёзовый лес
81	Ярославская обл.	56,71577	38,82833	04.06.2019	23	широколиственно-еловый зонтично-разнотравный лес
82	Ярославская обл.	56,69872	38,77404	20.10.2021	23	липово-сосновый папоротниковый лес
83	Тверская обл.	56,46431	32,97338	30.08.2020	23	еловый с клёном папоротниково-разнотравный лес
84	Республика Марий Эл	56,41743	47,83443	03.07.2020	23	сосновый с берёзой вейниково-орляковый лес
85	Нижегородская обл.	56,30037	43,47551	03.07.2020	23	сосновый с берёзой лес
86	Тверская обл.	56,27755	32,65251	29.08.2020	23	березово-еловый с лещиной кисличный лес

87	Владимирская обл.	56,19185	42,65523	03.07.2020	23	Берёзово-дубовый разнотравный лес
88	Марий Эл	56,16938	47,61809	03.07.2020	23	пихтово-липовый с подростом клёна лес
89	Владимирская обл.	56,10310	40,65440	03.07.2020	23	берёзово-елово-сосновый лес
90	Нижегородская обл.	56,09352	44,33043	03.07.2020	27	дубовый лес
91	Республика Чувашия	56,04630	46,39449	03.07.2020	27	кленовый с дубом лес
92	Республика Татарстан	55,94318	52,29095	03.07.2020	24	мелколиственно-широколиственный лес
93	Московская обл.	55,82819	36,56311	29.08.2020	23	елово-берёзовый с рябиной осоково-снытьевый лес
94	Московская обл.	55,75270	36,51207	29.08.2020	23	хвойно-широколиственный лес
95	Москва	55,70859	37,54903	27.04.2019	23	ясенево-кленовый с дубом лес
96	Москва	55,70845	37,54987	27.04.2019	23	берёзово-кленовый лес
97	Республика Татарстан	55,68975	50,40629	03.07.2020	27	мелколиственный лес
98	Московская обл.	54,92500	37,63444	16.08.2019	23	осиново-еловый лес
99	Московская обл.	54,92026	37,62291	16.08.2019	23	еловый с осиной и рябиной лес
100	Республика Башкирия	54,64600	55,62912	14.06.2022	28	мелколиственно-широколиственный лес
101	Республика Башкирия	54,46210	55,91284	14.06.2022	28	мелколиственно-широколиственный лес
102	Республика Башкирия	54,45018	55,91981	14.06.2022	28	мелколиственно-широколиственный лес
103	Республика Башкирия	54,39931	56,09044	14.06.2022	28	мелколиственно-широколиственный лес
104	Самарская обл.	53,77750	49,72440	01.09.2020	28	остепнённый луг с отдельно стоящими липами
105	Самарская обл.	53,68140	50,02110	01.09.2020	28	остепнённый луг
106	Калужская обл.	53,64385	35,87796	15.09.2020	27	дубово-ясенево-липовый лециновый осоково-снытьево-копытневый лес

107	Тульская обл.	53,20854	38,21351	08.05.2019	27	ясенево-дубовый овсяницевый лес
108	Орловская обл.	53,03618	36,03956	15.07.2019	27	дубовый лес
109	Липецкая обл.	52,50587	38,74651	08.05.2019	27	вязово-дубовый крапивно- овсяницевый лес
110	Оренбургская обл.	52,43498	53,05878	23.04.2022	33	разнотравно- дерновиннозлаковая степь
111	Оренбургская обл.	51,93679	53,96587	23.04.2022	33	разнотравно- дерновиннозлаковая степь
112	Воронежская обл.	51,86670	39,21706	08.05.2019	27	дубовый с сосной лес
113	Оренбургская обл.	51,86124	54,86042	23.04.2022	33	разнотравно- дерновиннозлаковая степь
114	Воронежская обл.	51,84912	39,21450	08.05.2019	27	кленовый лещиновый копытневый лес
115	Воронежская обл.	51,49134	40,47015	09.05.2019	27	вязово-дубовый злаково- разнотравный лес
116	Воронежская обл.	51,29594	41,76517	10.05.2019	27	дубово-кленовый лещиновый седмичниковый лес
117	Воронежская обл.	51,19340	41,63403	10.05.2019	27	дубовый боярышниковый ландышевый лес
118	Оренбургская обл.	51,15668	53,52982	23.04.2022	33	разнотравно- дерновиннозлаковая степь
119	Воронежская обл.	51,14551	41,57748	10.05.2019	27	дубовый с лещиной лес
120	Воронежская обл.	50,78458	40,01805	27.06.2019	32	злаковая степь с кальцифильными элементами
121	Волгоградская обл.	50,59457	42,59829	04.05.2019	32	разнотравно- злаковая степь
122	Волгоградская обл.	49,34321	43,98970	04.05.2019	32	разнотравно- злаковая степь
123	Волгоградская обл.	48,94646	44,23016	04.05.2019	32	ковыльно-полынная степь
124	Астраханская обл.	48,38069	45,31822	29.04.2019	35	ковыльно-полынная степь
125	Ростовская обл.	48,30867	40,38806	27.06.2019	32	злаково- разнотравная степь с полынью
126	Астраханская обл.	48,11593	45,96233	29.04.2019	35	житняково- полынная степь

127	Республика Калмыкия	47,90516	45,34280	03.05.2019	35	пырейно-кострово- полынная полупустыня
128	Республика Калмыкия	47,86412	45,26903	03.05.2019	35	солянковая с тамариском полупустыня
129	Астраханская обл.	47,52358	47,13861	25.04.2022	35	полупустыня
130	Республика Калмыкия	47,36438	45,20042	02.05.2019	35	подмаренниково- пырейная с тамариском полупустыня
131	Астраханская обл.	47,33893	46,95978	29.04.2019	35	осоковый пойменный луг
132	Астраханская обл.	47,13324	47,70440	25.04.2022	35	полупустыня
133	Ростовская обл.	46,92403	39,66470	26.06.2019	32	злаково- разнотравно- полынная степь
134	Астраханская обл.	46,83120	47,98138	25.04.2022	35	полупустыня
135	Республика Калмыкия	46,58216	44,29014	02.05.2019	35	кострово-полынная полупустыня
136	Астраханская обл.	46,55117	48,57278	25.04.2022	35	полупустыня
137	Астраханская обл.	46,54052	48,52371	25.04.2022	35	степь вблизи водотока
138	Астраханская обл.	46,52081	48,17452	25.04.2022	35	полупустыня
139	Астраханская обл.	46,43449	48,25950	30.04.2019	35	ковыльная степь
140	Краснодарский край	46,32638	38,22968	29.09.2020	32	дерновинно- злаковая степь
141	Республика Калмыкия	46,25642	47,65597	30.04.2019	35	пырейная полупустыня с маком
142	Ставропольский край	45,77644	43,54427	29.04.2021	32	разнотравная степь
143	Краснодарский край	45,49044	39,38863	26.06.2019	29	лисохвостовая степь с васильком и тысячелистником
144	Республика Крым	45,45510	35,82800	24.06.2019	32	полынно- свиноевая с ковылём и разнотравными элементами степь
145	Краснодарский край	45,39742	37,55936	29.09.2020	29	степь
146	Краснодарский край	45,22560	36,76550	24.06.2019	29	пырейно- житняковая с

						разнотравными элементами степь
147	Краснодарский край	45,21880	38,14920	26.06.2019	29	лисохвостовая степь с щавелем и васильком
148	Краснодарский край	45,14850	36,80610	24.06.2019	29	житняково-пырейная с разнотравными элементами степь
149	Краснодарский край	45,07840	38,71741	02.10.2020	29	луговая степь с отдельно стоящими яблонями
150	Краснодарский край	44,78106	37,47007	18.06.2019	60	грабинниково-дубовый лес
151	Краснодарский край	44,75810	37,41507	17.06.2019	60	грабинниково-дубовый лес
152	Краснодарский край	44,74686	37,46267	01.10.2020	60	грабинниково-дубово-грабовый лес
153	Республика Крым	44,74207	34,47549	21.09.2022	60	шибляк
154	Краснодарский край	44,73639	37,49222	19.06.2019	60	грабово-буково-дубовый с клёном лециново-бузинный фиалково-купеновый с плющом лес
155	Республика Адыгея	44,58435	40,09814	21.04.2021	57	дубовый лес
156	Республика Адыгея	44,57993	40,04324	10.10.2020	57	дубово-вязовый лес
157	Республика Крым	44,55455	34,24844	21.09.2022	60	широколиственный лес
158	Севастополь	44,41489	33,78254	21.09.2022	60	широколиственный лес
159	Республика Адыгея	44,23041	40,19270	21.04.2021	57	пойменный липово-ольховый лес
160	Краснодарский край	44,23040	40,19270	21.04.2021	61	буковый лес
161	Краснодарский край	44,19536	40,07729	21.04.2021	61	буковый лес
162	Краснодарский край	44,10902	40,01897	21.04.2021	61	буково-пихтовый лес
163	Республика Карачаево-Черкессия	43,85800	42,33226	11.10.2020	58	вязовый крапивный лес
164	Республика Карачаево-Черкессия	43,80168	41,89729	11.10.2020	58	кленово-ясенево-вязовый калиново-бересклетово-шиповниковый лес

165	Краснодарский край	43,60968	39,76815	05.09.2019	61	субтропический неморальный лес
166	Республика Дагестан	43,46630	47,37320	16.10.2020	35	злаковый остепнённый луг с тамариском
167	Республика Кабардино-Балкария	43,46150	43,59582	11.10.2020	58	дубово-вязовый с клёном в подросте лес
168	Республика Дагестан	43,34050	47,35930	16.10.2020	35	полупустыня
169	Республика Чечня	43,28908	46,18083	12.10.2020	58	дубовый боярышниковый лес
170	Республика Северная Осетия	43,28121	44,25141	12.10.2020	58	вязово-кленовый лещиновый лес
171	Республика Чечня	43,11872	46,06449	18.10.2021	58	буково-грабовый с орешником лес
172	Республика Чечня	43,05622	45,87675	18.10.2021	58	широколиственный лес
173	Республика Дагестан	43,03393	46,84900	13.10.2020	59	буково-грабовый лес
174	Республика Чечня	42,98569	45,89684	18.10.2021	58	ольховник
175	Республика Ингушетия	42,80639	44,72550	12.10.2020	58	сосново-дубово-кленовый лес
176	Республика Дагестан	42,78530	46,97822	14.10.2019	59	широколиственный лес
177	Республика Дагестан	42,78520	46,97822	14.10.2020	59	широколиственный лес
178	Республика Дагестан	42,78495	46,97823	14.10.2020	59	дубово-грабовый лес
179	Республика Дагестан	42,60927	47,74115	14.10.2021	59	широколиственный лес
180	Республика Дагестан	42,60850	47,74560	14.10.2020	35	сухая степь с тамариском
181	Республика Дагестан	42,33820	48,08500	14.10.2020	35	сухая злаковая степь с участками кустарника
182	Республика Дагестан	42,14023	48,09249	16.10.2020	59	вязово-дубовый боярышниковый лес
183	Республика Дагестан	42,09029	47,17569	16.10.2020	59	широколиственный лес
184	Республика Дагестан	41,84701	48,56761	15.10.2020	59	дубово-вязовый лиановый лес
185	Республика Дагестан	41,84649	48,56956	15.10.2020	59	дубово-вязовый лиановый лес
186	Республика Дагестан	41,84565	48,57114	15.10.2020	59	широколиственный лес

187	Республика Дагестан	41,84545	48,57245	25.04.2022	59	топольный лиановый лес
188	Республика Дагестан	41,84545	48,57485	25.04.2022	59	вязово-топольный лес
189	Республика Дагестан	41,84441	48,57522	15.10.2021	59	широколиственный лес
190	Республика Дагестан	41,84432	48,57518	15.10.2020	59	широколиственный лес
191	Республика Дагестан	41,82829	48,52136	15.10.2019	59	дубово-вязовый лиановый лес
192	Республика Дагестан	41,74106	47,73347	15.10.2021	59	мелколиственно-широколиственный лес
193	Республика Дагестан	41,71616	47,98710	15.10.2021	59	мелколиственный лес

Таблица 2. Биомы европейской части России (согласно карте «Биомы России», 2015), в которых в рамках настоящего исследования были отобраны пробы почвы для последующей выгонки энхитреид, и равномерность их изученности в рамках работы.

№ биом а	Название биома	Зонобиом	Характер биома	Число точек отбора проб	Число точек 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-Газовский гипоарктическо-тундровый	Тундровый	Равнинный	18	0,026

9	Кольско-Карельский гипоарктическо-таёжный	Бореальных лесов	Равнинный	16	0,083
10	Мезенско-Печёрский	Бореальных лесов	Равнинный	5	0,015
15	Прибалтийско- Ветлужский таёжный	Бореальных лесов	Равнинный	12	0,017
16	Приуральский таёжный	Бореальных лесов	Равнинный	9	0,039
23	Смоленско-Приволжский широколиственно- хвойных лесов	Гемиборнальный	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-таёжный	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

В отличие от составления фаунистического списка почвообитающих энхитреид европейской части России, при изучении закономерностей распределения энхитреид были использованы исключительно собственные данные, чтобы, во-первых, исключить проблему несопоставимости данных, полученных разными методами, а, во-вторых, избежать случайного попадания данных о нетипичных местообитаниях (см. далее).

На каждой точке было взято от 3 до 5 проб⁴ почвенным буром диаметром 5 см на глубину до 15 см. Пробы внутри каждого равнинного биома были отобраны исключительно на плакорах и приближенных к ним местообитаниях, чтобы исключить не только вертикально-поясный фактор, но и фактор мезорельефа, который оказывает на почвенную фауну существенное влияние (Гиляров, 1965). Внутри каждого горного биома (оробиома) пробы были отобраны 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 (Биомы России, 2015). Переувлажненные местообитания не исследовались, чтобы исключить попадание в пробы интразональных элементов фауны. При полевой работе для каждой точки было составлено

⁴ Количество проб внутри каждой точки варьирует из-за того, что пробы были отобраны в рамках различных грантов РНФ в соответствии с необходимыми для каждого из проектов количественными требованиями.

краткое описание растительной ассоциации, а этикетка включала в себя также дату и точные географические координаты. Отобранные пробы были доставлены в лабораторию, где хранились при температуре 4–10 °С до экстракции.

3.1.3. Отбор проб для исследования влияния сельскохозяйственной обработки почвы на энхитриид

С целью оценить влияние на фауну и животное население энхитриид сельскохозяйственной обработки почвенные пробы были отобраны в двух ведущих рисоводческих регионах европейской части России, при этом расположенных в различных зообиомах, широколиственно-лесном и пустынном:

1. Краснодарский край (июнь 2016 года). Рисоводческие угодья расположены в Крымско-Кавказском лесостепном биоме широколиственно-лесного зообиома. Рисовые поля находятся к западу от города Краснодар (45,067° СШ, 38,717° ВД); климат умеренно континентальный, со среднегодовой температурой и осадками в размере 11,5°С и 675 мм. Выращивание риса в этом районе началось с 1930-х годов.

2. Республика Калмыкия (май 2016 года). Рисоводческие угодья расположены в Прикаспийском пустынно-степном биоме пустынного зообиома. Рисовые поля находятся в районе деревни Большой Царын (47,900° СШ, 45,350° ВД); климат полупустынный, со среднегодовой температурой воздуха и осадками в размере 8,9°С и 313 мм.

Для отбора проб были выбраны поля, на которых в течение прошлого года выращивался рис. Площадки для отбора проб были выбраны случайным образом на отстоящих друг от друга не менее чем на 1 км группах рисовых чеков (участков поля, обнесённые земляным валиком (Гасанов, Гусейнов, 2014)) в пределах четырех типов местообитаний: залитый водой чек,

засеянный рисом (далее «рис»); соседний чек, засеянный незаливной культурой – соя, люцерна, пшеница (далее «незаливная культура»); искусственный причековый валик высотой до 2 м и шириной 3–5 м, покрытый рудеральной травяной растительностью или тростником (далее «валик»); контрольное травянистое местообитание, расположенное в районе рисовых агроэкосистем (далее «контроль»). В Калмыкии контрольные местообитания характеризовались интенсивным выпасом скота.

Повторность для пробных площадок для каждого типа местообитаний в пределах каждого региона приведена в таблице 3. Число повторностей определяли наличием достаточного количества местообитаний, удовлетворяющих критериям отбора. При этом пробные площадки в типе местообитания “валик” выбирали на валиках, примыкающих либо к залитому, либо к незалитому чеку. Контрольные площадки выбирали на удалении не более 1 км от залитого чека (местообитание “рис”). Всего обследовано 28 площадок: в каждом регионе по 14 площадок в различных частях угодья.

Таблица 3. Повторность пробных площадок для каждого типа местообитаний.

	Контроль	Рис	Незаливная культура	Валик
Лесостепь (Краснодарский край)	3	3	3	5
Полупустыня (Калмыкия)	4	3	3	4

На каждой площадке были взяты по три почвенных пробы для последующей экстракции энхитреид, с помощью бура диаметром 5 см и до глубины 8–10 см. Образцы на рисовых чеках брались из почвы, полностью

покрытой водой. Сразу после отбора пробы помещались в термоконтейнеры с постоянной температурой и доставлялись в лабораторию.

3.1.4. Отбор проб для исследования влияния близости моря на энхитреид

В целях оценить влияние близости моря на фауну и животное население энхитреид почвенные пробы были отобраны в градиенте 0–2 км от зоны максимального прилива Баренцева, Белого, Азовского, Чёрного и Каспийского морей. На каждом из морей было намечено по 7 трансект, в каждой из которых взято 7 точек на удалении 0,5, 5, 25, 50, 100, 250 и 2000 м от зоны максимального прилива. На каждой из точек трансекты была буром диаметром 5 см на глубину 15 см взята одна почвенная проба. На месте отбора пробы была дана краткая характеристика растительности. Описания всех точек отбора проб с указанием географических координат см. в таблице 4.

Таблица 4. Точки отбора почвенных проб для исследования влияния близости моря на энхитреид.

Море	№ трансекты	Удаление от зоны максимального прилива, м	Биотоп	°СШ	°ВД
Баренцево	1	0,5	каменистое побережье	69,202897	35,080081
Баренцево	1	5	тундра	69,202864	35,080156
Баренцево	1	25	тундра	69,202717	35,080422
Баренцево	1	50	тундра	69,202476	35,080514
Баренцево	1	100	тундра	69,201948	35,079858
Баренцево	1	250	тундра	69,200828	35,081395
Баренцево	1	2000	тундра	69,128371	35,098214

Баренцево	2	0,5	галечный берег	69,204277	35,10366
Баренцево	2	5	тундра	69,204212	35,1035
Баренцево	2	25	тундра	69,204116	35,103291
Баренцево	2	50	тундра	69,203974	35,102955
Баренцево	2	100	тундра	69,203674	35,102019
Баренцево	2	250	тундра	69,202548	35,099854
Баренцево	2	2000	тундра	69,12808	35,096509
Баренцево	3	0,5	песчаный берег	69,168921	35,166209
Баренцево	3	5	тундра	69,168874	35,166339
Баренцево	3	25	тундра	69,168665	35,166352
Баренцево	3	50	тундра	69,168526	35,1669
Баренцево	3	100	тундра	69,167983	35,167153
Баренцево	3	250	тундра	69,166983	35,167142
Баренцево	3	2000	тундра	69,138421	35,062384
Баренцево	4	0,5	песчано-галечный берег	69,174533	35,178133
Баренцево	4	5	тундра	69,174552	35,178311
Баренцево	4	25	тундра	69,174708	35,178496
Баренцево	4	50	тундра	69,174918	35,178633
Баренцево	4	100	тундра	69,175266	35,179403
Баренцево	4	250	тундра	69,1758	35,182166
Баренцево	4	2000	тундра	69,140282	35,06733
Баренцево	5	0,5	галечный берег	69,177217	35,182349
Баренцево	5	5	тундра	69,177167	35,18248
Баренцево	5	25	тундра	69,177081	35,182794
Баренцево	5	50	тундра	69,176922	35,183219
Баренцево	5	100	тундра	69,176733	35,184338
Баренцево	5	250	тундра	69,177306	35,187613
Баренцево	5	2000	тундра	69,139501	35,065759
Баренцево	6	0,5	песчаный берег	69,180864	35,191266
Баренцево	6	5	тундра	69,180992	35,191285
Баренцево	6	25	тундра	69,181144	35,191597
Баренцево	6	50	тундра	69,181316	35,192149
Баренцево	6	100	тундра	69,181544	35,192944

Баренцево	6	250	тундра	69,182408	35,195133
Баренцево	6	2000	тундра	69,128571	35,123615
Баренцево	7	0,5	песчаный берег с галькой	69,180095	35,189999
Баренцево	7	5	тундра	69,180189	35,190327
Баренцево	7	25	тундра	69,180163	35,190912
Баренцево	7	50	тундра	69,180084	35,191432
Баренцево	7	100	тундра	69,18007	35,192647
Баренцево	7	250	тундра	69,179424	35,196719
Баренцево	7	2000	тундра	69,130064	35,125974
Белое	8	0,5	песчаный берег	66,499663	35,161724
Белое	8	5	злаковый приморский луг	66,499723	35,161788
Белое	8	25	еловый с берёзой черничный зеленомошный лес	66,499915	35,161888
Белое	8	50	еловый с берёзой черничный зеленомошный лес	66,500085	35,161939
Белое	8	100	еловый черничный зеленомошный лес	66,500495	35,162158
Белое	8	250	еловый с берёзой черничный зеленомошный лес	66,501714	35,16288
Белое	8	2000	сосновый с елью и берёзой шикшево-черничный зеленомошный лес	66,508722	35,196234
Белое	9	0,5	песчаный берег с галькой	66,479277	35,183445
Белое	9	5	злаковый приморский луг	66,479312	35,183499
Белое	9	25	сосново-еловый с берёзой	66,479463	35,183794

			можжевеловый черничный лес		
Белое	9	50	сосново-еловый с берёзой можжевеловый черничный лес	66,479638	35,184179
Белое	9	100	еловый с берёзой и сосной черничный зеленомошный лес	66,479922	35,185057
Белое	9	250	еловый с берёзой и сосной черничный зеленомошный лес	66,481097	35,186052
Белое	9	2000	сосновый с черникой и шикшей лишайниковый лес	66,509676	35,192184
Белое	10	0,5	песчаный берег	66,549234	35,011776
Белое	10	5	злаковый приморский луг	66,549207	35,012112
Белое	10	25	еловый черничный зеленомошный лес	66,549307	35,01234
Белое	10	50	еловый с берёзой чернично- папоротниковый зеленомошный лес	66,549324	35,012789
Белое	10	100	еловый с берёзой и рябиной черничный с папоротником моховой лес	66,549629	35,013713
Белое	10	250	еловый голубичный моховой лес	66,550229	35,016299
Белое	10	2000	сосновый черничный лишайниковый лес	66,59637	34,968732
Белое	11	0,5	песчаный берег с камнями	66,554381	35,004605

Белое	11	5	злаковый приморский луг	66,554411	35,004673
Белое	11	25	сосново-берёзовый шикшево-черничный лес	66,554485	35,005067
Белое	11	50	берёзово-елово-сосновый с можжевельником черничный лес	66,55459	35,005652
Белое	11	100	берёзово-еловый с сосной и можжевельником черничный лес	66,554752	35,006679
Белое	11	250	еловый с сосной и берёзой чернично-багульниковый лес	66,55561	35,009187
Белое	11	2000	сосновый черничный лишайниковый лес	66,598477	34,980161
Белое	12	0,5	песчаный берег	66,577375	34,948469
Белое	12	5	злаковый приморский луг	66,577383	34,94859
Белое	12	25	елово-берёзовый черничный лес	66,57757	34,948914
Белое	12	50	еловый с берёзой и сосной черничный лес	66,577608	34,94942
Белое	12	100	еловый с берёзой и сосной черничный лес	66,577996	34,950158
Белое	12	250	сосновый с елью шикшево-черничный зеленомошный лес	66,578665	34,952457
Белое	12	2000	сосновый черничный лишайниковый с вереском лес	66,597245	34,967028

Белое	13	0,5	песчаный берег с галькой	66,601046	34,763364
Белое	13	5	злаковый приморский луг	66,601094	34,763365
Белое	13	25	елово-сосновый можжевельниковый шикшево-черничный лес	66,601277	34,763407
Белое	13	50	сосново-еловый с можжевельником в подросте черничный моховой лес	66,601491	34,763364
Белое	13	100	берёзово-еловый с рябиной багульниковый осоковый лес	66,601924	34,763065
Белое	13	250	берёзово-еловый рябиновый багульничково-осоковый лес	66,603136	34,76246
Белое	13	2000	сосновый лишайниковый с вереском и черникой лес	66,616072	34,670018
Белое	14	0,5	песчаный берег с галькой	66,594082	34,894035
Белое	14	5	злаковый приморский луг	66,594134	34,894036
Белое	14	25	еловый с ивой вересковый лес	66,59433	34,89398
Белое	14	50	елово-берёзовый с ивой черничный лес	66,594487	34,89399
Белое	14	100	еловый с берёзой папоротничково-	66,594999	34,894036

			хвощево-черничный лес		
Белое	14	250	еловый с берёзой черничный лес	66,595944	34,894313
Белое	14	2000	сосновый мохово-лишайниковый лес с водяникой, вереском и черникой	66,616491	34,673102
Азовское	15	0,5	иловый пляж с раковинами	47,288711	39,100861
Азовское	15	5	тростник и луговик, камни	47,288779	39,100913
Азовское	15	25	заросли тростника и луговика	47,288945	39,100896
Азовское	15	50	злаковый (луговик) луг с тростником	47,289092	39,100833
Азовское	15	100	злаковый луг с тростником	47,289581	39,100764
Азовское	15	250	злаковая (пырейная) степь	47,290776	39,100826
Азовское	15	2000	злаковая степь	47,32135	39,118947
Азовское	16	0,5	песчаный пляж	47,119574	38,549422
Азовское	16	5	разнотравно-злаковый приморский луг	47,119696	38,549479
Азовское	16	25	разнотравно-злаковый приморский луг	47,119901	38,549619
Азовское	16	50	Злаковая луговая степь	47,120171	38,549842
Азовское	16	100	Злаковая луговая степь	47,120605	38,54991
Азовское	16	250	злаково-разнотравная степь	47,121692	38,550625

Азовское	16	2000	злаковая степь	47,205006	38,65207
Азовское	17	0,5	песчаный берег	47,029122	39,109146
Азовское	17	5	злаковый приморский луг	47,029092	39,109147
Азовское	17	25	злаковая степь	47,028977	39,108926
Азовское	17	50	полынно-разнотравно-злаковая степь	47,02862	39,108628
Азовское	17	100	разнотравно-злаково-полынная степь	47,028438	39,108019
Азовское	17	250	злаково-полынная степь	47,027916	39,106249
Азовское	17	2000	злаковая степь с полынью	46,971443	39,03431
Азовское	18	0,5	берег моря	46,904463	38,816077
Азовское	18	5	приморский луг с луговиком	46,904431	38,81613
Азовское	18	25	полынно-злаковая степь	46,904288	38,816297
Азовское	18	50	полынно-разнотравно-злаковая степь	46,904068	38,81637
Азовское	18	100	разнотравно-злаковая степь	46,903675	38,816711
Азовское	18	250	разнотравно-злаковая с полынью степь	46,902353	38,817367
Азовское	18	2000	злаковая степь	46,818386	38,790867
Азовское	19	0,5	берег моря	46,402591	38,033932
Азовское	19	5	приморский луг с луговиком	46,402678	38,033919
Азовское	19	25	полынно-злаковая степь	46,402846	38,03388
Азовское	19	50	разнотравно-злаковая степь	46,403067	38,033806

Азовское	19	100	злаковая с полынью степь	46,403424	38,034214
Азовское	19	250	полынно-злаковая степь	46,404525	38,031824
Азовское	19	2000	злаковая степь с полынью	46,466873	37,956711
Азовское	20	0,5	берег моря	46,323964	38,22169
Азовское	20	5	разнотравно- злаковый приморский луг	46,324006	38,221706
Азовское	20	25	полынно-злаковая степь	46,324108	38,221885
Азовское	20	50	полынно-злаковая степь	46,324321	38,222163
Азовское	20	100	разнотравно-злаковая степь	46,324573	38,222609
Азовское	20	250	разнотравно-злаковая степь	46,325316	38,224289
Азовское	20	2000	полынная со злаками степь	46,392893	38,286827
Азовское	21	0,5	берег моря	45,400531	37,560736
Азовское	21	5	злаковый приморский луг	45,400465	37,560784
Азовское	21	25	полынная степь	45,400381	37,560967
Азовское	21	50	полынная степь	45,400231	37,561288
Азовское	21	100	разнотравно- тростниковая ассоциация	45,398014	37,559062
Азовское	21	250	разнотравно- тростниковая ассоциация	45,397089	37,560033
Азовское	21	2000	разнотравно-злаковая степь	45,275558	37,339315
Чёрное	22	0,5	галечный пляж	44,714487	37,447909

Чёрное	22	5	галечный пляж	44,714501	37,447941
Чёрное	22	25	грабинниково-дубовый шибляк	44,714675	37,44812
Чёрное	22	50	грабинниково-дубовый шибляк	44,714791	37,448331
Чёрное	22	100	можжевело-фисташково-скальнодубовый злаковый лес	44,715091	37,448791
Чёрное	22	250	грабинниково-дубовый шибляк	44,716275	37,449182
Чёрное	22	2000	грабинниково-дубовый шибляк	44,755953	37,459329
Чёрное	23	0,5	галечный пляж	44,69011	37,511103
Чёрное	23	5	галечный пляж	44,690133	37,511141
Чёрное	23	25	остепнённый луг с держидеревом и ежевикой	44,690298	37,511194
Чёрное	23	50	дубовый с лохом лес	44,690567	37,511439
Чёрное	23	100	фисташково-дубовый лес	44,69093	37,511596
Чёрное	23	250	фисташково-дубовый лес	44,691811	37,512641
Чёрное	23	2000	дубово-грабовый лес	44,746835	37,462868
Чёрное	24	0,5	галечный пляж	44,738727	37,412185
Чёрное	24	5	галечный пляж	44,738769	37,412255
Чёрное	24	25	дубово-фисташковый с можжевельником иглицевый лес	44,738631	37,412859
Чёрное	24	50	дубово-фисташковый с можжевельником иглицевый лес	44,738796	37,413044

Чёрное	24	100	фисташково- можжевеловый с дубом лес	44,739044	37,413244
Чёрное	24	250	фисташково-дубовый ежевичный лес	44,739763	37,41476
Чёрное	24	2000	грабинниковый с держидеревом и орешником лес	44,725712	37,490196
Чёрное	25	0,5	галечный пляж	44,732493	37,422736
Чёрное	25	5	галечный пляж	44,732524	37,422812
Чёрное	25	25	фисташково-дубовый иглицевый лес	44,732623	37,423004
Чёрное	25	50	фисташково-дубовый иглицевый лес	44,732799	37,423241
Чёрное	25	100	фисташково- можжевеловый с грабинником иглицевый лес	44,732887	37,423854
Чёрное	25	250	фисташково-дубовый иглицевый лес	44,734123	37,42427
Чёрное	25	2000	грабинниковый с дубом лес	44,739125	37,454797
Чёрное	26	0,5	галечный пляж	44,694785	37,494189
Чёрное	26	5	галечный пляж	44,694825	37,494214
Чёрное	26	25	разнотравно- злаковый луг	44,69516	37,49387
Чёрное	26	50	дубово-фисташковый злаковый лес	44,695335	37,494079
Чёрное	26	100	фисташковый лес	44,695661	37,494486
Чёрное	26	250	дубово- грабинниково- фисташковый лес	44,69667	37,495835
Чёрное	26	2000	грабинниково- дубовый шибляк	44,728661	37,48586

Чёрное	27	0,5	галечный пляж	44,707607	37,461583
Чёрное	27	5	галечный пляж	44,707627	37,461579
Чёрное	27	25	фисташково-дубовый лес	44,70763	37,46256
Чёрное	27	50	фисташковый разнотравный лес	44,708002	37,462726
Чёрное	27	100	фисташково- можжевеловый дубом лес	44,708244	37,462957
Чёрное	27	250	грабинниково- фисташковый лес	44,709312	37,464175
Чёрное	27	2000	грабинниково- дубово-липовый лес	44,730016	37,479778
Чёрное	28	0,5	галечный пляж	44,703911	37,472916
Чёрное	28	5	галечный пляж	44,70395	37,472954
Чёрное	28	25	шибляк держидерева злаковый	44,704182	37,473015
Чёрное	28	50	фисташковый держидеревом разнотравный лес	44,704336	37,473124
Чёрное	28	100	фисташковый держидеревом разнотравный лес	44,704695	37,473445
Чёрное	28	250	фисташковый держидеревом дубом злаковый лес	44,705749	37,474332
Чёрное	28	2000	дубово- грабинниковый иглицевый лес	44,721773	37,485037
Каспийское	29	0,5	песчаный берег	42,339853	48,086834
Каспийское	29	5	песчаный берег	42,339797	48,086828
Каспийское	29	25	сухая опустыненная степь	42,339604	48,086664

Каспийское	29	50	сухая опустыненная степь	42,339435	48,086324
Каспийское	29	100	сухая опустыненная степь	42,339148	48,086178
Каспийское	29	250	сухая опустыненная степь	42,338175	48,085075
Каспийское	29	2000	сухая опустыненная степь	41,953178	48,323448
Каспийское	30	0,5	песчаный берег	42,361279	48,048555
Каспийское	30	5	песчаный берег	42,361224	48,048508
Каспийское	30	25	сухая опустыненная степь	42,361029	48,048392
Каспийское	30	50	сухая опустыненная степь	42,361089	48,047925
Каспийское	30	100	сухая опустыненная степь	42,36064	48,047529
Каспийское	30	250	сухая опустыненная степь	42,359728	48,046387
Каспийское	30	2000	сухая опустыненная степь	42,140429	48,090627
Каспийское	31	0,5	песчаный берег	42,382584	48,021688
Каспийское	31	5	песчаный берег	42,382527	48,021666
Каспийское	31	25	сухая опустыненная степь	42,3824	48,02142
Каспийское	31	50	сухая опустыненная степь	42,382205	48,021204
Каспийское	31	100	сухая опустыненная степь	42,381893	48,020531
Каспийское	31	250	сухая опустыненная степь	42,38121	48,019448
Каспийское	31	2000	сухая опустыненная степь	42,608476	47,745622
Каспийское	32	0,5	песчаный берег	42,795016	47,714311
Каспийское	32	5	песчаный берег	42,795033	47,714134

Каспийское	32	25	сухая опустыненная степь	42,79506	47,713836
Каспийское	32	50	сухая опустыненная степь	42,79506	47,713397
Каспийское	32	100	сухая опустыненная степь	42,794936	47,712565
Каспийское	32	250	сухая опустыненная степь	42,794501	47,711097
Каспийское	32	2000	сухая опустыненная степь	43,340454	47,359275
Каспийское	33	0,5	песчаный берег	42,155041	48,226347
Каспийское	33	5	песчаный берег	42,155026	48,226293
Каспийское	33	25	сухая опустыненная степь	42,154979	48,226046
Каспийское	33	50	сухая опустыненная степь	42,154901	48,225733
Каспийское	33	100	сухая опустыненная степь	42,154695	48,225215
Каспийское	33	250	сухая опустыненная степь	42,154119	48,223511
Каспийское	33	2000	сухая опустыненная степь	43,372952	47,361091
Каспийское	34	0,5	песчаный берег	41,944155	48,375685
Каспийское	34	5	песчаный берег	41,944116	48,375622
Каспийское	34	25	сухая опустыненная степь	41,943959	48,375453
Каспийское	34	50	сухая опустыненная степь	41,943754	48,375226
Каспийское	34	100	сухая опустыненная степь	41,943517	48,374876
Каспийское	34	250	сухая опустыненная степь	41,942673	48,373687
Каспийское	34	2000	сухая опустыненная степь	43,407196	47,36741

Каспийское	35	0,5	песчаный берег	43,182259	47,494988
Каспийское	35	5	песчаный берег	43,182303	47,494942
Каспийское	35	25	сухая опустыненная степь	43,182315	47,494657
Каспийское	35	50	сухая опустыненная степь	43,182319	47,494317
Каспийское	35	100	сухая опустыненная степь	43,182621	47,493671
Каспийское	35	250	луговая степь	43,18293	47,491827
Каспийское	35	2000	злаковый луг с тамариском	43,466331	47,373155

Для того, чтобы исследовать влияние близости моря на энхитреид, все найденные виды энхитреид были разделены на три экологические группы – почвообитающие, литоральные и амфибийные (Tynen, 1972; Schmelz, Collado, 2010a). К литоральным были отнесены те виды, которые облигатно проживают на литорали, к почвообитающим – напротив, виды, встречающиеся исключительно в почвах. Амфибийным вид считался, если по литературным источникам было известно его нахождение как на литорали, так и в почвах.

3.2. Экстракция и определение энхитреид

Все пробы, полученные в рамках сбора материала для данной диссертации, были доставлены в Москву в виде ненарушенных почвенных монолитов, чтобы минимизировать механические повреждения энхитреид, и при температуре не выше 15°C, чтобы не допустить перегревания. Перед экстракцией все пробы хранились в течение 3–5 дней в охлаждённом виде.

Для экстракции энхитреид был использован метод Грефе (Graefe, 1984), являющийся несколько упрощённой модификацией метода О’Коннора (см. раздел 1.4). Инновация Грефе состоит в отказе от искусственного нагрева

поверхности почвенного образца. Показано (Kobetičová, Schlaghamerský, 2003), что метод Грефе значительно не отличается в эффективности от метода О'Коннора, несмотря на то что сам О'Коннор уделял температурному градиенту большое внимание⁵. Схему эклектора см. на рис. 5. В каждой воронке было установлено сито, в которое помещался почвенный монолит (проба почвы). Затем в воронку наливали воду до момента, когда почвенный монолит полностью покроется водой. К каждой воронке снизу крепилась пробирка, которая была погружена в контейнер с водой комнатной температуры, чтобы предотвратить перегревание экстрагированных энхитрид. Процесс экстракции проходил в течение 16–24 ч. Затем пробирки отсоединяли от воронок, и содержащуюся в пробирках почвенную суспензию перемещали в чашки Петри.

Экстрагированные энхитриды были определены до уровня вида *in vivo* (Рис. 6) по актуальному определителю (Schmelz, Collado, 2010). Описанные позже выхода определителя или отсутствующие в нём виды были определены при помощи сравнения с оригинальным описанием. Таксономия приведена в соответствие с базой данных World Register of Marine Species (WoRMS) (Timm, Erséus, 2023).

⁵ По-видимому, небольшой температурный градиент всё-таки сохраняется благодаря тому, что учёные, работающие с энхитридами, охлаждают пробирку с экстрагированным материалом снизу, чтобы воспрепятствовать перегреву собранных экземпляров, что было проделано и при экстракции червей для этой работы.

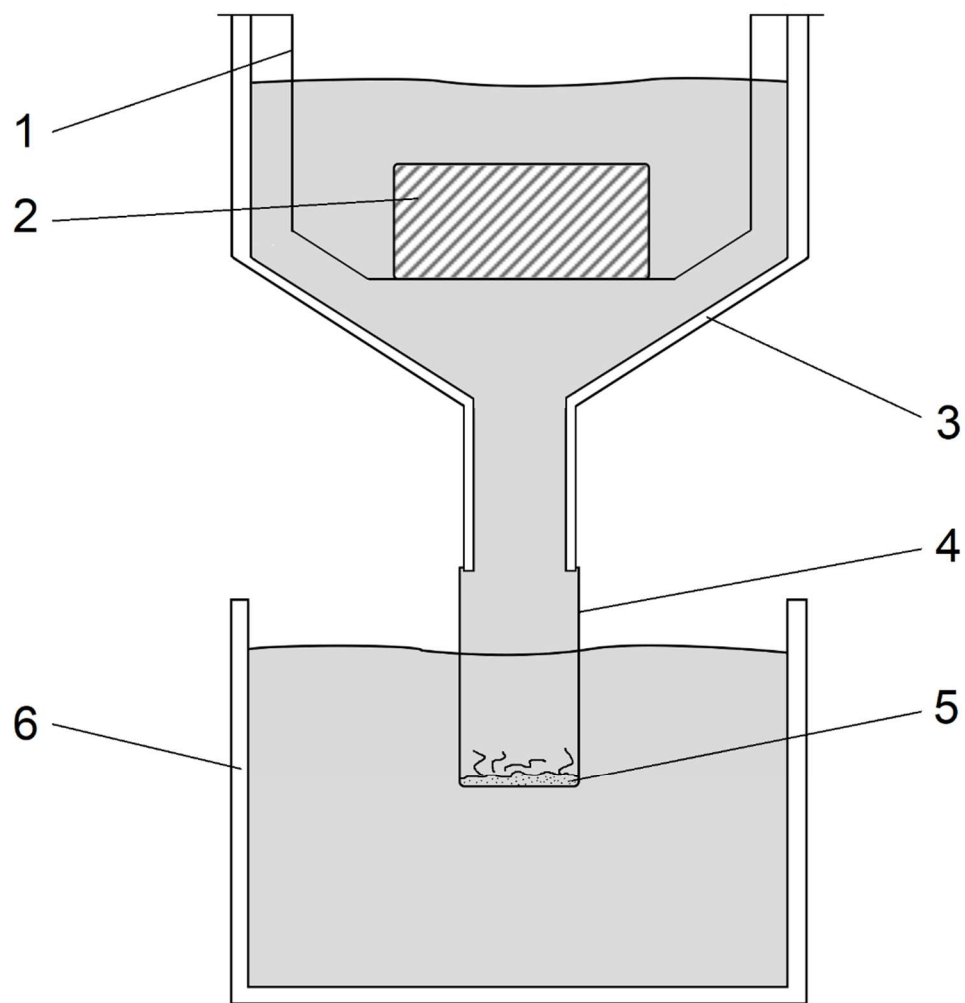


Рис. 5. Общая схема электора для экстракции энхитреид методом Грефе. 1 – сито, 2 – почвенный образец, 3 – воронка, 4 – пробирка для экстрагированного материала, 5 – экстрагированный материал (энхитреиды и осадок), 6 – ёмкость с охлаждённой водой. Заполненные водой части электора показаны серым цветом.



Рис. 6. Энхитреида *Fridericia gongalskyi* Degtyarev, 2023 в живом виде под объективом микроскопа.

В сложных случаях для уточнения таксономической идентификации нами были использованы молекулярно-генетические методы. Мы использовали митохондриальный ген первой субъединицы цитохром оксидазы (COI) и ядерный ген гистона H3 (H3). ДНК из тканей энхитреид была выделена с использованием набора реактивов “DIAtomTMDNAPrep100” (“Изоген”, Россия), согласно рекомендациям производителя. Очищенный препарат ДНК был использован в качестве матрицы для проведения ПЦР. ПЦР проводили в реакционной смеси (10 μ л) содержащей 10–50 нг матрицы ДНК с универсальными праймерами COI: LCO1490 (Folmer et al., 1994) 5'-GGTCAACAATCATAAAGATATTGG-3' и COI-E (Bely, Wray, 2004) 5'-TATACTTCTGGGTGTCCGAAGAATCA-3' программа амплификации: 95 °C –

5 мин, 35 циклов: (95 °C – 40 с., 45 °C – 45 с., 72 °C – 60 с.) и 72 °C – 8 мин. (Klinth et al., 2017); НЗ: НЗF (Brown et al., 1999) 5'-ATGGCTCGTACCAAGCAGACVGC-3' НЗR 5'-ATATCCTTRGGCATKATRGTGAC-3' программа амплификации: 95 °C – 5 мин, 35 циклов: (95 °C – 30 с., 50 °C – 30 с., 72 °C – 1мин 30с.) и 72 °C – 8 мин (Klinth et al., 2017). Длину полученных фрагментов оценивали в 1.5% агарозном геле с бромистым этидием. Секвенирование ДНК проводили с помощью набора реактивов ABI PRISM® BigDye™ Terminator v. 3.1 с последующим анализом продуктов реакции на автоматическом секвенаторе Applied Biosystems 3730 DNA Analyzer в соответствии с рекомендациями производителя.

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

3.3. Анализ факторов среды

Применение биомного подхода позволило использовать для установления закономерностей в распределении энхитреид параметры среды, приводящиеся на карте «Биомы России» для каждого из биомов – среднегодовую температуру, среднюю температуру января, среднюю температуру июля и среднегодовое количество осадков.

В целях исследования влияния на энхитреид близости моря для каждой почвенной пробы были измерены общее содержание растворенных твердых веществ (общая минерализация) и рН почвенного раствора. Оба измерения были произведены портативным рН-метром (рН-150МІ, ГК Теплоприбор, Россия). Почвенную суспензию для измерений подготавливали следующим образом: в стакан объёмом 250 мл помещали 30 г воздушно-сухой почвы, просеянной через сито с размером ячеек 2 мм. К почве добавляли дистиллированную воду в количестве 150 мл (5:1). Взбалтывали содержимое стакана в течение 3 минут, после отстаивали 5 мин (Аринушкина, 1970).

Для исследования влияния на энхитреид сельскохозяйственной обработки почвы для каждой также было получено значение рН почвенного раствора (сходным методом, за исключением отношения количества почвы к количеству дистиллированной воды в растворе 2,5:1 и использования рН-метра РН-061, Kelilong, Китай). Помимо этого, в каждой пробе стандартным методом (Аринушкина, 1970), с использованием высушивания в муфельной печи при температуре 110 °С, была измерена влагоудерживающая способность почвы.

3.4. Методы анализа данных

В целях оценки биоразнообразия исследуемых биомов нами средствами программы MS Office Excel 2013 были подсчитаны индекс Шеннона-Уивера (Shannon, 1948; Shannon, Weaver, 1949) и мера доминирования Симпсона (Simpson, 1949). Индекс Шеннона-Уивера обычно используется для сравнения разнообразия между местообитаниями в масштабах меньших, чем биомные (Clarke, Warwick, 2001; Siebert, 2011), а если речь идёт о зообиомах, то этот индекс используют при сравнении между собой отдельных точек отбора проб в рамках зообиома (Zou et al., 2020). При работе с таким объектом, как энхитреиды, использование индекса Шеннона в классическом виде затруднено. Во-первых, из-за крайне высокой мозаичности популяций энхитреид даже в соседних почвенных монолитах стандартного размера видовая композиция энхитреид может разительно различаться. Во-вторых, во многих случаях численность как отдельных видов энхитреид, так и всех представителей семейства равняется нулю, что делает расчёт индекса Шеннона по оригинальной формуле математически невозможным. Мы считаем, что индекс Шеннона-Уивера вполне может использоваться для количественной оценки биоразнообразия энхитреид в биоме в целом, если немного модифицировать изначальную формулу, избежав нулевой численности энхитреид отдельных видов в отдельных биомах. Предлагаемая нами модифицированная формула расчёта индекса Шеннона-Уивера H' в масштабах биома выглядит так:

$$H' = - \sum \frac{n_i + 0,000001}{N} \ln \frac{n_i + 0,000001}{N}$$

где n_i – среднее количество экземпляров каждого вида энхитреид в пересчёте на одну почвенную пробу; N – среднее общее количество энхитреид всех видов в одной почвенной пробе (учитываются только энхитреиды, определённые до уровня вида).

Указанные выше ограничения на применение в масштабах биома также распространяются и на подсчёт меры доминирования Симпсона (Zhang et al., 2020). В нашем случае формула будет иметь неизменённый вид:

$$C = \sum \left(\frac{n_i}{N}\right)^2$$

где C – мера доминирования Симпсона; n_i – среднее количество экземпляров каждого вида энхитреид в пересчёте на одну почвенную пробу; N – среднее общее количество энхитреид всех видов в одной почвенной пробе (учитываются только энхитреиды, определённые до уровня вида).

Полученные модифицированный индекс Шеннона-Уивера и мера доминирования Симпсона должны, безусловно, использоваться с осторожностью, поскольку не могут напрямую сравниваться со значениями, подсчитанными классическими способами в других работах. Однако полученные значения помогут сравнить между собой биоразнообразие и структуру доминирования видов энхитреид в рамках данной диссертации.

Чтобы с большей точностью понять, как численность конкретных видов энхитреид соотносится с фактором природной зональности, нами был использован основанный на корреляциях анализ главных компонент (РСА), популярный в экологии благодаря своей эффективности и тому, что он позволяет исследовать многофакторные наборы данных с количественными переменными (Janžeković, Novak, 2012). 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 29 видов, найденных в трёх и более различных региональных биомах (экз./м²). В качестве переменной анализа была использована принадлежность к одному из шести зонобиомов. Анализ был проведён в программе Statistica (TIBCO Software Inc., версия 13.5.0.17).

Для того, чтобы установить зависимость между численностью энхитреид и различными факторами среды, были использованы однофакторный и многофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) и обобщённые линейные модели (GLM) (нормальное распределение, логарифмическая связь). Однофакторный дисперсионный анализ применялся в случае, когда исследовалась зависимость от категориальных (качественных) переменных, а обобщённые линейные модели – когда исследовалась зависимость от непрерывных переменных. Для апостериорного тестирования после проведения однофакторного дисперсионного анализа 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).

Для постановки точек исследования энхитреид на карту в полевых условиях было использовано приложение для android-устройств MAPS.ME версии 14.4.71543. Картографический анализ был проведён средствами программ Google Earth Pro (Google, версия 7.3.6) и ArcGIS Pro (Esri, Версия 3.1).

Диаграммы и рисунки, полученные при помощи вышеуказанных программных средств, были обработаны в программе Adobe Photoshop версии 23.5.4 с сохранением всех оригинальных результатов и пропорций.

3.5. Объем исследованного материала

Всего с целью исследования фауны почвообитающих энхитреид европейской части России было отобрано 717 почвенных проб, из которых было экстрагировано и определено 13947 особей энхитреид. Для исследования влияния на энхитреид близости моря было отобрано 245 проб почвы, из которых было экстрагировано и определено 3559 особей энхитреид. В целях исследования влияния на энхитреид сельскохозяйственной обработки почвы было отобрано 42 почвенные пробы, из которых экстрагировано и определено 430 особей энхитреид. Таким образом, всего число экстрагированных почвенных проб составляет 1004, а число задействованных в исследовании экземпляров энхитреид – 17936.

Общее число особей, подвергшихся молекулярно-генетическому анализу, составляет 50.

Глава 4. Характеристика фауны почвообитающих энхитреид европейской части России

4.1. Фауна почвообитающих энхитреид европейской части России

Составлен аннотированный фаунистический список почвообитающих энхитреид европейской части России (Таблица 5). Показано, что фауну почвообитающих энхитреид европейской части России составляют не менее 79 видов, входящих в минимум 15 родов. 58 видов и 4 рода энхитреид до данной работы не отмечались в России, два вида (*Fridericia gongalskyi* Degtyarev, 2023 и *Fridericia samurai* Degtyarev, 2022) были описаны как новые для науки (описания см. в Главе 7). Каждый вид сопровождается кратким комментарием с указанием мест находок вида на территории европейской части России согласно литературным источникам и собственным данным. Комментарии к некоторым видам содержат таксономические пояснения. Стоит дополнительно отметить, что биогеография энхитреид находится в зачаточном состоянии, и для большинства видов приходится обходиться достаточно приблизительными описаниями ареала и предпочитаемых местообитаний, например, «вид с широким ареалом, встречается в хвойных лесах».

Таблица 5. Фаунистический список почвообитающих энхитреид европейской части России. Звёздочкой отмечены виды и роды, найденные на территории европейской части России впервые. В квадратных скобках – места находок, согласно Таблице 1.

Род *Achaeta* Vejdovský, 1878

= *Anachaeta* Vejdovský, 1879

Представители рода отмечались в европейской части России, но до настоящего времени не были определены до уровня вида. Н.Т. Залесская

(1982) на основании широты ареала указывала на возможное наличие на исследуемой территории *A. bohemica* и *A. eiseni*. Проведённая работа показала наличие в европейской части России девяти видов энхитреид этого рода, включая и указанные Н.Т. Залесской.

**Achaeta affinis* Nielsen & Christensen, 1959

[162]

Вид с широким ареалом (Schmelz, Collado, 2010a). В европейской части России найден в единственной точке в Апшеронском районе Краснодарского края.

**Achaeta bibulba* Graefe, 1989

[67, 79, 98, 99]

Вид многочислен в ельниках-кисличниках Приокско-Террасного заповедника, где местами достигает численности в 20900 экз./м², за пределами заповедника встречен в Тверской обл. Видовая принадлежность подтверждена молекулярно-генетическими методами. Находка вида на территории России позволяет существенно расширить его ареал на восток: до настоящего времени представителей *A. bibulba* находили в Германии и южной Швеции (Chalupský, 1992).

**Achaeta bohemica* (Vejdovský, 1879)

= *Achaeta microcosmi* Heck & Römbke, 1991

= *Achaeta vesiculata* Nielsen & Christensen, 1959

= *Anachaeta bohemica* Vejdovský, 1879

[91, 94]

Вид с широким ареалом, в европейской части России обнаружен в Московской области и Чувашии. Описание, данное К. Нильсеном и Б. Кристенсеном (Nielsen, Christensen, 1959), в нескольких пунктах отличается от оригинального описания Ф. Вейдовского (Vejdovský, 1879) и, скорее всего, указывает на существование в настоящий момент двух различных видов под общим названием *A. bohemica* (Schmelz, Collado, 2010). Все обнаруженные во

время работы над диссертацией экземпляры *A. bohémica* подходили под описание К. Нильсена и Б. Кристенсена (1959). В некоторых немецких работах таких энхитрид называют «*Achaeta bohémica 'healyae'*» (Schmelz, Collado, 2010a).

**Achaeta camerani* (Cognetti, 1899)

= *Anachaeta camerani* Cognetti, 1899

[94]

Вид с широким ареалом, часто встречающийся в кислых лесных почвах (Schmelz, Collado, 2010a). В европейской части России обнаружены в единственной точке у оз. Глубокое, Московская область. Ранее особи этого вида отмечались в тундрах азиатской территории России (Christensen, Dózsa-Farkas, 1999).

**Achaeta cf. danica* Nielsen & Christensen, 1959

[163]

Вид с широким ареалом. Обнаружен в единственной точке в Карачаево-Черкессии. Определение представляется сомнительным из-за малого количества и плохого качества материала.

**Achaeta diddeni* Graefe, 2007

[82, 175]

Обнаружены в Ингушетии и Ярославской области. Находки представляет интерес благодаря тому, что до данной работы вид не был обнаружен вне типовой территории (северная Германия).

**Achaeta eiseni* Vejdovský, 1878

= *Achaeta eisenii* Vejdovský, 1878

= *Anachaeta eisenii* (Vejdovský, 1878)

[93, 108, 150-152, 154, 161]

Вид с широким ареалом, обнаружен в неморальных оробиомах Краснодарского края, а также в Орловской и Московской областях.

**Achaeta pannonica* Graefe, 1989

[54, 87, 150, 151, 174]

Вид с широким ареалом, часто встречается в нейтральных или слабокислых почвах (Schmelz, Collado, 2010a). В европейской части России обнаружен в заповеднике «Утриш», Чеченской республике, Пермском крае и Нижегородской области.

**Achaeta unibulba* Graefe, Dózsa-Farkas & Christensen, 2005

[79, 106]

Вид с широким ареалом, обнаружен в Москве во дворе ИПЭЭ РАН, где достаточно многочислен (около 3000 экз./м²). Помимо этого, найден в Калужской области. Все места находок характеризуются доминированием лиственных пород деревьев.

Род *Bryodrilus* Ude, 1892

Голарктический род, обладающий высоким видовым разнообразием в арктических и субарктических регионах (Schmelz, Collado, 2010a). Небольшое число видов рода, отмеченное в данном исследовании, можно связать с предпочтением энхитреидами рода *Bryodrilus* интразональных местообитаний.

Bryodrilus ehlersi Ude, 1892

Вид, чьё местонахождение на европейской части России известно исключительно по литературным данным. Отмечен в Московской и Калининградской областях (Залесская, 1982), также на беломорских островах Кандалакшского заповедника (Бызова и др., 1986). В Европе широко распространён на болотах и торфяниках; в рамках работы над данной

диссертацией представители вида не были найдены, по-видимому, именно из-за его интразональной приуроченности.

**Bryodrillus parvus* Nurminen, 1970

[12, 33]

Североевропейский вид (Schmelz, Collado, 2010a). В европейской части России найден исключительно в Мурманской области. Некоторые учёные синонимизируют этот вид с *B. librus* (Nielsen & Christensen, 1959) (Dózsa-Farkas et al., 2012).

Род *Buchholzia* Michaelsen, 1887

Buchholzia appendiculata (Buchholz, 1862)

= *Buchholzia tenuissima* Friend, 1914

= *Enchytraeus appendiculatus* Buchholz, 1863

= *Henlea attenuata* Friend, 1912

[29, 33, 50, 55, 59, 67, 70, 76, 78, 79, 92-94, 96, 98, 101, 103, 106, 112, 117, 150-152, 154-156, 158, 161, 163, 164, 170, 174, 175, 177, 178, 183-186, 189-193]

Вид с широким ареалом, обычный обитатель листового опада (Schmelz, Collado, 2010a; Degtyarev et al., 2023). Ранее в России был отмечен в Калининградской (Michaelsen, 1889), Московской (Залесская, 1982), Мурманской (Бызова и др., 1986) областях. В ходе работы над диссертацией было установлено, что ареал этого вида простирается на юг до Кавказа и на восток как минимум до Урала. Часто встречается в лесах с преобладанием широколиственных пород деревьев и мощной подстилкой, в северной части ареала часты находки в рощах, состоящих из мелколиственных пород. Размножается преимущественно делением, находки взрослых особей крайне редки. Представляет собой комплекс криптических видов, достаточно сильно отличающихся генетически (Zvuchaynaya et al., under review).

**Buchholzia simplex* Nielsen & Christensen, 1963

= *Marionina serbui* Botea, 1984

[162, 165]

Найден только на Кавказе: в окрестностях г. Сочи и в Апшеронском районе Краснодарского края. Недостаточно изученный вид, встречающийся, предположительно, в центральной и восточной Европе. Возможно, средиземноморский элемент в фауне России (Degtyarev et al., 2023).

***Род *Cernosvitoviella* Nielsen & Christensen, 1959**

Голарктический род, предпочитающий влажные почвы, часто встречающийся на болотах (Schmelz, Collado, 2010a). Редкую встречаемость представителей рода в данном исследовании можно связать именно с предпочтением энхитреидами рода *Cernosvitovella* интразональных местообитаний.

**Cernosvitoviella* cf. *atrata* (Bretscher, 1903)

= *Cernosvitoviella microtheca* Rota & Healy, 1999

= *Marionina atrata* Bretscher, 1903

[2, 6, 13, 56]

Вид найден в бухте Мурманца на Новой Земле, в тундрах Кольского полуострова и в Пермском крае. Точное определение выгнанного материала до уровня вида представляется затруднительным из-за малого количества и не вполне половозрелого состояния, а также относительной расплывчатости оригинального описания.

Род *Cognettia* Nielsen & Christensen, 1959

= *Chamaedrillus* Friend, 1913

Недавно многие широко распространённые виды этого рода претерпели таксономические изменения, будучи разделёнными на несколько новых при помощи молекулярно-генетических данных (Martinsson et al., 2015a). Номенклатурная путаница, возникшая из-за приоритета названий *Chamaedrillus* и *Euenchytraeus* над названием *Cognettia*, была разрешена в пользу последнего (ICZN, Opinion 2423 (Case 3689)). При этом, *Euenchytraeus*

ныне считается валидным родом, в который входят некоторые виды, ранее включавшиеся в род *Cognettia*.

Cognettia bisetosa Christensen & Dózsa-Farkas, 1999

[23-26, 45]

В европейской части России вид найден в Республике Коми. До этого был также отмечен в устье р. Печоры (Christensen, Dózsa-Farkas, 1999). Судя по всему, в европейской части России находится на западном крае ареала (Дегтярёв и др., 2024).

**Cognettia chlorophila* (Friend, 1913)

= *Chamaedrillus chlorophilus* Friend, 1913

[98]

Один из «криптических видов», выделенных из широко распространённого *C. sphagnetorum* s.l. (Martinsson et al., 2015a). Обнаружен благодаря применению молекулярно-генетических методов.

Cognettia glandulosa (Michaelsen, 1888) s.l.

= *Chamaedrillus glandulosus* (Michaelsen, 1888)

= *Enchytraeoides glandulosus* (Michaelsen, 1888)

= *Marionina glandulosa* (Michaelsen, 1888)

= *Pachydriilus glandulosus* Michaelsen, 1888

= *Pachydriilus sphagnetorum glandulosus* Michaelsen, 1888

[7, 10, 12, 22, 23, 25, 26, 28, 51, 56, 63-65, 74, 83, 86, 98, 99]

Вид широко распространён во влажных, нейтральных либо слабокислых почвах (Schmelz, Collado, 2010a). Не так давно этот вид был разделён на два морфологически практически идентичных (Martinsson et al., 2015b). В европейской части России встречается в хвойных лесах от Мурманской

области до Приокско-Террасного заповедника. Все обнаруженные экземпляры морфологически соответствуют виду *C. glandulosa* s.str.

Cognettia lapponica Nurminen, 1965

[6-8, 10-15, 23-25, 29, 32, 39, 50, 79]

Вид встречается исключительно в тундре и хвойных лесах. В европейской части России найден в Мурманской и Тверской областях, а также в Карелии. В зарубежной Европе найден только в Лапландии (Römbke, 1992); Р. Шмельц и Р. Колладо (Schmelz, Collado, 2010a) указывают вид как «арктический», хотя в некоторых частях ареала вид заходит далеко на юг (до Тверской области в европейской части России и до Кореи на Дальнем Востоке (Degtyarev et al., 2020)).

Cognettia sphagnetorum (Vejdovsky, 1878) s.l.

= *Chamaedrillus sphagnetorum* (Vejdovský, 1878)

= *Cognettia anomala* (Černosvitov, 1928)

= *Enchytraeoides anomalus* Černosvitov, 1928

= *Enchytraeoides sphagnetorum* (Vejdovsky, 1878)

= *Marionina sphagnetorum* (Vejdovský, 1878)

= *Pachydrillus sphagnetorum* Vejdovský, 1878

[6-18, 20, 22, 27-37, 39, 40, 42-49, 51-55, 57, 58, 60-62, 66-69, 79, 80, 82-86, 98, 99]

Вид с широким распространением, доминирующий в кислых европейских почвах с высоким содержанием органического вещества (Schmelz, Collado, 2010a). Несмотря на разделение этого вида на четыре различных, их точное определение зачастую представляется затруднительным по двум причинам: размножению фрагментацией, из-за чего половые признаки развиваются крайне редко, а положение некоторых органов может быть трудноопределимым, и полной морфологической идентичности *C. sphagnetorum* s.str. и *C. pseudosphagnetorum* (Martinsson et al., 2015a). Молекулярно-генетические исследования показали, что на территории

европейской части России из четырёх видов группы *sphagnetorum* встречаются по крайней мере два – *C. sphagnetorum* s.str. и *C. chlorophila* (см. выше). *Cognettia sphagnetorum* s.l. встречаются от Мурманской области на севере до Московской области и республики Марий Эл на юге, всюду – в хвойных лесах.

Род *Enchytraeus* Henle, 1837

= *Litorea* Sejka, 1913

Обычный род в европейских почвах (Schmelz, Collado, 2010a).

Enchytraeus albidus Henle, 1837

[63]

Вид отличается удивительно широким диапазоном возможных местообитаний: от морской литорали до компостных куч (Schmelz, Collado, 2010a), и в России часто встречается на морских побережьях. Недавно было показано, что *E. albidus* – группа близкородственных видов, из которых, однако, только *E. albidus* s.str. можно найти в почве (Nagy et al., 2023). В европейской части России найден (в почве) лишь в одной точке в Пермском крае.

Enchytraeus buchholzi Vejdovský, 1878

= *Archenchytraeus buchholzii* (Vejdovský, 1878)

= *Enchytraeus buchholrii* Vejdovský, 1879

= *Enchytraeus buchholzi suecicus* Backlund, 1947

= *Enchytraeus buchholzii* Vejdovský, 1878

= *Enchytraeus florentinus* Bell, 1947

= *Enchytraeus polonicus* Dumnicka, 1977

[5, 8, 19, 33, 34, 47, 50, 59, 62-64, 67, 70, 71, 75, 76, 78, 79, 81, 82, 86, 88, 90, 91, 93-98, 100, 101, 103, 105, 107-114, 116, 117, 119, 122, 150-152, 154, 155, 158, 160-162, 164, 170-172, 174, 176-178, 183-187, 189-191, 193]

Вид с широким ареалом, всюду обычен (Schmelz, Collado, 2010a). Возможно, представляет собой комплекс близкородственных видов, неотличимых морфологически. Встречается на всей территории европейской части России за исключением остепнённых пустынь.

**Enchytraeus bulbosus* Nielsen & Christensen, 1963

[107]

Вид с широким ареалом. Морфологически крайне близок к *E. buchholzi* (Schmelz, Collado, 2010a). Единственный экземпляр обнаружен (благодаря применению молекулярно-генетических методов) в Тульской области.

Enchytraeus christenseni Dózsa-Farkas, 1992

[122]

Вид с широким ареалом. Морфологически крайне близок к *E. buchholzi* (Schmelz, Collado, 2010a). Единственный экземпляр обнаружен (благодаря применению молекулярно-генетических методов) в Волгоградской области. Ранее был обнаружен в Ростовской области (Nurminen, 1980).

**Enchytraeus coronatus* Nielsen & Christensen, 1959

[104]

Вид с широким ареалом. Морфологически крайне близок к *E. buchholzi* (Schmelz, Collado, 2010a). Единственный экземпляр обнаружен в Самарской области недалеко от г. Тольятти.

**Enchytraeus dichaeus* Schmelz & Collado, 2010

= *Enchytraeus christenseni bisetosus* Rota & Healy, 1994

[78, 105, 121, 131, 137, 138, 149, 166, 192]

Вид с широким ареалом, возможно, палеарктическим (Degtyarev et al., 2020). Встречается в Самарской, Волгоградской и Астраханской областях, в

Краснодарском и Пермском краях и Дагестане. Многочислен в умеренно сухих луговых местообитаниях, встречается в смешанных и широколиственных лесах. Единственный вид энхитреид, найденный в остепнённых пустынях. В.Г. Мордкович (2014), описывая «эфемероидные» популяции энхитреид в сухих степях, быстро восстанавливающие численность в короткие влажные периоды, вероятно, имел в виду именно *E. dichaeus*, который способен размножаться партеногенетически.

**Enchytraeus lacteus* Nielsen & Christensen, 1961

[107, 163]

Вид с широким ареалом (Schmelz, Collado, 2010a). Встречен в Тульской области и Карачаево-Черкесии, в обеих точках – в широколиственных лесах: дубовых и вязовых соответственно.

**Enchytraeus norvegicus* Abrahamsen, 1969

[67, 73, 113, 115]

Вид с широким ареалом. Встречен в Тверской, Воронежской и Оренбургской областях, а также в Пермском крае.

***Enchytronia* Nielsen & Christensen, 1959**

Представители этого рода избегают кислых почв (Schmelz, Collado, 2010a).

**Enchytronia christenseni* Dózsa-Farkas, 1970

[151]

Вид обнаружен благодаря применению молекулярно-генетических методов в единственной точке в заповеднике «Утриш». Хотя некоторые исследователи считают этот вид синонимом *Enchytronia parva* (Schmelz, Collado, 2010a), молекулярные данные говорят об обратном, несмотря на полное морфологическое сходство.

Enchytronia parva Nielsen & Christensen, 1959 s.l.

[22, 50, 65, 67, 68, 70, 71, 76-78, 86, 95, 96, 98, 100-102, 104, 105, 108, 109, 114, 116, 149, 156, 158, 163, 167, 185]

Вид с широким ареалом. Встречается на всей территории европейской части России за исключением остепнённых пустынь. В будущем возможно выделение из этого вида нескольких «скрытых».

***Fridericia* Michaelsen, 1889**

= *Distichopus* Leidy, 1882

Наиболее богатый видами род энхитрид в европейской части России. *Distichopus* – старший синоним *Fridericia*, что было отмечено достаточно давно (Černosvitov, 1933), однако название *Fridericia* продолжает использоваться по традиции.

****Fridericia argillae* Schmelz, 2003**

[94, 122]

Встречен в двух точках в Волгоградской и Московской областях. Находка вида на территории России позволяет существенно расширить его ареал на восток: до настоящего времени представителей *F. argillae* находили лишь в Германии и Эстонии.

****Fridericia benti* Schmelz, 2002**

[50, 55, 63, 67, 78, 79, 113, 151, 163]

Вид с широким ареалом, встречается в северной части Европы. В европейской части России сравнительно многочислен в лиственных рощах на территории таёжных биомов, где достигает численности 5000 экз./м². Помимо этого, обнаружен также на Северном Кавказе.

***Fridericia bisetosa* (Levinsen, 1884)**

= *Enchytraeus bisetosus* Levinsen, 1884

= *Fridericia bichaeta* Nusbaum, 1895

= *Neoenchytraeus bisetosus* (Levinsen, 1884)

[62-64, 67, 68, 71, 73, 77, 80, 81, 86-88, 90, 91, 93-98, 104, 106, 107, 109, 114, 122, 125, 148, 162, 163]

Вид с широким ареалом. В европейской части России обычен в смешанных, широколиственных и мелколиственных лесах, а также в южной тайге; отдельные особи найдены на Северном Кавказе. Один из наиболее многочисленных видов энхитреид европейской части России, плотность популяции достигает 6000–7000 экз./м².

Fridericia bulboides Nielsen & Christensen, 1959

[5, 8, 12, 33-37, 39, 50, 70, 71, 76-79, 87, 88, 91, 95, 96, 103-105, 107, 109-111, 113-115, 117, 119, 121, 122, 142, 147, 149, 151, 162, 163, 183]

В литературе прошлого века вид часто синонимизировали с *Fridericia bulbosa* (см. Залеская, 1982), что неверно (Rota, 2015). Вид с широким ареалом, в европейской части России встречается от тундр до степей Крыма и Краснодарского края, везде обычен и достаточно многочислен. В отдельных почвенных пробах достигает колоссальной численности до 60000 экз./м².

**Fridericia callosa* (Eisen, 1878)

= *Enchytraeus callosus* (Eisen, 1878)

= *Henlea insulae* Friend, 1913

= *Neoenchytraeus callosus* Eisen, 1878

[4, 5, 21]

Арктический вид, встречающийся в Северной Палеарктике от Новой Земли на западе до о. Врангеля на востоке (Schmelz, 2003). В данном исследовании обнаружен на Новой Земле, о. Вайгач и в Республике Коми.

**Fridericia christeri* Rota & Healy, 1999

[74, 92, 94-96, 104, 107-109, 111, 114-116, 119, 121, 122]

Часто встречается в северной части Европы. В европейской части России крайне многочислен в лесостепях и лугах широколиственно-лесной зоны, а также в сравнительно влажных степях. У *F. christeri* в норме отсутствует сперматека, поэтому вид, судя по всему, размножается партеногенетически (Schmelz, Collado, 2010a), что может способствовать быстрому увеличению численности во влажный сезон в открытых, периодически подсыхающих местообитаниях. На севере доходит до Москвы, Татарстана и Пермского края. В одной из точек в Волгоградской области, на стыке лесополосы и луга, зафиксирована численность 38500 экз./м².

**Fridericia connata* Bretscher, 1902

[95, 96]

Вид с широким ареалом. В европейской части России найден только в заказнике «Воробьёвы горы» в г. Москве, где при этом является одним из доминирующих видов наряду с *F. bisetosa*.

**Fridericia cusanica* Schmelz, 2003

[189]

Малоизученный вид, возможно, имеющий голарктическое распространение (Degtyarev et al., 2020). В европейской части России найден в Самурском лесу в южном Дагестане.

**Fridericia cylindrica* Springett, 1971

= *Fridericia cylindifera* Springett, 1971

= *Fridericia sohlenii* Rota, Healy & Erséus, 1998

[54, 69, 72]

Вид с широким ареалом. В европейской части России найден в Костромской области и Пермском крае.

Fridericia galba (Hoffmeister, 1843)

= *Enchytraeus galba* Hoffmeister, 1843

= *Enchytraeus galber* Hoffmeister, 1843

= *Fridericia clara* Friend, 1913

= *Fridericia digitata* Cognetti, 1901

= *Fridericia galba uniglandulosa* Schmidegg, 1938

= *Fridericia glandulosa* Southern, 1907

= *Fridericia hillmani* Friend, 1913

= *Fridericia michaelseni* Bretscher, 1899

= *Fridericia reversa* Friend, 1913

= *Fridericia tridiverticula* Kasprzak, 1972

= *Fridericia udei* Bretscher, 1899

= *Fridericia ulmicola* Friend, 1898

= *Fridericia uniglandula* Stephenson, 1931

= *Neoenchytraeus galba* (Hoffmeister, 1843)

[95, 96, 101, 103, 107, 117, 148, 160, 162, 164]

Вид с широким ареалом, обычен в центральной Европе. В европейской части России распространён широко, но всюду немногочислен, что, возможно, связано с относительно крупными размерами отдельной особи. Обнаружен в Тульской и Воронежской областях, Москве, Краснодарском крае, Карачаево-Черкесии, Башкирии.

**Fridericia globuligera* Rota, 1995

[96, 183]

Ранее вид находили только в западной и южной Европе. В России обнаружен в Дагестане, а также в г. Москве в заказнике «Воробьёвы горы».

**Fridericia gongalskyi* Degtyarev, 2023

[161]

Вид был описан из горных районов Адыгеи и Краснодарского края.

**Fridericia* cf. *ilvana* Issel, 1905

[155]

Вид, известный исключительно из Италии. Особи, похожие на *F. ilvana*, были найдены в Республике Адыгея, определение представляется сомнительным из-за небольшого количества исследованного материала.

**Fridericia isseli* Rota, 1994

[155, 156, 158, 161, 164, 178, 186, 187, 189-191]

Вид с широким ареалом. В европейской части России данный вид встречен исключительно на Северном Кавказе: в Адыгее, Карачаево-Черкессии, Дагестане, на юге Краснодарского края.

**Fridericia lacii* Dózsa-Farkas, 2009

[59, 100-103, 117]

До настоящего исследования был известен только из места оригинального описания (Венгрия) (Schmelz, Collado, 2010a). В европейской части России найден в Хопёрском заповеднике (Воронежская область), а также в Башкирии и Пермском крае.

**Fridericia larix* Schmelz & Collado, 2005

[65, 192]

Малоизученный вид, известен только по оригинальному описанию (Schmelz, Collado, 2010a) из Ирландии и, возможно, Италии. В европейской части России найден в точках на юге Пермского края и в Дагестане.

**Fridericia maculata* Issel, 1905

= *Fridericia renatae* Möller, 1971

= *Timmodrilus oligoseta* Dózsa-Farkas, 1997

[73, 78, 80, 82, 83, 93, 103, 106, 110, 160, 162, 165]

Вид с широким ареалом. В европейской части России представлены две морфы этого вида, *F. maculata* var. *maculata* и *F. maculata* var. *renatae*. Найден в Краснодарском крае в Апшеронском и Сочинском районах, в Тверской, Московской, Ярославской и Оренбургской областях и Пермском крае.

**Fridericia maculatiformis* Dózsa-Farkas, 1972

[112]

Вид, распространённый в северной и центральной Европе (Schmelz, Collado, 2010a). В европейской части России найден в единственной точке в Воронежской области.

**Fridericia nemoralis* Nurminen, 1970

[95, 96, 106]

Вид, обычный в северной и центральной Европе (Schmelz, Collado, 2010a). В европейской части России найден в Калужской области и в г. Москве в заказнике «Воробьёвы горы».

**Fridericia parathalassia* Schmelz, 2003

[162]

Вид, обычный и широко распространённый в Европе в почвах неподалёку от морских побережий. В России найден в единственной точке на высоте 1600 м на юге Краснодарского края.

**Fridericia paroniana* Issel, 1904

= *Fridericia nielsenii* Dash, 1972

= *Fridericia vancouverensis* Dash, 1983

[76, 103, 110, 113, 117, 150-152, 154, 155, 161, 162, 165, 178]

Вид с широким ареалом. В европейской части России встречается в Воронежской, Волгоградской и Оренбургской области, также в Дагестане, Адыгее и Краснодарском крае. Обычен в заповеднике «Утриш», где является самым массовым видом энхитреид; Отдельные экземпляры обнаружены в Пермском крае в мелколиственном лесу.

**Fridericia perrieri* (Vejdovský, 1878)

= *Enchytraeus perrieri* Vejdovský, 1878

= *Neoenchytraeus perrieri* (Vejdovský, 1878)

[69, 74, 155, 161, 162]

Вид с широким ареалом. В европейской части России обнаружен в лесах с преобладанием берёзы в Ленинградской и Костромской областях и Пермском крае, а также в лиственных лесах Адыгеи и Краснодарского края.

**Fridericia pretoriana* Stephenson, 1930

= *Fridericia caprensis* Bell, 1947

Средиземноморский вид. В европейской части России обнаружен в заповеднике «Утриш» при отборе проб для исследования влияния удаления от уровня моря в единственной точке – на удалении 25 м от моря.

Fridericia ratzeli (Eisen, 1872) s.l.

- = *Enchytraeus lobifer* Vejdovský, 1879
- = *Enchytraeus ratzeli* Eisen, 1872
- = *Fridericia antarctica* Beddard, 1894
- = *Fridericia beddardi* Bretscher, 1900
- = *Fridericia belgica* Černosvitov, 1936
- = *Fridericia californica* Eisen, 1904
- = *Fridericia canadensis* Dash, 1972
- = *Fridericia dura* (Eisen, 1878)
- = *Fridericia eiseni* Dózsa-Farkas, 2005
- = *Fridericia lobifera* (Vejdovský, 1879)
- = *Fridericia macgregori* Eisen, 1904
- = *Fridericia ratzeli beddardi* Bretscher, 1900
- = *Fridericia rotunda* Friend, 1913
- = *Fridericia sacculata* Bell, 1936
- = *Fridericia tenera* F. Smith & Welch, 1913
- = *Fridericia uniampullata* Backlund, 1946
- = *Fridericia whatcomae* Altman, 1936
- = *Neoenchytraeus ratzelii* (Eisen, 1872)

[22, 64, 67, 69, 71, 73, 80, 91, 94, 97, 98, 103, 108, 114, 122, 125, 148, 161, 163, 164, 173, 176, 177, 185-187, 189, 191, 192]

Вид с широким ареалом. В европейской части России встречается практически во всех природных зонах, кроме опустыненных степей и остепнённых пустынь, однако всюду достаточно малочислен. Некоторые особи при помощи молекулярно-генетических методов определены как *F. dura*, вид, ныне включённый в *F. ratzeli* s.l. Поскольку научного консенсуса относительно разделения двух вышеприведённых видов не достигнуто, в данном списке *F. dura* не рассматривается как отдельный вид.

**Fridericia samurai* Degtyarev, 2022

[155, 184, 185, 188]

Вид обнаружен в трёх точках в Самурском лесу, южный Дагестан, а также в Адыгее.

**Fridericia schmelzi* Cech & Dózsa-Farkas, 2005

[37, 73, 78, 90, 107, 108, 117, 189]

Достоверно известно лишь о находках данного вида в Венгрии, откуда он описан, однако предполагается, что *F. schmelzi* обладает гораздо более широким ареалом (Schmelz, Collado, 2010a). Это подтверждается данным исследованием, в ходе которого *F. schmelzi* была найдена в Тульской, Орловской, Воронежской, Мурманской и Нижегородской областях, а также в Республике Дагестан.

**Fridericia sylvatica* Healy, 1979

[161, 162, 165]

Широкоареальный вид, который ныне часто исключается из разряда валидных (Schmelz, Collado, 2012; 2015; Rota, 2015). Однако экземпляры, найденные на юге Краснодарского края, полностью соответствуют оригинальному описанию.

**Fridericia tuberosa* Rota, 1995

[109, 165]

Вид с широким ареалом (Schmelz, Collado, 2010a). В европейской части России найден только в двух точках в Липецкой области и Краснодарском крае.

**Fridericia* cf. *ulrikae* Rota & Healy, 1999

[162]

Вид обнаружен в единственной точке в Краснодарском крае. Определение представляется сомнительным из-за некоторых расхождений с оригинальным описанием вида (см. Degtyarev et al., 2023).

****Globulidrilus* Christensen & Dózsa-Farkas, 2012**

Виды этого рода широко распространены в Евразии, в основном во влажных и обводнённых местообитаниях (Christensen, Dózsa-Farkas, 2012).

****Globulidrilus riparius* (Bretsch, 1899)**

= *Marionina riparia* Bretsch, 1899

= *Pachydriulus riparius* (Bretsch, 1899)

[76]

Вид, обладающий широким (как минимум, палеарктическим) ареалом. Предпочитает пресноводные местообитания, но встречается также и во влажной почве. В ходе исследования фауны единственные экземпляры были экстрагированы из пробы, отобранной в Мурманской области. Большое скопление *G. riparius* (122000 экз./м²) было также обнаружено на удалении 0,5 м от Баренцева моря.

***Hemifridericia* Nielsen & Christensen, 1959**

Широко распространённый (Dózsa-Farkas, Felföldi, 2006), но мало изученный род.

***Hemifridericia parva* Nielsen & Christensen, 1959**

[76, 103]

Вид с широким ареалом. В европейской части России обнаружен в двух точках в Пермском крае и Башкирии. Ранее была также найдена на беломорских островах Кандалакшского заповедника (Бызова и др., 1986).

***Henlea* Michaelsen, 1889**

= *Henleanella* Friend, 1913

= *Hepatogaster* Cejka, 1910

= *Michaelseniella* Černosvitov, 1934

= *Punahenlea* Nurminen, 1980

Голарктический род, наиболее разнообразный в бореальных и арктических регионах. Избегает кислых почв (Schmelz, Collado, 2010a).

**Henlea glandulifera* Nurminen, 1970

[98]

Вид, широко распространённый в северной части Европы и в Альпах. В европейской части России единственный экземпляр обнаружен в Приокско-Тerrasном заповеднике.

**Henlea heleotropa* Stephenson, 1922

[5, 21]

Вид широко распространён в северной и центральной Европе (Schmelz, Collado, 2010a). В европейской части России обнаружен на острове Вайгач и в Республике Коми.

**Henlea jutlandica* Nielsen & Christensen, 1959

[107]

Недостаточно изученный, редкий вид; возможно, тетраплоидная форма вида *H. ventriculosa* (Schmelz, Collado, 2010a). В европейской части России зафиксирован в Тульской области и на рисовых чеках в республике Калмыкия.

**Henlea* cf. *montana* Rota, 1994

[151]

Недостаточно изученный, редкий вид, отмеченный в Турции, Италии и Ирландии (Rota et al., 1998). На территории европейской части России отмечен единственный экземпляр в заповеднике «Утриш». Определение видовой принадлежности может оказаться неточным из-за неполной половозрелости найденного червя.

Henlea cf. *nasuta* (Eisen, 1878)

= *Archienchytraeus leptodera* (Vejdovský, 1879)

= *Archienchytraeus nasutus* Eisen, 1878

= *Enchytraeus leptodera* Vejdovský, 1879

= *Enchytraeus nasutus* (Eisen, 1879)

= *Henlea leptodera* (Vejdovský, 1879)

= *Henlea quadrupla* Friend, 1913

= *Michaelseniella nasuta* (Eisen, 1879)

[21, 150, 187]

Вид с широким ареалом (Schmelz, Collado, 2010a). На территории европейской части России отмечен в заповеднике «Утриш», в Самурском лесу (южный Дагестан) и в Республике Коми. Определение представляется сомнительным из-за недостаточного качества экстрагированного материала, а также в связи со скудностью оригинального описания вида.

Henlea ochracea (Eisen, 1878)

= *Archienchytraeus ochraceus* Eisen, 1878

= *Archienchytraeus tenellus* Eisen, 1878

= *Henlea arctica* Welch, 1919

= *Henlea moderata* Welch, 1914

= *Henlea siberica* (Cejka, 1910)

= *Henlea tenella* (Eisen, 1878)

= *Henlea tubulifera* Welch, 1914

= *Hepatogaster birulae* Sejka, 1910

Вид, чье местонахождение на европейской части России известно исключительно по литературным данным. Отмечен в устье Печоры (Christensen, Dózsa-Farkas, 1999).

Henlea perpusilla Friend, 1911

= *Henlea balcanica* Černosvitov, 1930

= *Henlea brucei* Stephenson, 1922

= *Henlea minima* Friend, 1913

= *Henleanella perpusilla* (Friend, 1911)

[1, 3, 4, 70, 95, 103, 105, 107, 110, 113, 117, 118, 151, 155, 178]

Вид с широким ареалом (Schmelz, Collado, 2010a). На территории европейской части России встречается повсюду от Земли Франца-Иосифа до южного Дагестана. Тяготеет к влажным местообитаниям.

Henlea ventriculosa (d'Udekem, 1854)

= *Archenchytraeus ventriculosus* (d'Udekem, 1854)

= *Archienchytraeus ventriculosus* (Udekem, 1854)

= *Enchytraeus ventriculosus* d'Udekem, 1854

= *Fridericia stewarti* Stephenson, 1909

= *Henlea dicksoni multispinus* Friend, 1913

= *Henlea multispinosa* Friend, 1913

[33, 36, 37, 39, 55, 72, 74, 91, 92, 95, 105, 107, 110, 111, 115, 119, 122, 147, 173, 175, 179, 182, 183]

Вид с широким ареалом (Schmelz, Collado, 2010a). На территории европейской части России встречается повсюду от северной тайги до влажных степей, а также в широколиственных лесах республики Дагестан.

***Marionina* Michaelsen in Pfeffer, 1890**

= *Marionina* Michaelsen, 1889

= *Michaelsena* Ude, 1896

= *Parenchytraeus* Hesse, 1893

Представители рода встречаются в широком спектре местообитаний. *Marionina* считается сборным таксоном (Schmelz, Collado, 2010a), однако ревизия рода всё ещё не была проведена, за исключением выделения рода *Globulidrilus* (Christensen, Dózsa-Farkas, 2012).

Marionina argentea (Michaelsen, 1889) s.l.

= *Enchytraeus argenteus* Michaelsen, 1889

= *Pachydriulus argenteus* (Michaelsen, 1899)

[3, 8, 90]

Широко распространённый, всюду обычный вид. Предпочитает переувлажнённые местообитания, вследствие чего в ходе работы в зональных местообитаниях обнаружен лишь в трёх точках в Мурманской и Ленинградской областях и на Новой Земле. Представляет собой группу близкородственных, мало различающихся видов (Rota et al., 2013).

**Marionina communis* Nielsen & Christensen, 1959

[3, 76, 101-103]

Вид с широким ареалом. В европейской части России обнаружен в Башкирии, Пермском крае и на Новой Земле.

**Marionina filiformis* Nielsen & Christensen, 1959

[62-64, 71]

Широко распространённый вид, предпочитающий влажные местообитания (Schmelz, Collado, 2010a). В европейской части России найден в нескольких точках в Пермском крае.

**Marionina cf. magnaglandulosa* Nurminen, 1970

[74]

Вид, известный исключительно из места оригинального описания (южная Финляндия). В европейской части России найден в единственной точке в Пермском крае, правильность определения представляется несколько сомнительной из-за небольшого количества исследованного материала.

**Marionina vesiculata* Nurminen, 1970

[70, 73, 76, 96]

Вид, известный из Дании и Германии. В европейской части России обнаружен в заказнике «Воробьёвы горы» в г. Москве, а также в нескольких точках в Пермском крае.

***Mesenchytraeus* Eisen, 1878**

= *Analycus* Levinsen, 1884

= *Echinodrilus* Vaillant, 1868

= *Melanenchytraeus* Emery, 1898

Голарктический род, достигающий наибольшего видового разнообразия в бореальной зоне (Schmelz, Collado, 2010a). В европейской части России встречается чаще всего во влажных местообитаниях.

**Mesenchytraeus armatus* (Levinsen, 1884)

= *Analycus armatus* Levinsen, 1884

= *Mesenchytraeus armatus* var. *kananaskis* Dash, 1970

= *Mesenchytraeus megachaetus* Bretscher, 1901

= *Mesenchytraeus oligosetosus* Friend, 1913

= *Mesenchytraeus setosus* Michaelsen, 1888

[50, 162]

Вид с широким ареалом, обычный во влажных и полуводных местообитаниях. В европейской части России отмечен в Карелии и Краснодарском крае.

Mesenchytraeus falciformis Eisen, 1878

Вид, чьё местонахождение на европейской части России известно исключительно по литературным данным. Отмечен в устье Печоры (Christensen, Dózsa-Farkas, 1999).

Mesenchytraeus flavus (Levinsen, 1884)

= *Analycus flavus* Levinsen, 1884

Вид, чьё местонахождение на европейской части России известно исключительно по литературным данным. Отмечен в устье Печоры (Christensen, Dózsa-Farkas, 1999).

**Mesenchytraeus pelicensis* Issel, 1905

= *Mesenchytraeus gaudens pelicensis* Issel, 1905

[67, 84]

Вид с широким ареалом. Отмечен в мелколиственно-хвойных лесах в Тверской области и Республике Марий Эл.

****Oconnorella* Rota, 1995**

Голарктический род, встречающийся в регионах с умеренным климатом (Schmelz, Collado, 2010a).

**Oconnorella cambrensis* (O'Connor, 1963)

= *Marionina asymmetrica* Nurminen, 1970

= *Marionina cambrensis* O'Connor, 1963

= *Oconnorella asymmetrica* (Nurminen, 1970)

[89]

Первая и единственная находка вида и рода на территории России состоялась во Владимирской области недалеко от Шепелево. Интересно, что в этой точке особи вида составляют 94% всех энхитреид, достигая численности 8650 экз./м². Такая находка позволяет предположить, что на присутствие и численность этого вида влияют ещё неизвестные факторы. В Европе широко встречается в умеренно кислых почвах (Schmelz, Collado, 2010a).

****Stercutus* Michaelsen, 1888**

Монотипический род, встречающийся в лесной подстилке (Schmelz, Collado, 2010a).

**Stercutus niveus* Michaelsen, 1888

[71, 72, 77, 81, 90, 95, 98, 99, 108, 109, 114-116, 150, 155, 165]

Вид с широким ареалом, обитатель лесной подстилки (Schmelz, Collado, 2010a). В европейской части России встречается повсюду в лесах с широколиственными породами – от Пермского края, Удмуртии и Ярославской области на севере до Волгоградской области на юге, а также в заповеднике «Утриш» и в районе г. Сочи. Наиболее многочислен в широколиственно-лесной зоне, где достигает численности до 13500 экз./м².

Семь видов из фаунистического списка даны с пометкой «cf.». Такая пометка ставилась в том случае, если обнаруженные особи энхитреид несколько отличались от оригинального описания, или их определение вызывало сомнения. Из этих видов *Achaeta* cf. *danica*, *Fridericia* cf. *ilvana*, *F.* cf. *ulrikae*, *Henlea* cf. *montana* были найдены на Кавказе, и мелкие отличия от

оригинальных описаний этих видов могут быть на самом деле обусловлены тем, что эти особи представляют новые, пока не описанные виды. *Henlea* cf. *nasuta* обладает широким ареалом (Schmelz, Collado, 2010a) и найдена нами как в тундре, так и в широколиственных лесах Северного Кавказа. Кавказские особи сильнее всего отличаются от оригинального описания и, скорее всего, в будущем будут описаны как отдельный вид. Найденные особи *Marionina* cf. *magnaglandulosa* и *Cernosvitoviella* cf. *atrata* практически не отличаются от оригинальных описаний, но их идентификация представляется сомнительной из-за малого числа и плохого качества экстрагированных экземпляров.

В некоторых случаях мы использовали подход *sensu lato*, применяя понятие номинального вида в широком смысле (Chenuil et al., 2019). Несколько видов энхитреид являются в действительности группами видов, обладают высоким генетическим разнообразием и были не так давно разделены на несколько отдельных таксонов. Это *Cognettia glandulosa* s.l. (разделена на два вида (Martinsson et al., 2015a,b)), *Cognettia sphagnetorum* s.l. (разделена на четыре вида (Martinsson et al., 2015a)), *Marionina argentea* s.l. (разделена на четыре вида (Rota et al., 2013)). Также известно, что в действительности несколько видов представляют собой *Enchytronia parva* s.l. и *Fridericia ratzeli* s.l. (см. Schmelz, Collado, 2010a).

В условиях невозможности идентификации всех особей молекулярно-генетическим путём (в основном из-за отсутствия последовательностей в Генбанке) нами было принято решение проверить хотя бы некоторые особи. Так в фаунистический список добавились *Cognettia chlorophila*, один из видов группы *C. sphagnetorum* s.l., и *Enchytronia christenseni* (вид, синонимизированный с *E. parva*, но отличный от него генетически).

Bryodrilus ehlersi, *Henlea ochracea*, *Mesenchytraeus falciformis*, *M. flavus* – это виды энхитреид, известные с территории европейской части России по литературным данным, но в этом исследовании не обнаруженные. Три последних были встречены в устье Печоры (Christensen, Dózsa-Farkas, 1999), в

районе которого пробы в ходе работы над диссертацией не были отобраны; *B. ehlersi* распространён широко (Залесская, 1982), но приурочен к интразональным местообитаниям (Schmelz, Collado, 2010).

В фаунистический список почвообитающих энхитреид европейской части России не были включены литоральные виды, которые были (возможно, ошибочно) перечислены в числе почвообитающих в работе (Бызова и др., 1986): *Lumbricillus buelowi*, *L. lineatus*, *L. rivalis*, *Marionina spicula*. Не были включены в список также иные литоральные виды, обнаруженные в ходе исследования влияния фактора удаления от моря на фауну и животное население энхитреид (см. Главу 6): *Lumbricillus viridis* и *L. pagenstecheri*. Не включены в список и виды, которые в России известны только по колониям, которые содержатся в лабораторных условиях: *Enchytraeus crypricus* и *E. luxuriosus*.

Анализ фауны. Среди 79 найденных на территории европейской части России видов почвообитающих энхитреид больше всего видов относятся к роду *Fridericia* (29), затем следуют *Achaeta* (9 видов), *Enchytraeus* и *Henlea* (по 8 видов), *Marionina* и *Cognettia* (по 5 видов), *Mesenchytraeus* (4 вида), *Buchholzia*, *Enchytronia* и *Bryodrilus* (по 2 вида), *Cernosvitoviella*, *Globulidrilus*, *Hemifridericia*, *Oconnorella*, *Stercutus* (по одному виду) (Рис. 7).

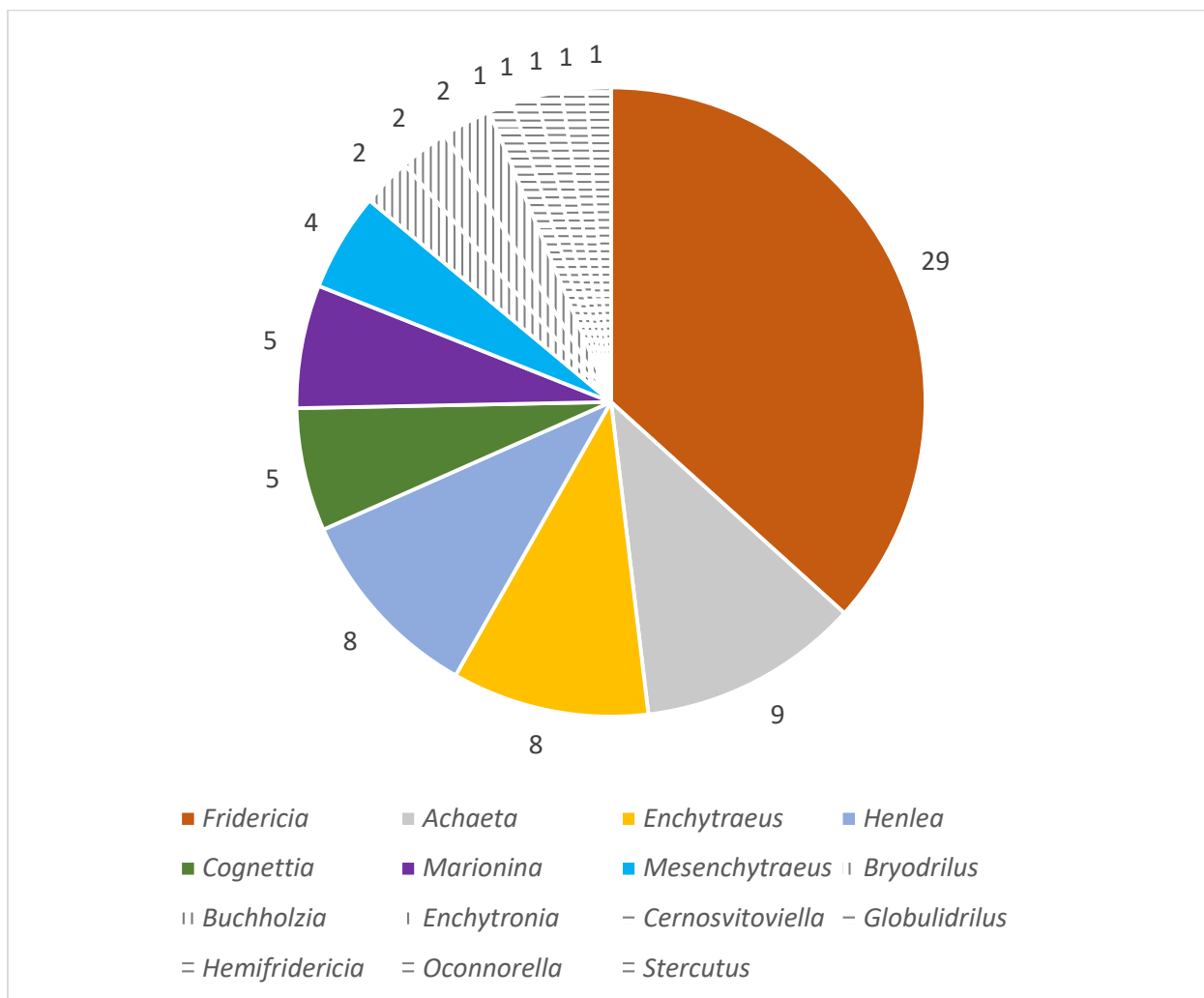


Рис. 7. Распределение видов почвообитающих энхитреид, известных из европейской части России, по родам. Число рядом с сектором показывает число видов. Вертикальной штриховкой отмечены *Buchholzia*, *Enchytronia* и *Bryodrilus*. Горизонтальной штриховкой – *Cernosvitoviella*, *Globulidrilus*, *Hemifridericia*, *Oconnorella*, *Stercutus*.

Сравнение энхитреофауны европейской части России с фаунами энхитреид других регионов мира затруднено из-за малого числа опубликованных фаунистических списков. Большинство существующих списков фаун составлено для отдельных европейских стран и подчинено политическим границам. Единственным списком фауны энхитреид для Европы в целом можно считать список энхитреид, фигурирующий в

определителе европейских наземных и пресноводных энхитреид (Schmelz, Collado, 2010a). В целом, можно заключить, что виды рода *Fridericia* составляют в европейской части России чуть больше трети всей фауны (29 из 79 видов), что, если сравнивать с данными из немногочисленных источников, в целом соответствует пропорции, известной для Италии (31 из 76 видов) (по: Rota, 1995, с исключением невалидных видов), Венгрии (52 из 123 видов) (Dózsa-Farkas, 2019) и Германии (41 из 115 видов) (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. 8). С фаунами Европы и отдельных европейских стран фауну европейской части России также роднит малая доля видов рода *Mesenchytraeus*. На Дальнем Востоке, напротив, виды рода *Mesenchytraeus* составляют значительную часть фауны. То же показано и для северного Китая (Zhang et al., 2018). Из вышесказанного можно сделать два вывода: во-первых, по структуре энхитреофауны европейской части России является в целом типичной для Европы и характеризуется в первую очередь обилием видов рода *Fridericia*. Во-вторых, с точки зрения структуры энхитреофауны различные географические регионы России крайне разнородны, и фауна европейской части России разительно отличается от фауны российского Дальнего Востока.

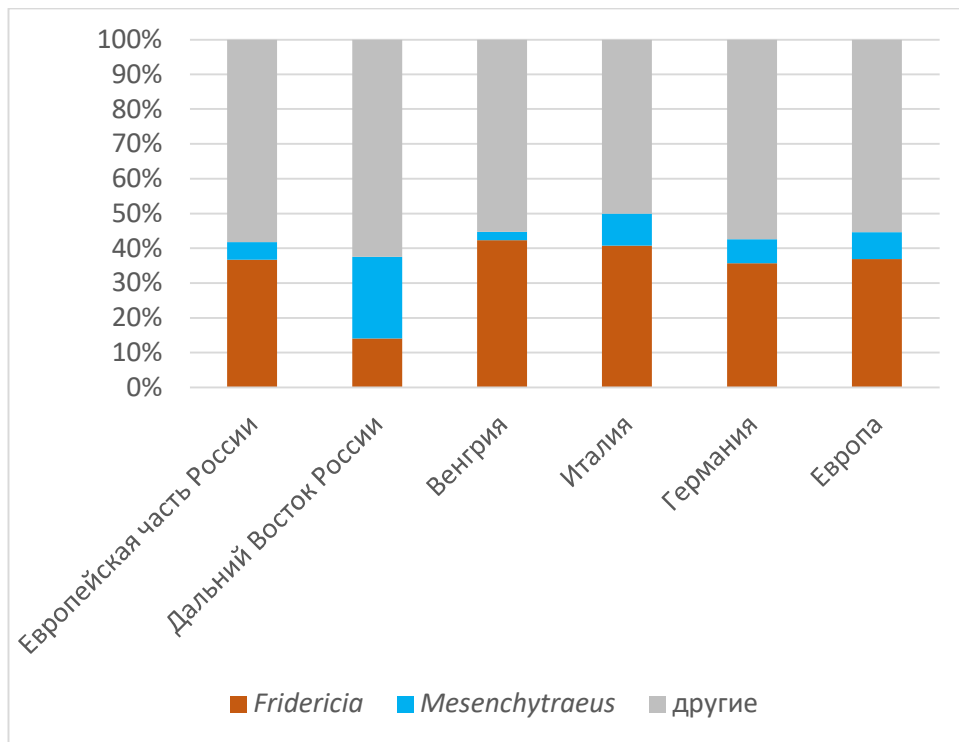


Рис. 8. Доля видов родов *Fridericia* и *Mesenchytraeus* в фауне различных регионов России и некоторых стран Европы, а также Европы в целом.

4.2. Закономерности распределения энхитрид европейской части России

4.2.1. Население энхитрид основных зонобиомов

Средняя численность энхитрид в тундровом зонобиоме составила 6253, в зонобиоме бореальных лесов – 12432, в гемибореальном зонобиоме – 13807, в широколиственно-лесном зонобиоме – 10697, в, в степном зонобиоме – 15334, в пустынном зонобиоме – 2691 экз./м² (Рис. 9). Согласно критерию Тьюки, различия между численностью энхитрид между зонобиомами не являются значимыми.

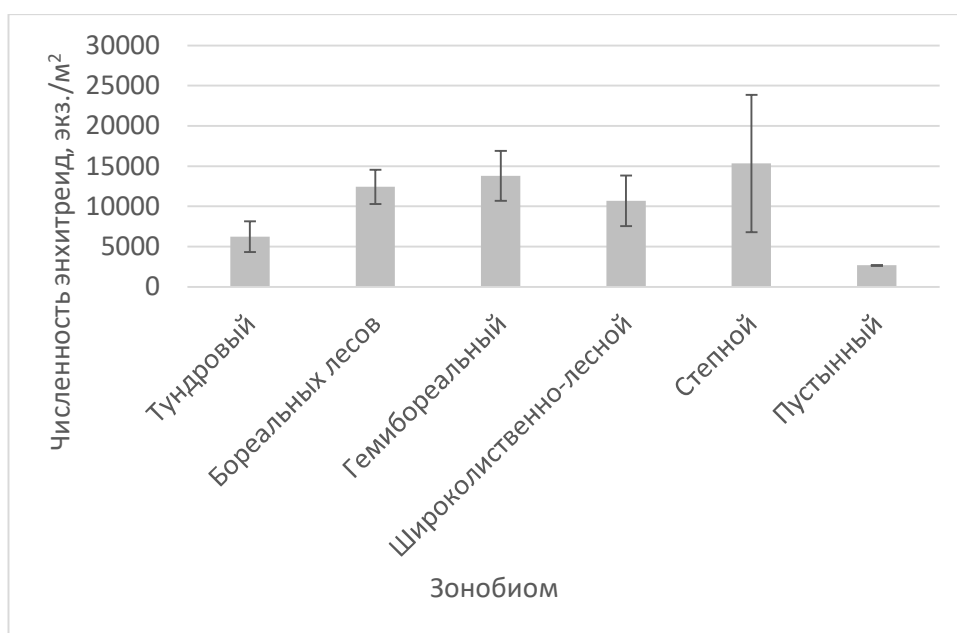


Рис. 9. Средняя (между различными биомами) численность энхитрид в каждом из зонобиомов европейской части России (среднее ± стандартная ошибка), экз./м².

Стоит отметить, что на численность энхитрид в европейской части России достоверно не влияют ни суммарное количество осадков, ни среднегодовая температура, ни средние температуры января и июля (GLZ, $p > 0,05$) (Табл. 6). Если отсутствие достоверного влияния температуры воздуха

на численность энхитреид показано в литературе (Holmstrup et al., 2015), то отсутствие достоверного влияния суммарного количества осадков может показаться удивительным, учитывая чуткую реакцию популяций энхитреид даже на небольшое снижение числа осадков (Maraldo, Holmstrup, 2009). По-видимому, такие более локальные факторы, как различная динамика популяций отдельных видов, у которых пики численности могут приходиться на разные временные периоды, перевешивают более глобальные факторы распределения температуры и осадков.

Таблица 6. Результаты применения обобщённых линейных моделей (GLZ), зависимая переменная во всех случаях – численность энхитреид всех видов, переменная-предиктор указана в левом столбце.

	Статистика Вальда	p
Суммарное количество осадков	0,052	0,820
Среднегодовая температура	0,302	0,582
Средняя температура января	1,884	0,170
Средняя температура июля	0,006	0,937

В биоме 1 найдено 4 вида энхитреид – *Cernosvitoviella* cf. *atrata*, *Henlea perpusilla*, *Marionina argentea* и *M. communis*. Представители вида *H. perpusilla* составляют 63% всех обнаруженных в биоме 1 энхитреид. В биоме 2 мы нашли представителей 5 видов энхитреид – *Enchytraeus buchholzi*, *Fridericia bulboides*, *F. callosa*, *Henlea heleotropha*, *H. perpusilla*. В структуре населения доминируют *E. buchholzi* (43%) и *F. callosa* (32%). Гипоарктическо-тундровый биом 5 отличается наиболее разнообразной в тундровом зонобиоме фауной энхитреид (12 видов). При этом на Кольском полуострове, в западной части

биома 5, *Cognettia sphagnetorum* s.l. составляет 83% 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. не встречается вовсе, *C. glandulosa* s.l. составляет 44%, а *C. bisetosa* – 27% всего населения энхитреид. *F. callosa* и *H. heleotropha* найдены нами исключительно в тундровом зонобиоме.

Бореальный (таёжный) зонобиом отличается большой однородностью населения энхитреид: в биомах 9, 10, 15 и 41 *C. sphagnetorum* s.l. составляют 94, 99.5, 95 и 79% от общей численности энхитреид соответственно (18% в биома 41 приходится на *C. glandulosa* s.l.). При всей однородности населения в биома 15 найдено 13 различных видов энхитреид, в биома 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% населения энхитреид (Рис. 10). Местами встречаются, по-видимому, более южные виды, не отмеченные севернее: *Buchholzia appendiculata*, *Achaeta pannonica*, *Fridericia bisetosa*, *F. lacii* и т.д. Всего в биома 16 встречается 16 видов энхитреид.

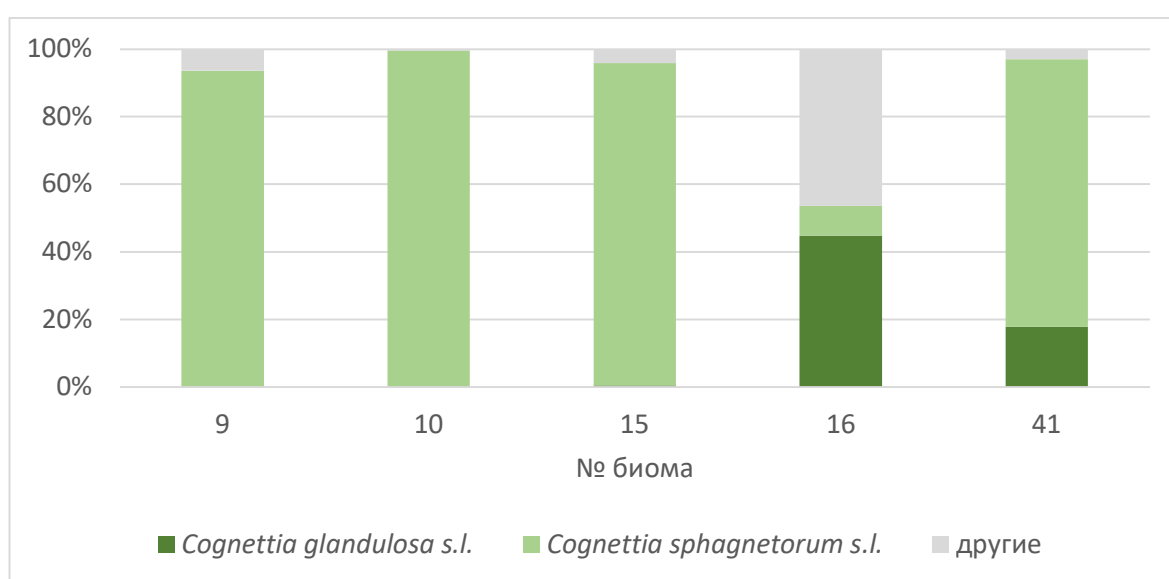


Рис. 10. Доля видов *Cognettia glandulosa* s.l. и *C. sphagnetorum* s.l. в различных биомах бореального зонобиома.

Гемибореальный зонобиом (подтайга) представляет собой широкую полосу территории, переходной в биогеографическом плане от бореальных к неморальным сообществам. Биом 23 является наиболее богатым с точки зрения разнообразия энхитреид, среди исследованных нами: здесь встречены 32 вида энхитреид. Наибольшей численностью особей обладают *C. sphagnetorum* s.l. (34% всех энхитреид биома), 16% составляют *F. bisetosa*. В биоме 24 встречено 26 видов энхитреид, из которых наибольшей численностью обладает *Fridericia schmelzi* (16% всех особей энхитреид биома). 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 энхитреид, из которых наиболее многочисленны *B. appendiculata* (37%) и *F. lacii* (27%). Биом 29 обладает самой бедной фауной из равнинных неморальных биомов – всего 7 видов: *Enchytraeus dichaeus*, *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. Энхитреофауна здесь разнообразна – от

10 видов в биоме 57 до 20 видов в субтропическом биоме 61. *Enchytraeus buchholzi* доминирует в биомах 58 и 59 (53% и 50% соответственно), в биоме 60 наибольшей численностью обладают *Buchholzia appendiculata* (34%) и *Enchytraeus buchholzi* (19%), в остальных неморальных оробิโอмах невозможно выделить виды-доминанты. Исключительно в неморальных оробิโอмах 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. pretoriana*, *F. cf. ulrikae*, *F. cf. sylvatica*.

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

4.2.2. Зональные фаунистические комплексы энхитреид

По результатам анализа главных компонент (Рис. 10) можно выделить группу видов, составляющую бореальный фаунистический комплекс – это *C. sphagnetorum* s.l. и *C. glandulosa* s.l. Видами широколиственно-лесного (неморального) фаунистического комплекса можно назвать *F. isseli*, *Achaeta eiseni*, *Achaeta pannonica*, *Buchholzia appendiculata*, *Enchytraeus norvegicus*, *Fridericia christeri*, *Fridericia galba*, *Fridericia lacii*, *Fridericia perrieri*, *Fridericia ratzeli* s.l., *Marionina communis*, *Stercutus niveus*.

Два обозначенных выше зональных фаунистических комплекса находят подтверждение при рассмотрении энхитреофауны отдельных биомов, относящихся к бореальному (таёжному) и широколиственно-лесному зонобиомам: *C. sphagnetorum* s.l. и *C. glandulosa* s.l. доминируют в биомах бореального зонобиомы, а *F. christeri*, *F. lacii* и *B. appendiculata* доминируют 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.

Факторы остальных зонобиомов (тундрового, гемибореального, степного, пустынного) расположены на Рис. 11 слишком близко и не могут быть чётко разделены.

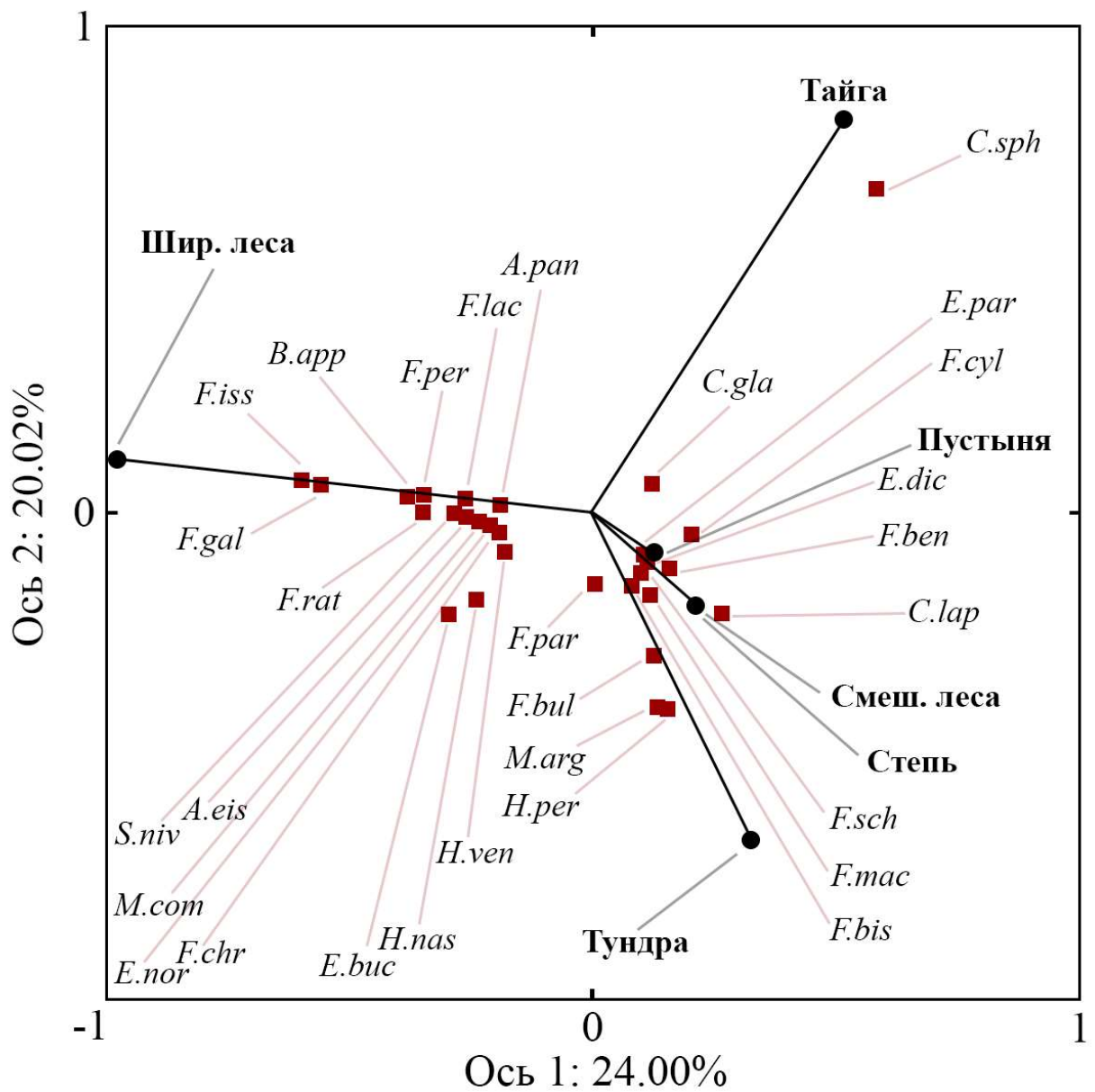


Рис. 11. Ординационная диаграмма анализа методом главных компонент (PCA). Черные круги – факторы зонобиомов, красные квадраты – факторы

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. dictyotus*, 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 зообиом, Тайга – зообиом бореальных лесов, Смеш. леса – гемибореальный зообиом, Шир. леса – широколиственно-лесной зообиом, Степь – степной зообиом, Пустыня – пустынный зообиом.

Выше было высказано предположение о наличии двух зональных фаунистических комплексов энхитреид – бореального и неморального. Говоря о возможном пустынном комплексе энхитреид, стоит отметить *Enchytraeus dictyotus* – единственный вид, обитающий в пустынном зообиоме. Несмотря на то, что *E. dictyotus* встречается и в иных зообиомах, он не был найден севернее гемибореального зообиома, где его численность низка, и, по-видимому, именно в пустынном зообиоме находится оптимум его ареала. Единственный арктический вид рода *Fridericia*, *F. callosa* (Christensen, Dózsa-Farkas, 1999; Schmelz, 2003) может считаться элементом особой, тундровой фауны энхитреид, хотя в тундрах европейской части России, видимо, находится лишь западная граница ареала *F. callosa*, чем и обусловлено малое число находок в ходе настоящего исследования. Целую группу видов энхитреид стоит считать полизональными: это встречающиеся от тундр до степей *Enchytraeus buchholzi*, *Fridericia bulboides* и *Henlea perpusilla*, а также найденные в зообиомах от бореального до степного *Fridericia bisetosa* и *Henlea ventriculosa*.

4.2.3. Особенности энхитреофауны европейской части России

Среди биомов европейской части России наибольшие значения индекса Шеннона-Уивера демонстрируют гемибореальные биомы 23 и 24 (Таблица 7). Отчасти местное разнообразие фауны можно объяснить разнообразием местообитаний, присущим европейским смешанным лесам (Petrokas et al., 2022). Высоки также значения индекса в оробиомах северо-западного Кавказа (биомы 57 и 61) и в неморальном биоме 27.

Наибольшими значениями меры доминирования Симпсона обладают пустынный биом 35 и бореальные биомы 9, 10, 15, 41, что подтверждает высказанные выше суждения об однородности населения энхитреид в пустынном и бореальном зообиомах. Биом 16 является исключением; в нём значение меры доминирования Симпсона более соответствует значениям, полученным для степных и неморальных биомов.

Таблица 7. Индекс Шеннона-Уивера (H') и мера доминирования Симпсона (C), рассчитанные в масштабах биомов европейской части России.

Пять максимальных значений каждого из показателей выделены **жирным**.

№ биома	H'	C
1	0,77	0,62
2	1,15	0,38
5	1,11	0,53
9	0,33	0,89
10	0,03	0,99
15	0,29	0,91
16	1,90	0,24
23	2,27	0,17
24	2,65	0,09
27	2,06	0,20
28	1,68	0,26
29	1,80	0,18

32	1,50	0,30
33	1,75	0,23
35	0,00	1,00
41	0,61	0,66
57	2,07	0,15
58	1,25	0,43
59	1,52	0,38
60	1,73	0,24
61	2,62	0,09

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 27 против биома 28). Возможно, это проявление долготного 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 севера Русской равнины (биомы 16, 24, 28 находятся на территории уральского рефугиума) и открывших дорогу для вселения новых видов с территории центральной Европы (сходная картина наблюдается у дождевых червей (Перель, 1979)). Одним из подтверждений данного предположения во временных рамках последнего ледникового максимума может служить то, что значение меры доминирования Симпсона в биоме 16, не затронутом оледенением (Mangerud et al., 2008) гораздо меньше значения меры доминирования Симпсона в других бореальных биомов европейской части России. Это может говорить о наличии эффекта «бутылочного горлышка», когда после таяния ледника освободившуюся территорию заселяли не все возможные виды энхитреид из рефугиума, а только некоторые наиболее успешные. Для того, чтобы доказать это предположение, необходимы дальнейшие исследования.

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*), среди которых *F. gongalskyi* и *F. samurai* – новые для науки виды. Отнесённый нами к широколиственно-лесному фаунистическому комплексу *Fridericia isseli*, вероятно, является средиземноморским элементом в фауне энхитреид России (Degtyarev et al., 2022). Скорее всего, список видов, найденных в оробиамах Кавказа, будет в дальнейшем пополняться, потому что некоторые кавказские особи достаточно сильно отличаются от оригинальных описаний видов (см. Degtyarev et al., 2022, 2023), а в биоме 61 было найдено множество ювенильных энхитреид рода *Fridericia*, которые потенциально принадлежат к видам, ещё не зафиксированным на территории России. Таким образом, Кавказ является одним из центров разнообразия энхитреид, возможно, столь же важным, каким он является для дождевых червей (Рапопорт, 2005).

Стоит отметить, что одни биомы оказались гораздо более изучены нами, чем другие (см. Табл. 2). Наибольшая плотность точек (от 0,1 до более чем 1,0 точек отбора проб на 1000 км²) исследования пришлась на оробиаы Кавказа и прилегающие зонобиомы, поскольку они обладают небольшой территорией. Более северные зонобиомы были изучены нами достаточно равномерно (от 0,011 до 0,083 точек отбора проб на 1000 км²). 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 прямо в научной литературе этот факт не зафиксирован. Рёмбке относит *C. sphagnetorum* к «видам с очень широким географическим и экологическим диапазоном, обитающим во всех климатических зонах от Арктики до Средиземноморья» (Römbke, 1992), хотя из карты находок *C. sphagnetorum*,

приведённой в вышеупомянутой статье, этого не следует, так как наиболее южные находки *C. sphagnetorum* находятся севернее границы распространения средиземноморской растительности (ср. Рис. 1 в работе Römbke, 1992, и Bohn, Gollub, 2006). Отмечено подавляющее (80–90% численности) доминирование *C. sphagnetorum* в бореальной части Европы (Persson et al., 1980; Huhta et al., 1998). Мартинссон упоминает, что особенно высокой численности виды рода *Cognettia* достигают в бореальных лесах (Martinsson, 2019). Результаты нашей работы подтверждают то, что *C. sphagnetorum* s.l. и *C. glandulosa* s.l. – элементы бореальной фауны, встречающиеся на территории европейской части России от северной тайги до смешанных лесов (биома 23 и 24). Недавно *C. sphagnetorum* и *C. glandulosa* претерпели таксономические изменения, будучи разделёнными на несколько новых трудно различимых морфологически видов при помощи молекулярно-генетических данных (Martinsson et al., 2019). Дальнейшие исследования покажут, какую роль различные криптические виды энхитреид рода *Cognettia* играют в экосистемах европейской части России.

Судя по всему, широтная зональность – один из ключевых факторов географического распределения видов энхитреид европейской части России. Эта работа является лишь первым шагом в раскрытии закономерностей пространственного распределения почвообитающих энхитреид европейской части России, и дальнейшие исследования энхитреид России должны пролить свет на многие нерешённые вопросы.

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

В лесостепном биоме широколиственно-лесного зонобиома в Краснодарском крае (далее – KR) и в пустынно-степном биоме пустынного зонобиома в Калмыкии (далее – EL) на полях, на которых в течение прошлого года выращивался рис, а также на соответствующих им контрольных площадках, были обнаружены энхитреиды трёх родов: *Enchytraeus*, *Fridericia* и *Henlea*. Стоит отметить, что в обоих регионах встретились представители всех трёх данных родов. Определённые с точностью до вида представители рода *Enchytraeus*, найденные в EL и KR, определены как *E. buchholzi* и *E. dichaeus*. Найденные в KR энхитреиды рода *Fridericia* определены как представители видов *F. galba*, *F. cf. singula* (?) и *F. tuberosa*. Найденные в EL энхитреиды рода *Henlea* определены как *H. jutlandica* и *H. perpusilla*, найденные в KR – как *H. perpusilla*. Из приведённых результатов необычной следует назвать только находку *H. jutlandica* в Калмыкии: согласно данным из работы (Schmelz, Collado, 2010a), ареалом данного вида являются Дания, Германия и Польша. Остальные найденные виды, следуя информации из той же работы, считаются широко распространёнными по всей Европе.

В пустынном зонобиоме в EL на рисоводческих угодьях доминирует род *Enchytraeus* (89,7% в целом, 78,7% на валиках, 100% на рисовых чеках и в других местообитаниях). В широколиственно-лесном зонобиоме в KR также доминирует род *Enchytraeus* (76,6% в целом, 70,5% на валиках, 79,4% на других местообитаниях).

Средняя численность энхитреид на площадках, расположенных в пустынном зонобиоме в EL, составляет 3140 экз./м², а на площадках, расположенных в широколиственно-лесном зонобиоме в KR – 2120 экз./м² (Рис. 12). Среднюю численность энхитреид на площадках различных типов см. в таблице 8. Стоит отметить, что 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. 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. 13). Дисперсионный анализ показал значимое влияние на численность энхитреид сочетания факторов региона и типа местообитания ($p < 0,01$), при этом по отдельности фактор региона и фактор местообитания не оказывают на численность энхитреид значимого влияния. Полученный результат дисперсионного анализа может свидетельствовать о том, что в условиях одинакового типа сельскохозяйственной обработки в различных зообиомах, пустынном и широколиственно-лесном, популяция энхитреид реагирует на влияние с/х обработки по-разному. Ни влагоудерживающая способность почвы, ни pH почвенного раствора при этом достоверно не влияют на численность энхитреид.

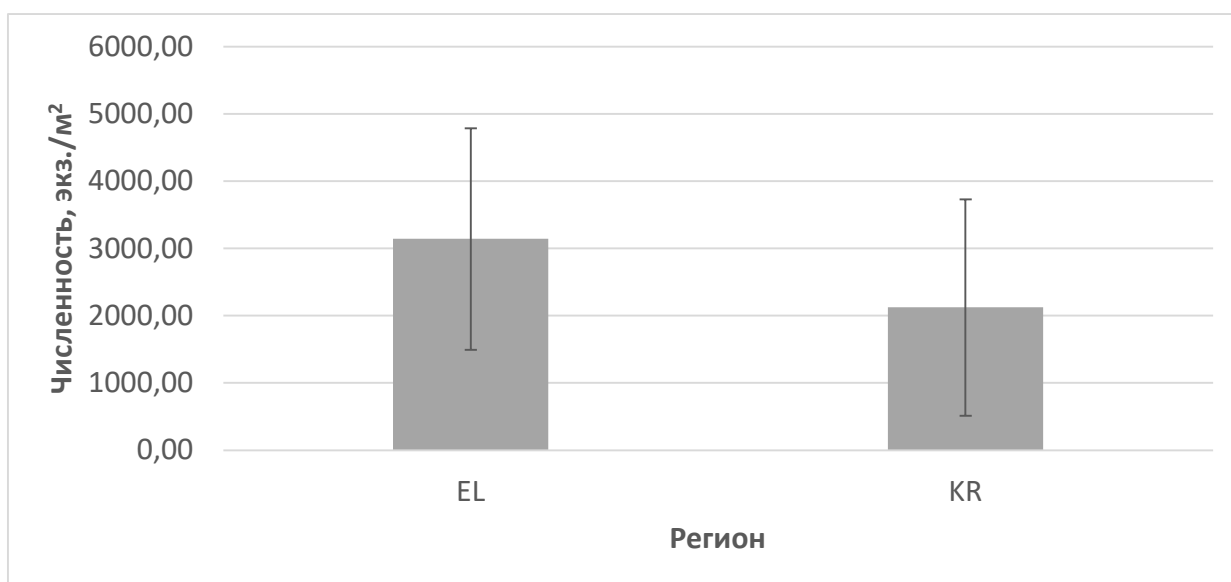


Рис. 12. Средняя численность энхитреид на площадках, расположенных в пустынном зообиоме в Калмыкии (EL) и в широколиственно-лесном

зонобиоме в Краснодарском крае (KR) (среднее \pm стандартная ошибка), экз./м².

Таблица 8. Средняя численность энхитрид на площадках различных типов, расположенных в полупустыне и лесостепи, экз./м² \pm стандартная ошибка

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

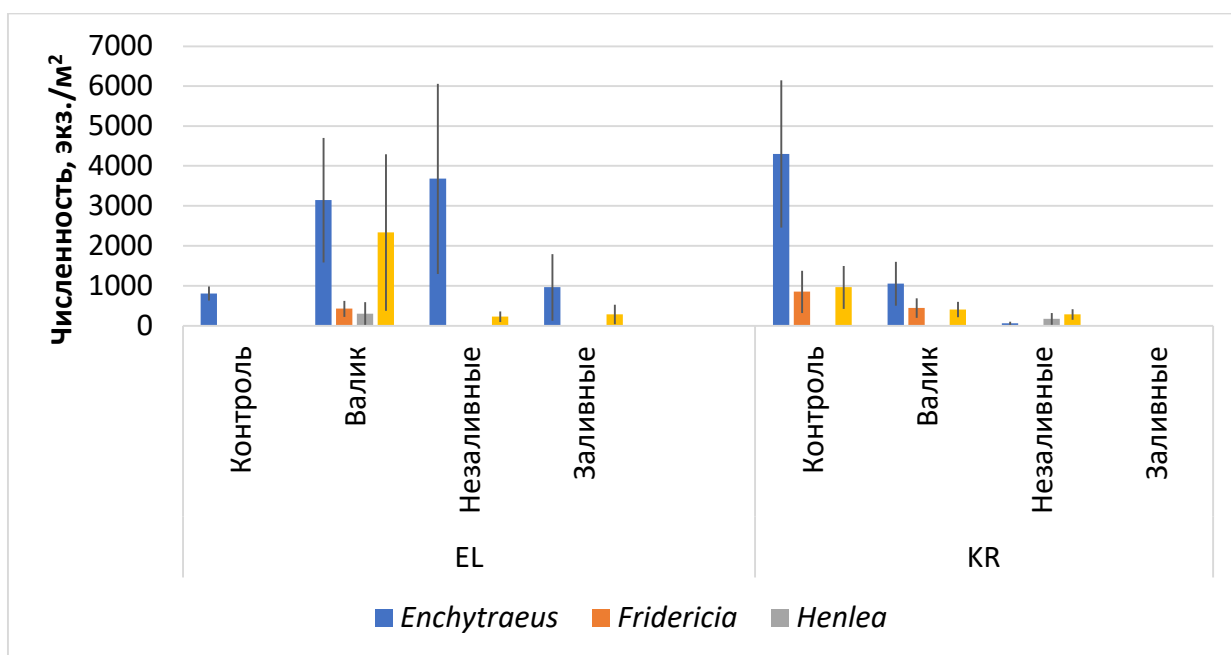


Рис. 13. Средняя численность энхитреид на площадках различных типов (контрольные площадки; валики; поля, использовавшиеся в течение прошлого года для выращивания незаливных и заливных культур). Жёлтый цвет – род не определён. Среднее \pm стандартная ошибка, экз./м².

Возможно, небольшая численность энхитреид на контрольных площадках в пустынном зонобиоме (EL) связана с распространением здесь солонцеватых и солончаковатых почв, так как энхитреиды рода *Enchytraeus*, чаще всего встречающиеся в степях, обычно предпочитают нейтральный pH среды (Römbke et al., 2002). Однако это не подтвердилось в данном исследовании (обобщённая линейная модель показывает, что pH значимо не влияет на численность энхитреид рода *Enchytraeus*). Более рациональным предположением выглядит то, что относительно низкая численность энхитреид даже в контролях в пустынном зонобиоме в Калмыкии может быть связана с общей сухостью, небольшой мощностью органогенного горизонта, определяемой типом почв, и интенсивным выпасом скота.

Полученные данные указывают на то, что, в отличие от тропических регионов мира (Schmidt et al., 2015), в умеренных широтах России численность

энхитреид на залитых рисовых чеках относительно невелика, что касается не только пустынного зообиома, но и широколиственно-лесного. Известно, что энхитреиды предпочитают более влажные местообитания (Dash, 1990), однако в умеренных климатических условиях России они, видимо, предпочитают заливаемым полям валики и контрольные участки, которые обладают оптимальным уровнем увлажнения и имеют плотный растительный покров, который стабилизирует уровень влажности почвы. Эти результаты противоречат данным, полученным для аналогичных местообитаний на Филиппинах (Schmidt et al., 2015), где семейство Enchytraeidae – одна из доминирующих групп в сообществах залитых чеков.

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

Всего в пробах было обнаружено 29 видов энхитреид, из которых на основании литературных источников (Tynen, 1972; Schmelz, Collado, 2010a) 20 были отнесены к экологической группе почвообитающих: *Achaeta affinis*, *A. eiseni*, *A. pannonica*, *A. sp. juv.*, *Bryodrilus parvus*, *Buchholzia appendiculata*, *Cernosvitoviella sp. juv.*, *Cognettia glandulosa s.l.*, *C. lapponica*, *C. sphagnetorum s.l.*, *Enchytraeus buchholzi*, *E. dichaeus*, *Fridericia bulboides*, *F. galba*, *F. paroniana*, *F. pretoriana*, *F. ratzeli s.l.*, *F. sp. juv.*, *Henlea ventriculosa*, *Mesenchytraeus sp. juv.* Остальные 9 видов были отнесены к амфибийным (*Enchytraeus albidus*, *Globulidrilus riparius*, *Marionina argentea*) и литоральным⁶ (*Lumbricillus buelowi*, *L. lineatus*, *L. pagenstecheri*, *L. rivalis*, *L. viridis*, *L. sp. juv.*). Так как в нашем исследовании амфибийные виды практически не встречались в почве, предпочитая литорали, анализы в данной главе проведены на двух противопоставленных группах – почвообитающих энхитреидах и амфибийных+литоральных.

Баренцево море. На участках, расположенных в градиенте 0–2 км от зоны максимального прилива Баренцева моря, найдено 14 видов энхитреид, из них 3 вида относятся к литоральным (*Lumbricillus rivalis*, *Lumbricillus lineatus*, *Lumbricillus sp. juv.*), 3 к амфибийным (*Enchytraeus albidus*, *Globulidrilus riparius*, *Marionina argentea*) и 8 – к почвообитающим (*Enchytraeus buchholzi*, *Cognettia sphagnetorum s.l.*, *Cognettia lapponica*, *Cognettia glandulosa s.l.*, *Fridericia bulboides*, *Bryodrilus parvus*, *Mesenchytraeus sp. juv.*, *Cernosvitoviella sp. juv.*). В целом и фауна, и структура населения (с подавляющим доминированием *C. sphagnetorum*) не-литоральных энхитреид на участках у Баренцева моря соответствует таковым биома 5, на территории которого расположены участки.

⁶ Так как данные виды относятся к литоральным и живут в условиях фактического отсутствия почвы, в разделах 4.1 и 4.2 они не фигурируют.

Белое море. На участках, расположенных в градиенте 0–2 км от зоны максимального прилива Белого моря, найдено 20 видов энхитреид, из них 6 видов относятся к литоральным (*Lumbricillus rivalis*, *L. lineatus*, *L. viridis*, *L. pagenstecheri*, *L. buelowi*, *Lumbricillus* sp. juv.), 3 к амфибийным (*Globulidrilus riparius*, *Marionina argentea*, *Enchytraeus albidus*) и 11 – к почвообитающим (*Enchytraeus buchholzi*, *Cognettia sphagnetorum* s.l., *Cognettia lapponica*, *Cognettia glandulosa* s.l., *Fridericia bulboides*, *Bryodrilus parvus*, *Mesenchytraeus* sp. juv., *Cernosvitoviella* sp. juv., *Fridericia ratzeli* s.l., *Buchholzia appendiculata*, *Henlea ventriculosa*). В целом и фауна, и структура населения (с подавляющим доминированием *C. sphagnetorum*) не-литоральных энхитреид на участках у Белого моря соответствует таковым биома 9, на территории которого расположены участки.

Азовское море. На участках, расположенных в градиенте 0–2 км от зоны максимального прилива Азовского моря, найден единственный вид энхитреид – почвообитающий *Enchytraeus buchholzi*. Участки исследования у Азовского моря расположены на территории двух биомов, неморального биома 29 и степного биома 32, энхитреофауна которых значительно богаче (7 и 9 видов соответственно). Подобный диссонанс может свидетельствовать либо о том, что приморские участки на Азовском море более засушливы, чем зональные местообитания, либо об отрицательном влиянии склоновой эрозии.

Чёрное море. На участках, расположенных в градиенте 0–2 км от зоны максимального прилива Чёрного моря, найдено 11 видов энхитреид, все из которых –почвообитающие (*Enchytraeus buchholzi*, *Fridericia bulboides*, *F. galba*, *F. paroniana*, *F. pretoriana*, *F.* sp. juv., *Buchholzia appendiculata*, *Achaeta eiseni*, *A. affinis*, *A. pannonica*, *A.* sp. juv.). В целом энхитреофауна на участках у Чёрного моря соответствует фауне энхитреид биома 60, на территории которого расположены участки, однако структура населения энхитреид на приморских участках отличается подавляющим доминированием *E. buchholzi* (76%). Видимо, это связано с тем, что занятые средиземноморской

растительностью приморские участки на Чёрном море более засушливы, чем зональные местообитания, обладают меньшей мощностью подстилки и меньшим количеством почвенного вещества, что позволяет выживать здесь только мелким *E. buchholzi*.

Каспийское море. На участках, расположенных в градиенте 0–2 км от зоны максимального прилива Каспийского моря, найден единственный вид энхитреид – почвообитающий *Enchytraeus dichaeus*. Он обнаружен в единственной точке на отдалении 2 км от побережья, причём в этой точке численность вида достигает 37700 экз./м². Участки исследования у Каспийского моря расположены на территории пустынного биома 35, в котором при исследовании фауны энхитреид нами также были обнаружены исключительно *E. dichaeus*.

В целом, на северных морях (Баренцевом и Белом) численность энхитреид максимальна на расстоянии 0,5 м от зоны максимального прилива (Рис. 14), 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 в 25 м, а на Белом море – уже на удалении в 5 м (Рис. 15). Это может говорить о более мощном и далёком заплеске водорослей на побережье Баренцева моря, т.е., о большей ширине супралиторальной зоны.

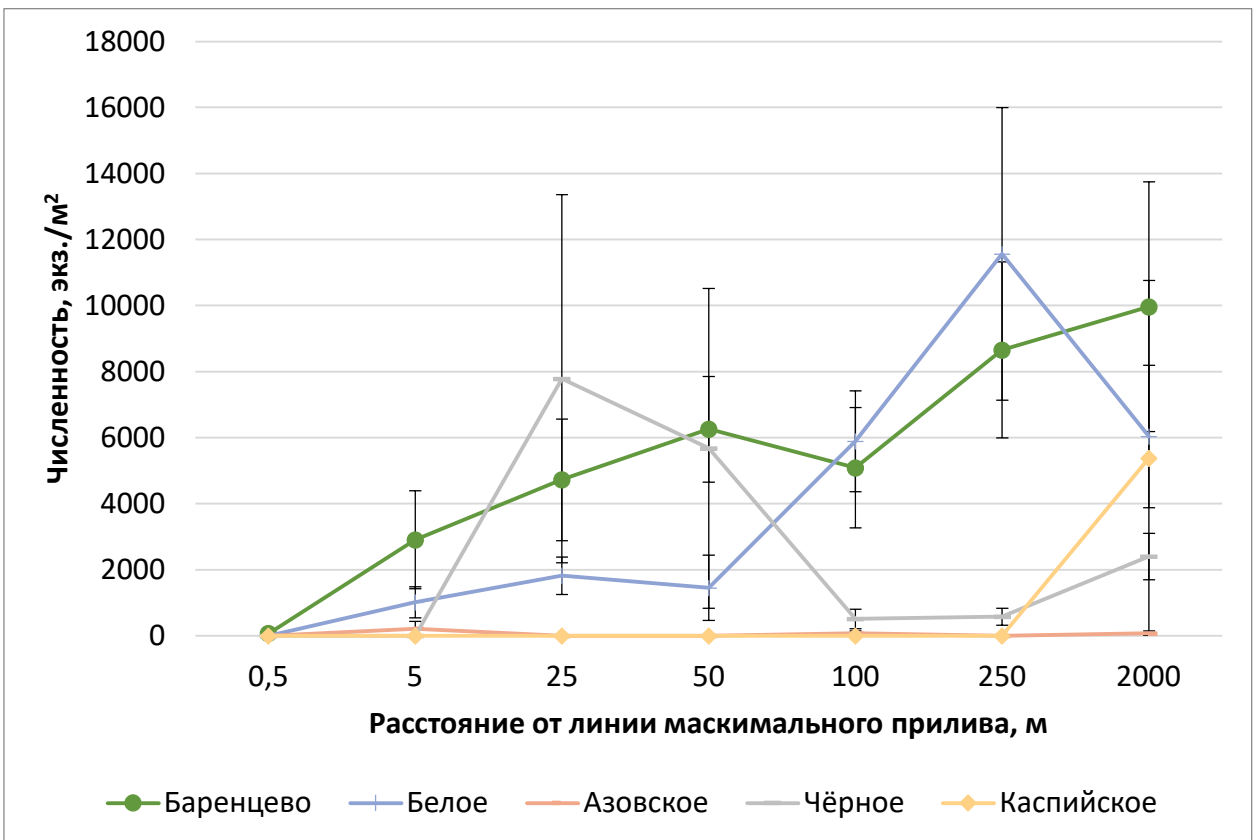
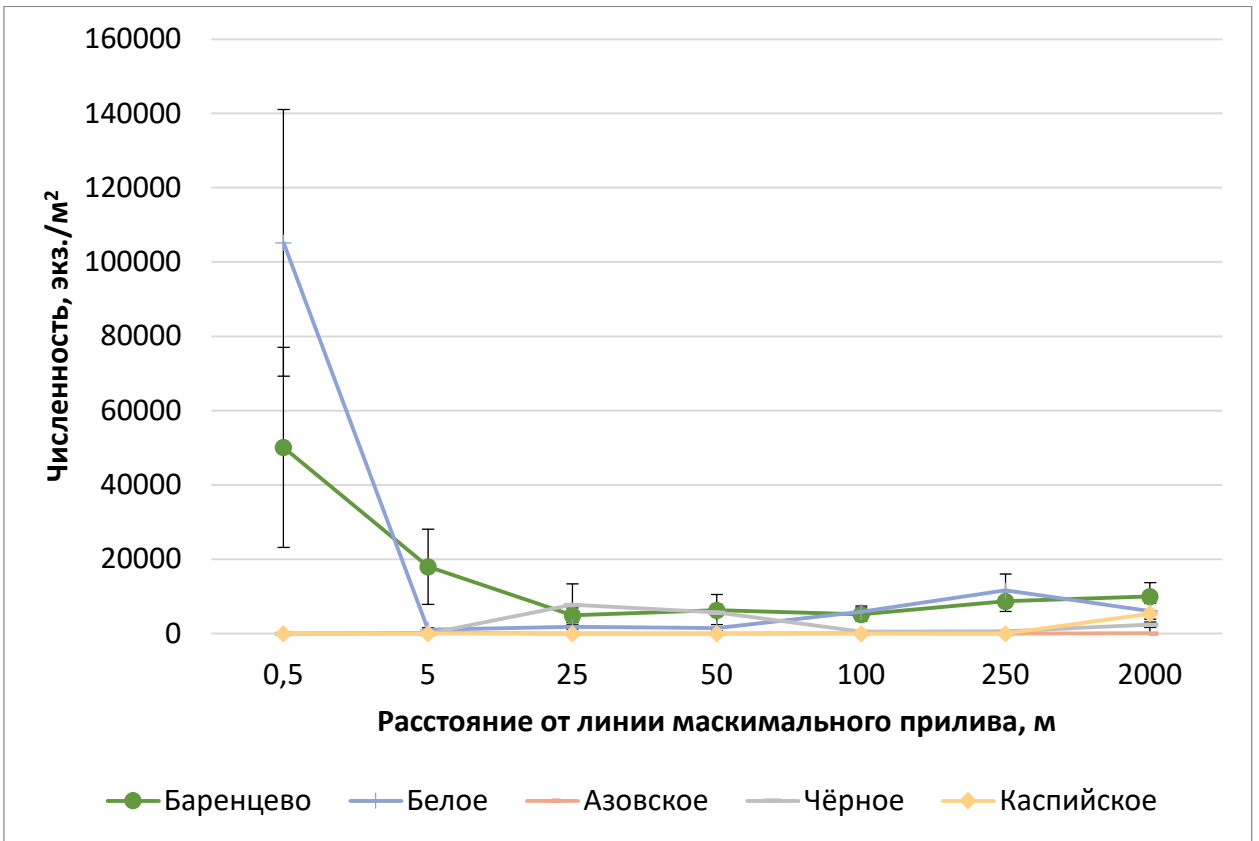


Рис. 14. Распределение общей численности энхитрид (вверху) и численности отдельно почвообитающих энхитрид (внизу) в градиенте

удаления от линии максимального прилива (среднее \pm стандартная ошибка), экз./м².



Рис. 15. Доля литоральных (обозначены голубым), амфибийных (обозначены жёлтым) и почвообитающих (обозначены зелёным) энхитреид в общей численности энхитреид в градиенте удаления от линии максимального прилива Баренцева моря (вверху) и Белого моря (внизу).

Согласно критерию Тьюки, численность литоральных и амфибийных энхитреид на Баренцевом море достоверно не уменьшается в градиенте удаления от зоны максимального прилива, что можно объяснить как большой шириной супралиторали, так и заносом литоральных и амфибийных видов энхитреид в глубину суши (*M. argentea* на удаление 25 м на трансекте 1 и *L. sp. juv.* на удаление 100 м на трансекте 3). При этом численность почвообитающих энхитреид на Баренцевом море значимо увеличивается в градиенте удаления от линии максимального прилива Баренцева моря (Табл. 9), как и численность наиболее широко представленного здесь вида энхитреид *C. sphagnetorum* (Рис. 16). 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; $p<0,05$).

Таблица 9. Численность литоральных+амфибийных и почвообитающих энхитреид в градиенте удаления от линии максимального прилива на каждом из пяти морей. Жирным показаны различия гомогенных выборок при применении критерия Тьюки.

Море	Экологическая группа	Удаление от моря, м						
		0,5	5	25	50	100	250	2000
Баренцево	литоральные+амфибийные	50056±26954 ^a	15061±10713 ^a	218±218 ^a	0±0 ^a	73±73 ^a	0±0 ^a	0±0 ^a
	почвообитающие	73±73 ^a	2910±1486 ^{a,b}	4729±1842 ^{a,b}	6257±1598 ^{a,b}	5093±1826 ^{a,b}	8658±2667 ^{a,b}	9968±3780 ^b
Белое	литоральные+амфибийные	105206±35920 ^a	73±73 ^b	0±0 ^b	0±0 ^b	0±0 ^b	73±73 ^b	0±0 ^b

	почвообитающие	0±0 ^a	1019±472 ^a	1819±565 ^a	1455±990 ^a	5893±1523 ^{a,b}	11568±4428 ^b	6039±2159 ^{a,b}
Чёрное	почвообитающие	0±0 ^a	0±0 ^a	7785±5575 ^a	5675±4842 ^a	509±294 ^a	582±259 ^a	2401±700 ^a
Азовское	почвообитающие	0±0 ^a	218±218 ^a	0±0 ^a	0±0 ^a	73±73 ^a	0±0 ^a	73±73 ^a
Каспийское	почвообитающие	0±0 ^a	0±0 ^a	0±0 ^a	0±0 ^a	0±0 ^a	0±0 ^a	5384±5384 ^a

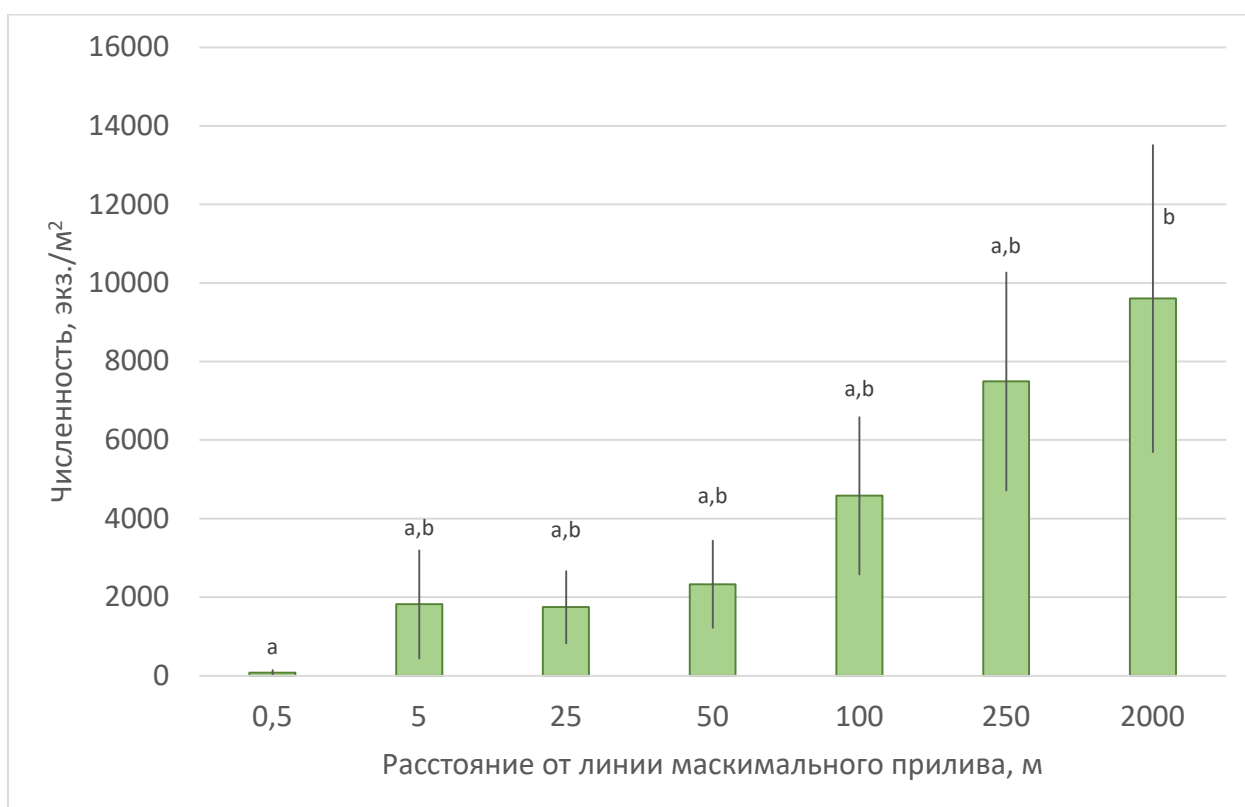


Рис. 16. Распределение численности *C. sphagnetorum* s.l. (среднее ± стандартная ошибка, экз./м²) в градиенте удаления от линии максимального прилива Баренцева моря. Гомогенные выборки (a,b) даны согласно критерию Тьюки.

Численность литоральных и амфибийных энхитреид на Белом море согласно критерию Тьюки достоверно уменьшается при удалении от зоны максимального прилива более чем на 0,5 м (см. Табл. 9), а численность почвообитающих энхитреид на трансектах, расположенных на Белом море, значимо увеличивается в градиенте удаления от линии максимального прилива (см. Табл. 9). 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. Найденные в ходе работы над данной диссертацией на побережьях Азовского, Чёрного и Каспийского морей водоросли были иссушены солнцем и не могли поддерживать влажность, необходимую для обитания энхитреид. Впрочем, о встречаемых иногда многотысячных скоплениях литоральных энхитреид в водорослях на побережье Чёрного моря известно по литературным данным (Шурова, 2019). На Азовском, Чёрном и Каспийском море численность энхитреид значимо не изменяется в градиенте удаления от моря (см. Табл. 9).

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

В данном разделе приводятся русскоязычные (по вопросам терминологии см. легенду к Рис. 2) описания и диагнозы двух новых для науки видов энхитреид, обнаруженных в ходе работы над данной диссертацией на северном Кавказе. Описания таксонов опубликованы в англоязычной литературе (Degtyarev et al., 2022, 2023).

Fridericia samurai Degtyarev, 2022

Голотип. ZMMU 1262 (Зоологический музей МГУ), половозрелая особь, сохранена в 96% этаноле. Самурский лес, рядом с рекой Самур, 41.8465° СШ, 48.5696° ВД, 20.10.2020, Магарамкентский район, Республика Дагестан, Российская Федерация. Собрал М. Дегтярёв.

Паратипы. Две особи (коллекция ИПЭЭ РАН) из типового местообитания, та же дата и сборщик.

Дополнительный материал. Шесть особей из типового местообитания, две особи из другой части Самурского леса (41.8326 ° СШ; 48.5261° ВД). Не сохранены.

Этимология. Назван благодаря специфической форме и положению дивертикулов ампулы сперматеки, напоминающим «маэдатэ», деревянное украшение самурайского шлема; также по ассоциации с местом, где вид был найден (Самурский лес рядом с рекой Самур).

Диагноз. Новый вид может быть признан благодаря следующей комбинации признаков: (1) не более 4 щетинок в пучке; (2) поясок седловидный, не развит с брюшной стороны; (3) пять пар нефридиев перед в предпоясковых сегментах; (4) целома-лентициты типа «а»; (5) придатки пищевода короткие, просто устроенные; (6) железы у выводного отверстия

наружного протока сперматеки отсутствуют, ампулы сперматек открываются в пищевод отдельно, каждая ампула обладает двумя длинными изгибающимися дивертикулами, заполняющимися спермой.

Описание. *Fridericia* среднего размера, длина тела 9–10 мм, ширина 270–310 мкм в сегменте VIII и 320–340 мкм в пояске. Число сегментов 38–45. Формула щетинок 3,4 – 4,3,(2) : 3,4 – 4,3,(2). Щетинки в пучках организованы попарно: большие внешние щетинки (длина с. 50 мкм в латеральных пучках и с. 45 мкм в вентральных; диаметр с. 3 мкм) и меньшие внутренние (длина 20–25 мкм, диаметр с. 2 мкм). В нескольких каудальных сегментах всего по 2 щетинки в пучках. Головная пора в 0/1. Дорсальные поры начиная с VII. Железистые клетки эпидермиса бледные, не окрашенные, собраны в 3–4 (обычно 3) ряда на сегмент. Субневральные железы отсутствуют. Стенка тела с. 25 мкм толщиной, кутикула тонкая, толщиной менее 1 мкм. Диссепименты 6/7–9/10 утолщённые, 3–3.5 мкм шириной. Мозг сзади тупой формы, 125–130 мкм длиной, с. 90 мкм шириной. Придатки пищевода короткие, просто устроенные, не распространяются дальше сегментов IV и V. Септальные железы в IV–VI, все три пары без дорсального соединения, во всех парах представлены как дорсальные, так и вентральные доли. Хилусные клетки в XIII–XIV, занимают два сегмента. Хлорогенные клетки пищевода начиная с сегмента V, коричневые в поляризованном свете. Pars tumida в кишечнике не замечен. Нефридиев в предпоясковых сегментах 5 пар, с 6/7 до 10/11, длина антесептальной части относится к длине постсептальной как 1:1.5–2. Спинной кровеносный сосуд начинается в XVIII, часто малозаметен. Кровь бесцветна. Два типа целомоцитов: целомо-мукоциты эллипсоидные, без заметных везикул, типа “а” (Möller 1971), 40–50 мкм длиной и с. 25 мкм шириной; целомо-лентициты небольшие, с. 5–6 мкм длиной и с. 3 мкм шириной. Поясок занимает сегменты XII–1/3XIII, седловидной формы, с брюшной стороны не развит; клетки пояска образуют примерно 25 регулярных приподнятых рядов. Семенники и семенные воронки в XI. Взрослые сперматозоиды примерно 100

μм длиной, собраны в пучок в семенной воронке. Семенные воронки бочкообразные, маленькие, около 75–90 μм длиной и 40–50 μм шириной, кольца семенных воронок не шире (или лишь немного шире) тел семенных воронок (Рис. 17С). Семяпровод ограничен сегментом XII, образует множество витков, 8–9 μм шириной. Семенные мешки в XI, занимают только один сегмент. Мужские копуляторные органы с. 80 μм длиной и 50–55 μм шириной, почти того же размера, что и семенные воронки. Бурсальная щель имеет в целом продольное положение. Сперматеки: железы у выводного отверстия наружного протока отсутствуют; наружные протоки 240–265 μм длиной, 12–13 μм шириной, переходящие в ампулу, внутренний канал 4 μм шириной. Ампула почти сферическая, 45–50 μм длиной и с. 40 μм шириной, обладает двумя длинными изгибающимися дивертикулами, заполняющимися спермой и ориентированными к выводному отверстию. Полости в дивертикулах и дистальная часть ампулы формируют общую U-образную полость, содержащую сперму (Рис. 17А,В). Длина дивертикулов сперматеки с. 80 μм, ширина 13–18 μм. Ампулы открываются в пищевод отдельно в сегменте V. Не более одного зрелого ооцита одновременно.

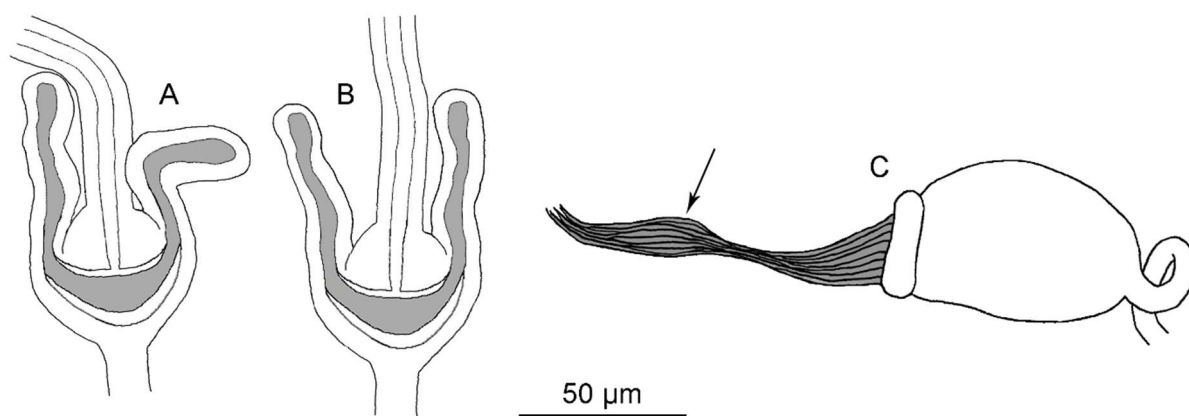


Рис. 17. Некоторые признаки *Fridericia samurai* А, В. Вариативность дивертикулов ампулы сперматеки. С. Семенная воронка со сперматозоидами (указаны стрелкой).

Распространение. Описан из следующего локалитета: Российская Федерация, Республика Дагестан, Магарамкентский район, Самурский лес, Реликтовый умеренно-субтропический лиановый лес с преобладанием дуба и тополя. Позднее найден в Республике Адыгея, город Майкоп, хребет Магиеж-Уахш, дубовый лес (Degtyarev et al., 2022).

Замечания. Существует много видов *Fridericia*, обладающих двумя дивертикулами ампулы сперматеки и максимум четырьмя щетинками в вентральных предпоясковых пучках, то есть, принадлежащих к группе «Е» по Р. Шмельцу (Schmelz, 2003). В этой группе видов только *F. gamothesa* Issel, 1905 и *F. christeri* Rota & Healy, 1999 сочетают простые неразветвлённые придатки пищевода с пятью парами нефридиев в предпоясковых сегментах, целомото-мукоцитами типа «а» и отсутствием желёз у выводного отверстия наружного протока сперматеки. При этом, у *F. gamothesa* ампулы сперматек сливаются в единую полость, а поясок муфтовидный, тогда как у *F. samurai* ампулы открываются в пищевод независимо, а поясок отсутствует с брюшной стороны. У *F. christeri* семенные воронки и семенные мешки больше, чем у *F. samurai* sp. nov., и есть субневральные железы. Также стоит отметить, что подавляющее большинство половозрелых особей *F. christeri* лишены сперматек. *F. roembkei* Schmelz & Collado, 2013 и *F. ciliothesa* Schmelz & Collado, 2013 напоминают *F. samurai* формулой щетинок, небольшими семенными воронками, отсутствием желёз у выводного отверстия наружного протока сперматеки и, до некоторой степени, формой ампулы и дивертикулов сперматеки. Однако у *F. roembkei* и *F. ciliothesa* дивертикулы ампулы сперматеки подразделяются на периферическую часть, содержащую сперму, и переходную реснитчатую часть, соединяющую периферическую часть с ампулой. У рода *Fridericia* подобная форма дивертикулов считается важным определительным признаком (Schmelz, Collado, 2010a). Также, и *F. roembkei*, и *F. ciliothesa* обладают ветвящимися придатками пищевода и лишены семенных мешков. Пожалуй, более всего *F. samurai* морфологически сходна с

F. brachiata Rota, 1994, которая обладает такими же изгибающимися дивертикулами ампулы сперматеки. Также стоит отметить, что *F. brachiata* описана из западной Анатолии, которая климатически сходна с восточным Дагестаном (Beck et al., 2018). Однако *F. brachiata* отличается от нового вида наличием желёз у выводного отверстия наружного протока сперматеки, а также наличием до шести щетинок в вентральных предпоясковых пучках. Также, наружный проток сперматеки у *F. brachiata* намного короче, а семенные мешки намного больше, чем у *F. samurai*.

***Fridericia gongalskyi* Degtyarev, 2023**

Голотип. ZMMU 1263 (Зоологический музей МГУ), половозрелая особь, сохранена в 96% этаноле. Пойменный лес, 44.2304° СШ, 40.1927° ВД; 442 м. н.у.м., 20.04.2021, Майкопский район, Республика Адыгея, Российская Федерация. Собрал Д. Коробушкин.

Паратипы. Две особи ZMMU 1264, 1265 из букового леса (44.19536° СШ, 40.07729° ВД; 1179 м. н.у.м.), Апшеронский район, Краснодарский Край, Российская Федерация, те же дата и сборщик.

Дополнительный материал. Две особи из типового местообитания. Не сохранены.

Этимология. Вид назван в честь К.Б. Гонгальского, организовавшего исследования фауны энхитреид России.

Диагноз. Новый вид может быть узнан благодаря следующей комбинации признаков: (1) менее 40 сегментов; (2) максимум 4 щетинки в пучке; (3) поясок муфтовидный, развит с брюшной стороны; (4) целоמוкоциты типа «а»; (5) три пары нефридиев в предпоясковых сегментах; (6) длинные придатки пищевода; (7) хилусные клетки расположены в послепоясковых сегментах; (8) ампула сперматеки с двумя удлинёнными

дивертикулами, у выводного отверстия наружного протока сперматеки одна железа.

Описание. *Fridericia* небольшого размера, длина тела 6–7 mm, ширина – а 190–220 μm в сегменте VIII и 220–245 μm в пояске. Число сегментов (33)–35–38. Формула щетинок 3,4–4,3,2 : (3),4–4,3,2. Щетинки в пучках организованы попарно: большие внешние щетинки (длина с. 30 μm; диаметр 2–3 μm) и меньшие внутренние (длина с. 25 μm, диаметр с. 1,5 μm). В нескольких каудальных сегментах всего по 2 щетинки в пучках. Головная пора в 0/1. Дорсальные поры начиная с VII. Железистые клетки эпидермиса бледные, не окрашенные, собраны в один ряд на сегмент; каждая железистая клетка с. 10 μm шириной и 20–35 μm длиной. Субневральные железы отсутствуют. Стенка тела с. 15 μm толщиной, кутикула толстая, толщиной 6–7 μm. Мозг сзади тупой формы, 120–130 μm длиной, 90–100 μm шириной. Придатки пищевода длинные, но не закрученные (Рис. 18А), распространяются до сегментов V–VI или даже VII. Септальные железы в IV–VI, первые две пары с широким дорсальным соединением, во всех парах представлены как дорсальные, так и вентральные доли. Хилусные клетки в XIII–XIV, занимают два сегмента. Хлорогенные клетки пищевода начиная с сегмента V, коричневые в поляризованном свете. *Pars tumida* в кишечнике не замечен. Нефридиев в предпоясковых сегментах 3 пар, с 7/8 до 9/10, длина антесептальной части относится к длине постсептальной как 1:1.5–2 (Рис. 18В). Спинной кровеносный сосуд начинается в XVII (иногда в XVIII?). Кровь бесцветна. Два типа целомоцитов: целомо-мукоциты эллипсоидные, без заметных везикул, типа “а” (Möller 1971), 20–30 μm длиной и 15–20 μm шириной; целомо-лентициты относительно крупные, 6–12 μm длиной и 3–4 μm шириной. Целомо-лентициты очень многочисленны и визуальнo доминируют над целомо-мукоцитами. Поясок занимает сегменты XII–1/3XIII, муфтовидной формы, с брюшной стороны развит; клетки пояска образуют 19–20 регулярных приподнятых рядов. Семенники и семенные воронки в XI. Взрослые

сперматозоиды примерно 100 μm длиной, собраны в пучок в семенной воронке. Головки сперматозоидов трудноразличимы. Семенные воронки бочкообразные, упругие, 85–110 μm длиной и 40–60 μm шириной, кольца семенных воронок уже их тел, 20–25 в диаметре (Рис. 18С). Семяпровод ограничен сегментом XII, образует множество витков, с. 6 μm шириной. Семенные мешки в XI, занимают только один сегмент. Мужские копуляторные органы 50–55 μm длиной и с. 40 μm шириной. Бурсальная щель имеет в целом продольное положение, длиной 20 μm , с небольшими выступами на кончиках. Сперматеки (Рис. 18D): железа у выводного отверстия наружного протока одна, шириной с наружный проток. Наружные протоки 170–180 μm длиной, с. 10 μm шириной, переходящие в ампулу, внутренний канал 2.5–3.5 μm шириной. Ампула тонкая, почти не заметна за дивертикулами. На каждой ампуле по два дивертикула, ориентированных в сторону отверстия наружного протока. Полости в дивертикулах и дистальная часть ампулы формируют общую U-образную полость, содержащую сперму. Длина дивертикулов сперматеки с. 30 μm , ширина с. 10 μm . Ампулы открываются в пищевод отдельно в сегменте V. От одного до трёх зрелых ооцитов одновременно.

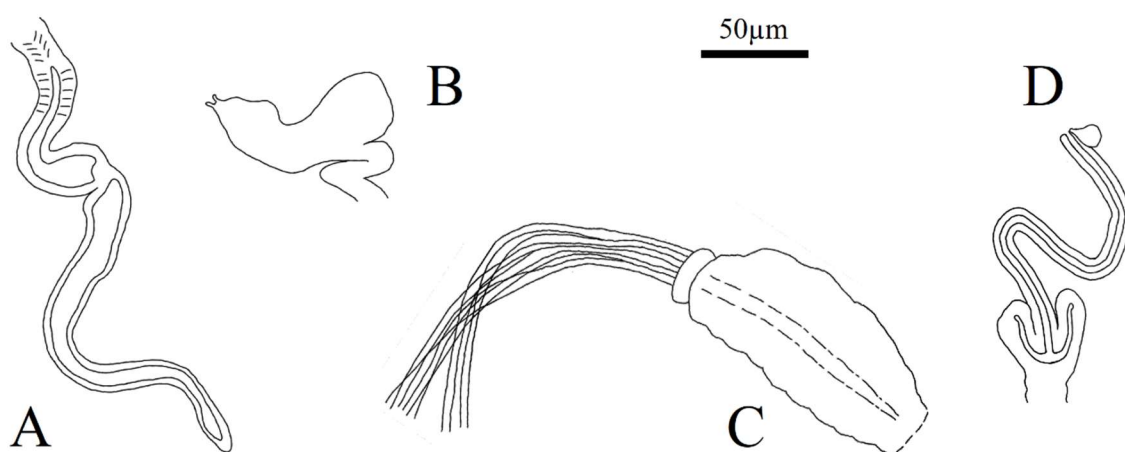


Рис. 18. Некоторые признаки *Fridericia gongalskyi*. Придаток пищевода. В. Нефридий в предпоясковом сегменте. С. Семенная воронка со сперматозоидами. D. Общий вид сперматеки.

Распространение. Лиственные леса в северо-западной части Кавказа (республика Адыгея и Краснодарский край).

Замечания. Среди *Fridericia* есть лишь три описанных вида с числом нефридиев меньшим, чем четыре. Это *F. lacii* Dózsa-Farkas, 2009, *F. profundicola* Dózsa-Farkas, 1991 (см. Dózsa-Farkas, 2009) и *F. parasitica* Černosvitov, 1928. *F. gongalskyi* отличается от *F. lacii* более длинными придатками пищевода, послепоясковым положением хилусных клеток и удлинённой формой дивертикулов ампулы сперматеки. В отличие от *F. profundicola*, *F. gongalskyi* обладает простыми (не закрученными) придатками пищевода и дивертикулами ампулы сперматеки, ориентированными в сторону наружного отверстия выводного протока. Энхитреида-эктокомменсал *F. parasitica* имеет всего две пары нефридиев в предпоясковых сегментах, четыре дивертикула ампулы сперматеки, до 16 щетинок в пучке и обладает прочими необычными признаками, скорее всего, связанными с образом жизни *F. parasitica*.

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 зообиомах 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, дополнят 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 заливным 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 в Краснодарском крае и Калмыкии местные популяции энхитреид реагируют на влияние рисоводства по-разному: в Калмыкии численность энхитреид на рисоводческих угодьях повышается, а в Краснодарском крае – снижается.

Фактора 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, при этом 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 литературы

1. Антонов, С.И. Среднеплейстоценовые оледенения центра Русской равнины. Проблемы стратиграфии и палеогеографии / С.И. Антонов, Г.И. Рычагов, Н.Г. Судакова // Бюллетень Комиссии по изучению четвертичного периода. — 2004. — № 65. — С. 5-16.
2. Аринушкина, Е.В. Руководство по химическому анализу почв / Е.В. Аринушкина. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1970. — 487 с.
3. Баранов, А.П. Модификация биотеста с энхитреидами для оценки характера загрязнения субстрата осадками сточных вод / А.П. Баранов, М.И. Лунёв, Л.П. Воронина // Теоретическая и прикладная экология. — 2020. — № 4. — С. 169-175.
4. Карта Биомы России (м. 1:7 500 000) в серии карт природы для высшей школы / Г.Н. Огуреева [и др.]. — М.: ООО «Финансовый и организационный консалтинг», 2015. — 200 с.
5. Бобров, А.А. Почва как среда обитания животных / А.А. Бобров, К.Б. Гонгальский, А.С. Зайцев // Роль почвы в формировании и сохранении биологического разнообразия / под ред. Г.В. Добровольского, И.Ю. Чернова. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. — 273 с.
6. Бызова, Ю.Б. Почвенные беспозвоночные беломорских островов Кандалакшского заповедника / Ю.Б. Бызова, А.В. Уваров, В.Г. Губина [и др.]. — М.: Наука, 1986. — 312 с.
7. Вестхайде, В. Зоология беспозвоночных в двух томах. Том 1: от простейших до моллюсков и артропод / В. Вестхайде, Р. Ригер; пер. с нем. под ред. проф. А.В. Чесунова. — М.: Т-во научных изданий КМК, 2008. — 512с.
8. Всеволодова-Перель, Т.С. Структура и функционирование почвенного населения дубрав Среднерусской лесостепи / Т.С. Всеволодова-Перель, И.В. Кудряшева, С.Ю. Грюнталь [и др.]. — М.: Наука, 1995. — 152 с.
9. Гасанов, Т.Г. К вопросу повышения эффективности строительства и эксплуатации рисовых оросительных систем в условиях РД / Т.Г. Гасанов,

- М.Р. Гусейнов // Вестник Дагестанского государственного технического университета. Технические науки. — 2014. — № 3(34).
10. Гераськина, А.П. Люмбрикофауна темнохвойных лесов в верховьях реки Печора / А.П. Гераськина // Труды Печоро-Ильчского заповедника. — 2015. — Вып. 17. — С. 48-57.
 11. Гиляров, М.С. Методы количественного учёта почвенной фауны / М.С. Гиляров // Почвоведение. — 1941. — № 4. — С. 48-77.
 12. Гиляров, М.С. Особенности почвы как среды обитания и её значение в эволюции насекомых / М.С. Гиляров. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. — 280 с.
 13. Гиляров, М.С. Зоологический метод диагностики почв / М.С. Гиляров. — М.: Наука, 1965. — 277 с.
 14. Гиляров, М.С. Предисловие / М.С. Гиляров // Методы почвенно-зоологических исследований / М.С. Гиляров. — М.: Наука, 1975а. — С. 7-11.
 15. Гиляров, М.С. Условия обитания беспозвоночных животных разных размерных групп в почве / М.С. Гиляров // Методы почвенно-зоологических исследований / М.С. Гиляров. — М.: Наука, 1975б. — С. 7-11.
 16. Гиляров, М.С. Учёт крупных почвенных беспозвоночных (мезофауны) / М.С. Гиляров // Методы почвенно-зоологических исследований / М.С. Гиляров. — М.: Наука, 1975с. — С. 12-29.
 17. Гиляров, М.С. Животные и почвообразование / М.С. Гиляров // Биология почв северной Европы / под ред. Д.А. Криволуцкого. — М.: Наука, 1988. — С. 7-15.
 18. Гиляров, М.С. Жизнь в почве / М.С. Гиляров, Д.А. Криволуцкий. — М.: Молодая гвардия, 1985. — 191с.
 19. Гонгальский, К.Б. Лесные пожары и почвенная фауна / К.Б. Гонгальский. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2014. — 169 с.
 20. Горшкова, И.А. Чувствительность почвенных энхитрид (*Oligochaeta*, *Enchytraeidae*) к поллютантам различной природы. Диссертация на соискание

учёной степени кандидата биологических наук / И.А. Горшкова. — Москва, 2013. — 120 с.

21. Григорьев, А.А. Географическая зональность и некоторые её закономерности / А.А. Григорьев // Изв. АН СССР. Серия геогр. — 1954. — № 5-6. — С. 21-35.

22. 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.

23. 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.

24. Добровольский, Г.В. Роль почвы в формировании и сохранении биологического разнообразия / Г.В. Добровольский, И.Ю. Чернов, А.А. Бобров [и др.]. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. — 273 с.

25. Зайцев, А.С. Оценка численности, биомассы и видового состава энхитреид / А.С. Зайцев, А.Д. Покаржевский // Методы исследования структуры, функционирования и разнообразия детритных пищевых цепей. — М., Институт проблем эволюции и экологии им. А.Н.Северцова РАН, 2003. — С. 61-66.

26. Залеская, Н.Т. Фауна энхитреид (Oligochaeta, Enchytraeidae) Московской области / Н.Т. Залеская // Почвенные беспозвоночные Московской области / под ред. М.С. Гилярова. — М.: Наука, 1982. — С. 119-133.

27. Зверева, Ю.М. Особенности экологии *Mesenchytraeus bungei* Michaelson (Annelida, Oligochaeta) – массового вида олигохет зоны заплеска озера Байкал / Ю.М. Зверева, О.А. Тимошкин, Е.П. Зайцева, О.В. Попова, А.Г. Лухнёв, И.В.

- Томберг, Н.Н. Куликова, В.С. Вишняков // Известия Иркутского государственного университета. Серия «Биология. Экология». — 2012. — № 5(3). — С. 123-135.
28. Ипатьева, Г.В. Методы исследования почвенной мезофауны / Г.В. Ипатьева. — Саратов: Издательство Саратовского университета, 1988. — 43 с.
29. Карта «Зоны и типы поясности растительности России и сопредельных территорий» (1:8 000 000) / Г.Н. Огуреева, И.М. Микляева, И.Н. Сафронова, Т.К. Юрковская. — М.: Экор Москва, 1999. — 2 с.
30. Ковалевская, Н. А. Акарофауна жилых застроек и открытых участков в условиях города / Н.А. Ковалевская, С.П. Коханская, И.А. Литвенкова // Веснік Віцебскага дзяржаўнага ўніверсітэта. — 2014. — № 3. — С. 13-17.
31. Ковда, В.А. Основы учения о почвах. Общая теория почвообразовательного процесса. Книга первая / В.А. Ковда. — М.: Наука, 1973. — 456 с.
32. Криволуцкий, Д.А. Почвенная фауна в кадастре животного мира / Д.А. Криволуцкий, А.Д. Покаржевский, М.Г. Сизова. — Ростов-на-Дону: Издательство Ростовского университета, 1985. — 96 с.
33. Криволуцкий, Д.А. Животные в биогенном круговороте веществ / Д.А. Криволуцкий, А.Д. Покаржевский. — М.: Знание, 1986. — 64 с.
34. Курчева, Г.Ф. Роль животных в почвообразовании / Г.Ф. Курчева. — М.: Знание, 1973. — 64 с.
35. Кучерук, В.В. Степной фаунистический комплекс млекопитающих и его место в фауне Палератики / В.В. Кучерук // География населения наземных животных и методы его изучения / под ред. А.Н. Формозова А.Н. — М., Л.: Изд-во АН СССР, 1959. — 312 с.
36. Мильков, Ф.Н., Физическая география СССР: Общий обзор. Европейская часть. Кавказ / Ф.Н. Мильков, Н.А. Гвоздецкий. — М.: Высшая школа, 1986. — 376 с.

37. Мордкович, В.Г. Зооэдафон западно-сибирской северной тайги: Пространственная экология населения почвообитающих членистоногих естественных и нарушенных местообитаний / В.Г. Мордкович, И.И. Любечанский, О.Г. Березина, И.И. Марченко, В.С. Андриевский. — Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2014. — 168 с.
38. Мордкович, В.Г. Степные экосистемы / В.Г. Мордкович. — Новосибирск: Академ. изд-во «Гео», 2014. — 170 с.
39. Огуреева, Г.Н. География биразнообразия бореальных лесов / Г.Н. Огуреева, Н.Б. Леонова, А.К. Даниленко, В.Ю. Румянцев // Природные ресурсы, их использование и охрана. — М.: Изд. дом: Городец, 2004. — С. 442-460.
40. Огуреева, Г.Н. Биразнообразие биомов России. Равнинные биомы / Г.Н. Огуреева, Н.Б. Леонова, И.М. Микляева [и др.]. — М.: ФГБУ «ИГКЭ», 2020. — 623 с.
41. Перель, Т.С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР (с определительными таблицами Lumbricidae и других Megadrili) / Т.С. Перель. — М.: Наука, 1979. — 272 с.
42. Покаржевский, А.Д. Введение / А.Д. Покаржевский, К.Б. Гонгальский, А.С. Зайцев // Методы исследования структуры, функционирования и разнообразия детритных пищевых цепей. — М., Институт проблем эволюции и экологии им. А.Н. Северцова РАН, 2003. — С. 7-8.
43. Раковская, Э.М. Физическая география России: учеб. для студентов вузов: в 2 ч. / Э.М. Раковская, М.И. Давыдова. — М.: Владос, 2001. — Т. 1: Общий обзор. Европейская часть и островная Арктика — 285 с.
44. Рапопорт, И.Б. Новый для фауны Кавказа вид рода *Lumbricus* (L., 1758) (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) / И.Б. Рапопорт // Зоологический журнал. — 2005. — № 8(84). — С. 1015-1016.
45. Родионова, Н.С. Биолюминесцентные системы почвенных энхитреид (*Annelida*: *Clitellata*: *Oligochaeta*: *Enchytraeidae*). Диссертация на соискание

учёной степени кандидата биологических наук / Н.С. Родионова; Институт биофизики СО РАН. — Красноярск, 2004. — 123 с.

46. Стриганова, Б.Р. Зональные тренды динамики разнообразия животного населения почв / Б.Р. Стриганова // Динамика разнообразия животного мира. — Москва: ИПЭЭ РАН, 1997. — С. 25-34.

47. Стриганова, Б.Р. Структура и функции сообществ почвообитающих животных / Б.Р. Стриганова // Структурно-функциональная роль почв и почвенной биоты в биосфере / отв. ред. Г.В. Добровольский. — М.: Наука, 2003. — С. 151-174.

48. Стриганова, Б.Р., Структурно-функциональная организация животного населения почвы / Б.Р. Стриганова, А.А. Бобров, А.А. Евсюнин, Е.Д. Коробов, А.А. Рахлеева, О.В. Старикова // Регуляторная роль почвы в функционировании таёжных экосистем/ отв. ред. Г.В. Добровольский. — М.: Наука, 2002. — С. 227-272.

49. Стриганова, Б.Р. Животное население почв бореальных лесов Западно-Сибирской равнины / Б.Р. Стриганова, Н.М. Порядина. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. — 234 с.

50. Чекановская, О.В. Водные малощетинковые черви фауны СССР / О.В. Чекановская. — М.: Изд. акад. наук СССР, 1962. — 411 с.

51. Чернов, Ю.И. Природная зональность и животный мир суши / Ю.И. Чернов. — М.: Мысль, 1975. — 222 с.

52. Чернов, Ю.И. Экология и биогеография. Избранные работы / Ю.И. Чернов. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. — 580 с.

53. Чернявский, В.И. Материалы для сравнительной зоогеографии Понта / В.И. Чернявский // Тр. 1-го Съезда рус. естествоисп. и врач., отд. зоол. — 1868. — С. 1-136.

54. Шурова, Н.М. Малощетинковые черви Oligochaeta Черного моря / Н.М. Шурова. — НАНУ, Институт морской биологии, Киев: Наукова думка, 2019. — 141 с.

55. Abrahamsen, G. Ecological study of Enchytraeidae (Oligochaeta) in Norwegian coniferous forest soils / G. Abrahamsen // *Pedobiologia*. — 1972. — N 12. — P. 26-82.
56. Abrahamsen, G. A long term study of the enchytraeid (Oligochaeta) fauna of a mixed coniferous forest and the effect of urea fertilization / G. Abrahamsen, W.N. Thompson // *Oikos*. — 1979. — N 32. — P. 318-327.
57. Babel, U. Enchytraeen-Lösungsgefüge in Löss / U. Babel // *Geoderma*. — 1968. — N. 2. — P. 57–63.
58. Bauer, R. Survival of frost and drought conditions in the soil by enchytraeids (Annelida; Oligochaeta) in Arctic, subalpine and temperate areas / R. Bauer // *European Journal of Soil Biology*. — 2002. — N. 38. — P. 251-254.
59. Bardgett, R.D. Belowground biodiversity and ecosystem functioning / R.D. Bardgett, W.H. van der Putten // *Nature*. — 2014. — N 515(7528). — P. 505-511.
60. Beck, H.E. Present and future Köppen-Geiger climate classification maps at 1-km resolution / H.E. Beck, N.E. Zimmermann, T.R. McVicar, N. Vergopolan, A. Berg, E.F. Wood // *Scientific data*. — 2018. — N 5. — P. 180-214.
61. Bely, A.E. Molecular phylogeny of naidid worms (Annelida: Clitellata) based on cytochrome oxidase I / A.E. Bely, G.A. Wray // *Molecular phylogenetics and evolution*. — 2004. — V. 30. — P. 50-63.
62. Bengtsson, G. Population density and species number of enchytraeids in coniferous forest soil polluted by a brass mill / G. Bengtsson, S. Rundgren // *Pedobiologiu*. — 1982. — N 24. — P. 211-218.
63. Beylich, A. Annelid coenoses of wetlands representing different decomposer communities / A. Beylich, U. Graefe // *Soil organisms, soil ecological processes and trace gas emissions*. — Berlin: Springer, 2002. — P. 1-10.
64. Bohn, U. The use and application of the map of the natural vegetation of Europe with particular reference to Germany / U. Bohn, G. Gollub // *Biology and Environment, Proceedings of the Royal Irish Academy*. — 2006. — V. 106B(3). — P. 199-213.

65. Boros, G. Enchytraeids (Oligochaeta, Enchytraeidae) from potting compost purchasable in the Hungarian retail trade / G. Boros // *Opusc. Zool. Budapest.* — 2010. — N 41. — P. 237-240.
66. Brown, S. Assessing the usefulness of histone H3, U2 snRNA and 28S rDNA in analyses of polychaete relationships / S. Brown, G. Rouse, P. Hutchings, D. Colgan // *Australian Journal of Zoology.* — 1999. — V. 47. — P. 499-516.
67. Brussaard, L. Biogeography and phylogenetic community structure of soil invertebrate ecosystem engineers: global to local patterns and implications for ecosystem functioning and global environmental change impacts / L. Brussaard, D.K. Aanen, M. Briones, T. Decaëns, G.B. De Deyn, T.M. Fayle, S.W. James, T. Nobre // *The Oxford Handbook of Soil Ecology and Ecosystem Services* / ed. by D. Wall. — Oxford: Oxford University Press, 2012. — P. 201-232.
68. Chalupský, J. Terrestrial Enchytraeidae (Oligochaeta) and Parergodrilidae (Polychaeta) from Sweden, with description of a new enchytraeid species / J. Chalupský // *Zoologica Scripta.* — 1992. — N 21. — P. 133-150.
69. Chen, J. Systematics of the Enchytraeidae (Annelida, Clitellata): past, present and future / J. Chen, W. Jiang, Q. Shen, J. Xie // *Acta Ecologica Sinica.* — 2015. — N 35(8). — P. 2461-2472.
70. Chenuil, A. Problems and Questions Posed by Cryptic Species. A Framework to Guide Future Studies / A. Chenuil, A.E. Cahill, N. Délémontey, E. Du Salliant du Luc, H. Fanton // *From Assessing to Conserving Biodiversity. Conceptual and Practical Challenges. History, Philosophy and Theory of the Life Sciences*, vol 24 / ed. by E. Casetta, J. Marques da Silva, D. Vecchi. — Cham: Springer, 2019. — P. 77-106.
71. Christensen, B. The enchytraeid fauna of the Palearctic tundra (Oligochaeta, Enchytraeidae) / B. Christensen, K. Dózsa-Farkas // *Biologiske Skrifter Dan Vid Selsk.* — 1999. — N 52. — P. 1-37.
72. Christensen, B. Invasion of terrestrial enchytraeids into two postglacial tundras: North-eastern Greenland and the Arctic Archipelago of Canada

(Enchytraeidae, Oligochaeta) / B. Christensen, K. Dózsa-Farkas // Polar Biol. — 2005. — N 29. — P. 454-466.

73. Christensen, B. A new genus *Globulidrilus* and three new enchytraeid species (Oligochaeta: Enchytraeidae) from Seoraksan National Park (Korea) / B. Christensen, K. Dózsa-Farkas // Journal of Natural History. — 2012. — N 46(45-46). — P. 2769-2785.

74. Christensen, B. Molecular phylogeny of Enchytraeidae (Oligochaeta) indicates separate invasions of the terrestrial environment / B. Christensen, H. Glenner // Journal of Zoological Systematics and Evolution Research. — 2010. — N 48. — P. 208-212.

75. Coates, K.A. Redescription of the oligochaete genus *Propappus*, and diagnosis of the new family Propappidae (Annelida: Oligochaeta) / K.A. Coates // Proceedings of the Biological Society of Washington. — V. 99. — Is. 3. — P. 417-428.

76. Coleman, D. Fundamentals of Soil Ecology: Second Edition / D. Coleman, D. Crossley, P.F. Hendrix. — Burlington: Elsevier Academic Press, 2004. — 386 p.

77. Coleman, D.C. Secondary production: activities of heterotrophic organisms – the soil fauna / D.C. Coleman, J.M.A. Callaham, J.D.A. Crossley // Fundamentals of Soil Ecology. Third edition. — London: Academic Press, 2018. — P. 47-76.

78. Coleman, D.C. Soil fauna: occurrence, biodiversity, and roles in ecosystem function / D.C. Coleman, D.H. Wall // Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry. — 2015. — N 4. — P. 111-149.

79. Crowther, T. The global soil community and its influence on biogeochemistry / T. Crowther, J. van den Hoogen, J. Wan, M. Mayes, A. Keiser, L. Mo, C. Averill, D. Maynard // Science. — 2019. — V. 365. — Is. 6455. — P. eaav0550.

80. Cunha, L. Soil Animals and Pedogenesis: The Role of Earthworms in Anthropogenic Soils / L. Cunha, G. Brown, D. Stanton, E. Da Silva, F. Hansel, G. Jorge Escudero, D. McKey, P. Vidal-Torrado, R. Macedo, E. Velasquez, S. James, P. Lavelle, P. Kille // Soil Science. — 2016. — V. 181. — N 110. — P. 110-125.

81. Černosvitov, L. Revision der Enchytraeiden-Gattung *Distichopus* Leidy / L. Černosvitov // Zoologischer Anzeiger. — 1933. — N 104. — P. 73-76.
82. Černosvitov, L. Monographie československých dest'ovek / L. Černosvitov // Arch. Prirodov. Výzkum Čech, 1935. — Dil. 19. — Cis. 1. — 86 s.
83. Dash, M.C. Note on nematodes occurring in Enchytraeidae (Oligochaeta) / M.C. Dash // Megadrilogica. — 1973. — N 1. — P. 1-2.
84. Dash, M.C. Oligochaeta: Enchytraeidae / M.C. Dash // Soil Biology Guide / ed. by D.L. Dindal. — NY: Wiley and Sons, 1990. — P. 311-340.
85. 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. — N 955. — P. 79-96.
86. 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. — N 5094. — P. 331-340.
87. 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. Zvychnaynaya, D.I. Korobushkin // Diversity. — 2023. — N 15(1). — P. 106.
88. De Vries, F.T. Soil food web properties explain ecosystem services across European land use systems / F.T. De Vries, E. Thébault, M. Liiri [et al.] // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. — 2013. — N 110. — P. 14296-14301.
89. Delgado-Baquerizo, M. Multiple elements of soil biodiversity drive ecosystem functions across biomes / M. Delgado-Baquerizo, P.B. Reich, C. Trivedi [et al.] // Nat Ecol Evol. — 2020. — N 4. — P. 210-220.
90. Didden, W.A.M. Population ecology and functioning of Enchytraeidae in some arable farming systems / W.A.M. Didden. — Wageningen: Agricultural University, 1991. — 117 p.

91. Didden, W.A.M. Dynamics and stratification of Enchytraeidae in the organic layer of a Scots pine forest / W.A.M. Didden, R. de Fluiter // *Biol Fertil Soils*. — 1998. — N 26. — P. 305-312.
92. Didden, W.A.M. Enchytraeids / W.A.M. Didden, H. Fründ, U. Graefe // *Fauna in soil ecosystems: recycling processes, nutrient fluxes, and agricultural production*. — New York: Marcel Dekker, 1997. — P. 135-172.
93. Dózsa-Farkas, K. Review of the *Fridericia* species (Oligochaeta: Enchytraeidae) possessing two spermathecal diverticula and description of a new species / K. Dózsa-Farkas // *Journal of Natural History*. — 2009. — N 43. — P. 1043-1065.
94. Dózsa-Farkas, K. Enchytraeids of Hungary (Annelida: Clitellata: Enchytraeidae) / K. Dózsa-Farkas. — Budapest: Eötvös University Press, *Pedozoologica Hungarica* 7, 2019. — 226 p.
95. Dózsa-Farkas, K. Unexpected occurrence of *Hemifridericia bivesiculata* Christensen & Dózsa-Farkas, 2006 in Hungary, a species presumed to be endemic to Devon Island, Canada, and its comparative analysis with *H. parva* Nielsen & Christensen, 1959 (Enchytraeidae, Oligochaeta) / K. Dózsa-Farkas, T. Felföldi // *Zootaxa*. — 2006. — N 3914(2). — P. 185-194.
96. Dózsa-Farkas, K. Are *Bryodrilus parvus* Nurminen, 1970 and *Bryodrilus librus* (Nielsen and Christensen, 1959) (Annelida: Enchytraeidae) really different species? A revision based on DNA barcodes and morphological data / K. Dózsa-Farkas, D. Porco, G. Boros // *Zootaxa*. — 2012. — N 3276. — P. 38-50.
97. Duan, X. Generalized stress framework for unsaturated soil: demonstration and discussion / X. Duan, L. Zeng, X. Sun // *Acta Geotechnica*. — 2019. — N 14. — P. 1459-1481.
98. Eisen, G.A. Enchytraeidae of the west coast of North America: Harriman Alaska expedition with cooperation of Washington academy of sciences / G.A. Eisen. — New York: Doubleday, 1904. — 166 p.
99. Ekschmitt, K. Strategies used by soil biota to overcome soil organic matter stability — why is dead organic matter left over in the soil? / K. Ekschmitt, M. Liu,

- S. Vetter, O. Fox, V. Wolters // *Geoderma*. — 2005. — V. 128. — Is. 1–2. — P. 167-176.
100. Erséus, C. Phylogeny of oligochaetous Clitellata / C. Erséus // *Hydrobiologia*. — 2005. — N 535 (536). — P. 357-372.
101. Erséus, C. 18S rDNA phylogeny of Clitellata (Annelida) / C. Erséus, M. Källersjö // *Zoologica Scripta*. — 2004. — N 33. — P. 187-196.
102. Erséus, C. The popular model annelid *Enchytraeus albidus* is only one species in a complex of seashore white worms (Clitellata, Enchytraeidae) / C. Erséus, M.J. Klinth, E. Rota, P. DeWit, D.R. Gustafsson, S. Martinsson // *Org. Divers. Evol.* — 2019. — N 19. — P. 105-133.
103. Erséus, C. New findings and an overview of the oligochaetous Clitellata (Annelida) of the North Atlantic deep sea / C. Erséus, E. Rota // *Proceedings of Biological Society of Washington*. — 2003. — N 116 (4). — P. 892-900.
104. Erséus, C. Molecular phylogeny of Enchytraeidae (Annelida, Clitellata) / C. Erséus, E. Rota, L. Matamoros, P. De Wit // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. — 2010. — N 57. — P. 849-858.
105. Erséus, C. Phylogenomic analyses reveal a Paleozoic radiation and support a freshwater origin for clitellate annelids / C. Erséus, B.W. Williams, K.M. Horn, K.M. Halanych, S.R. Santos, S.W. James, M.C. Châtelliers, F.E. Anderson // *Zool. Scr.* — 2020. — N 49. — P. 614-640.
106. Fenton, G.R. The soil fauna: with special reference to the ecosystem of forest soil / G.R. Fenton // *Journal of Animal Ecology*. — 1947. — N 16. — P. 76-93.
107. Folmer, O. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates / O. Folmer, M. Black, W. Hoeh, R. Lutz, R. Vrijenhoek // *Molecular Marine Biology and Biotechnology*. — 1994. — V. 3. — P. 294-299.
108. Gajda, Ł. Food preferences of enchytraeids / Ł. Gajda, S. Gorgoń, A. Urbisz // *Pedobiologia*. — 2017. — N 63. — P. 19-36.
109. GenBank: офиц. сайт. URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/> (дата обращения: 01.09.2023).

110. Gongalsky, K.B. Soil macrofauna: Study problems and perspectives / K.B. Gongalsky // Soil Biology and Biochemistry. — 2021. — V. 159. — P. 108281.
111. Goodman, D. Ecological investigations of ice worms on Casement Glacier, Southeastern Alaska / D. Goodman // Institute of Polar Studies Report No. 39. — 1971. — P. 65-67.
112. Górný, M. Studies on the relationship between enchytraeids and earthworms / M. Górný // Soil biology and conservation of the biosphere / ed. by J. Szegi. — Budapest: Akademiai Kiado, 1984. — P. 769-776.
113. Górný, M. Methods in Soil Zoology / M. Górný, L. Grüm. — Amsterdam: Elsevier, 1993. — 460 p.
114. Graefe, U. Eine einfache Methode der Extraktion von Enchytraeiden aus Bodenproben / U. Graefe // Protokoll des Workshops zu Methoden der Mesofswaerfassung (Moderation H. Koehler) ud zu PCP-Wirkugen auf Collembolen und andere Mesofauna-Gruppen (Moderation Prof .L. Beck) / ed. by H. Koeler. — Bremen: Uviversität Bremen, 1984. — P. 17.
115. Hartzell, P.L. Distribution and phylogeny of glacier ice worms (*Mesenchytraeus solifugus* and *Mesenchytraeus solifugus rainierensis*) / P.L. Hartzell, J.V. Nghiem, K.J. Richio, D.H. Shain // Can. J. Zool. — 2005. — N 83. — P. 1206-1213.
116. Healy, B. Methods for collecting enchytraeidae during expeditions / B. Healy, E. Rota // Soil Biol. Biochem. — 1992. — V. 24. — N 12. — P. 1279-1281.
117. Hedlund, K. Effects of enchytraeid grazing on fungal growth and respiration / K. Hedlund, A. Augustsson // Soil Biology and Biochemistry. — 1995. — N 27. — P. 905-909.
118. Hendrix, P. Detritus Food Webs in Conventional and No-Tillage Agroecosystems / P. Hendrix, R. Parmelee, D. Crossley, D. Coleman, E. Odum, P. Groffman // Bioscience. — 1986. — N 36. — P. 374-380.
119. Henle, F.G.J. Ueber *Enchytraeus*, eine neue Anneliden-Gattung / F.G.J. Henle // Archiv für Anatomie, Physiologie und Wissenschaftliche Medicin. — P. 74-90.

120. Holmstrup, M. Responses of enchytraeids to increased temperature, drought and atmospheric CO₂: Results of an eight-year field experiment in dry heathland / M. Holmstrup, R.M. Schmelz, N. Carrera, K. Dyrnum, K.S. Larsen, T.N. Mikkelsen, C. Beier // *European Journal of Soil Biology*. — 2015. — N 70. — P. 15-22.
121. Huhta, V. Interactions between enchytraeid (*Cognettia sphagnetorum*), microarthropod and nematode populations in forest soil at different moistures / V. Huhta, P. Sulkava, K. Viberg // *Applied Soil Ecology*. — 1998. — N 9. — P. 53-58.
122. ICZN, Opinion 2423 (Case 3689) – *Cognettia* Nielsen & Christensen, 1959 (Annelida, Oligochaeta, Enchytraeidae): conditional precedence given over *Euenchytraeus* Bretscher, 1906 and *Chamaedrillus* Friend, 1913 // *The Bulletin of Zoological Nomenclature*. — 2018. — V. 75. — N (1). — P. 279-281.
123. Integrated Taxonomic Information System: офиц. сайт. URL: <http://www.itis.gov/> (дата обращения: 05.11.2021).
124. Janžekovič, F. PCA – a powerful method for analyze ecological niches / F. Janžekovič, T. Novak // *Principal Component Analysis – Multidisciplinary Applications* / ed. by P. Sanguansat. — Rijeka: InTech, 2012. — P. 127-142.
125. Jänsch, S., The use of earthworms in ecological soil classification and assessment concepts / S. Jänsch, J. Römbke, W.A.M. Didden // *Ecotoxicology and environmental safety*. — 2005. — V. 62. — P. 249-265.
126. John, K. Enchytraeids simultaneously stimulate rice straw degradation and mitigate CO₂ release in a paddy soil / K. John, M. Degtyarev, A. Gorbunova, D. Korobushkin, H. Knöss, V. Wolters, A.S. Zaitsev // *Soil Biology and Biochemistry*. — 2019. — V. 131. — P. 191-194.
127. Karnatak, A.K. Impact of pesticides on earthworms and enchytraeids and their bio-diversity in rice–wheat cropping system in Indo-Gangetic plains / A.K. Karnatak, D.C. Karnataka, A. Shukla, D.M. Firake // *Himalayan J. Environ. Zool.* — 2007. — V. 21. — P. 29-36.

128. Kasprzak, K. Enchytraeids (Oligochaeta, Enchytraeidae) of Warsaw and Mazovia / K. Kasprzak // *Memorabilia Zoologica*. — 1981. — N 34. — P. 59-67.
129. Kasprzak, K. Review of enchytraeid (Oligochaeta, Enchytraeidae) community structure and function in agricultural ecosystems / K. Kasprzak // *Pedobiologia*. — 1982. — N 23. — P. 217-232.
130. Killham, K. *Soil Ecology* / K. Killham. — New York: Cambridge University Press, 1994. — 242 p.
131. Kleyer, M. Gefügebildung durch Bodentiere in 'konventionell' und 'biologisch' bewirtschafteten Ackerböden / M. Kleyer, U. Babel // *Z. Pflanz. Bodenkd.* — 1984. — N 147. — P. 98-109.
132. Klinth, M.J. Phylogeny and species delimitation of North European *Lumbricillus* (Clitellata, Enchytraeidae) / M.J. Klinth, S. Martinsson, C. Erséus // *Zoologica Scripta*. — 2017. — V. 46. — P. 96-110.
133. Klinth, M.J. New insights into the systematics of *Lumbricillus* and *Marionina* (Clitellata: Enchytraeidae) inferred from Southern Hemisphere samples, including three new species / M.J. Klinth, E. Rota, S. Martinsson, A.L. Prantoni, C. Erséus // *Zoological Journal of the Linnean Society*. — 2022. — V. 194(4). — P. 1103-1133.
134. Kobetičová, K. On the efficiency of three schemes of enchytraeid wet funnel extraction / K. Kobetičová, J. Schlaghamerský // *Newsletter on Enchytraeidae*. — 2003. — N 8. — P. 25-31.
135. Kolesnyk, N. Oligochaetes (Oligochaeta): *Dero furcata*, sludge worm, *Enchytraeus albidus* and grindal worms as valuable food objects in fish farming (review) / N. Kolesnyk, M. Simon, O. Marenkov, O. Nesterenko, N. Tushnytska // *Ribogospodars'ka nauka Ukraïni*. — 2019. — N 1 (47). — P. 28-47.
136. Korobushkin, D.I. Littoral enchytraeids and *Eisenia fetida* earthworms facilitate utilization of marine macroalgae as biofertilizers / D.I. Korobushkin, A.S. Zaitsev, M.I. 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.

137. Kovačević, M. Measurement of multixenobiotic resistance activity in enchytraeids as a tool in soil ecotoxicology / M. Kovačević, D.K. Hackenberger, Ž. Lončarić, B.K. Hackenberger // *Chemosphere*. — 2021. — V. 279. — P. 130549.
138. Lagerlöf, J. Succession and activity of microarthropods and enchytraeids during barley straw decomposition / J. Lagerlöf, O. Andren // *Pedobiologia*. — 1985. — N 28. — P. 343-357.
139. Lagerlöf, J. Dynamics and contribution to carbon flows of Enchytraeidae (Oligochaeta) under four cropping systems / J. Lagerlöf, O. Andren, K. Paustian // *J. Appl. Ecol.* — 1989. — N 26. — P. 183-199.
140. Larsen, T. Substantial nutritional contribution of bacterial amino acids to earthworms and enchytraeids: a case study from organic grasslands / T. Larsen, M.M. Pollierer, M. Holmstrup, A. D'Annibale, K. Maraldo, N. Andersen, J. Eriksen // *Soil Biology & Biochemistry*. — 2016a. — N 99. — P. 21-27.
141. Larsen, T. The dominant detritus-feeding invertebrate in Arctic peat soils derives it / T. Larsen, M. Ventura, K. Maraldo, X. Triado-Margarit, E.O. Casamayor, Y.M.V. Wang, N. Andersen, D.M. O'Brien // *Journal of Animal Ecology*. — 2016b. — V. 85. — Is. 5. — P. 1275-1285.
142. Lavelle, P. Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers / P. Lavelle, D. Bignell, M. Lepage, V. Wolters, P.A. Roger, P. Ineson, O.W. Heal, S. Dhillon // *European Journal of Soil Biology*. — 1997. — N 33. — P. 159-193.
143. Lian, H. Structure and distribution of enchytraeid communities from Mountain Changbaishan in China, with emphasis on the influence of environmental variables / H. Lian, J. Chen, J. Xiong, X. Jiang, Z. Xie // *European Journal of Soil Biology*. — 2011. — V. 47. — P. 223-229.
144. Lohm, U. The Present Faunistic Knowledge of Terrestrial Enchytraeidae in Sweden / U. Lohm // *Zoon*. — 1979. — N 7. — P. 63-66.
145. Lundkvist, H. Enchytraeidae (Oligochaeta) in pine forest soils: Population dynamics and response to environmental changes / H. Lundkvist. — Uppsala: Acta

Universitatis Upsaliensis. Abstracts of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science 606, 1981. — 27 p.

146. Lundkvist, H. Population dynamics of *Cognettia sphagnetorum* (Enchytraeidae) in a Scots pine forest Soil in central Sweden / H. Lundkvist // *Pedobiologia*. — 1982. — N 23. — P. 21-41.

147. Mangerud, J. Ice-free conditions in Novaya Zemlya 35 000–30 000 cal years B.P., as indicated by radiocarbon ages and amino acid racemization evidence from marine molluscs / J. Mangerud, D. Kaufman, J. Hansen, J. Svendsen // *Polar Research*. — 2008. — N 27. — P. 187-208.

148. Marald, K. Recovery of enchytraeid populations after severe drought events / K. Marald, M. Holmstrup // *Applied Soil Ecology*. — 2009. — V. 42. — Is. 3 — P. 227-235.

149. Maraldo, K., The counteracting effects of elevated atmospheric CO₂ concentrations and drought episodes: Studies of enchytraeid communities in a dry heathland / K. Maraldo, P.H. Krogh, L. van der Linden, B. Christensen, T.N. Mikkelsen, C. Beier, M. Holmstrup // *Soil Biology & Biochemistry*. — 2010. — N 42. — P. 1958-1966.

150. Marinissen, J.C.Y. Influence of the enchytraeid worm *Buchholzia appendiculata* on aggregate formation and organic matter decomposition / J.C.Y. Marinissen, W.A.M. Didden // *Soil Biol. Biochem.* — 1997. — N 29. — P. 387-390.

151. Martinsson, S Revision of *Cognettia* (Clitellata, Enchytraeidae): re-establishment of *Chamaedrillus* and description of cryptic species in the *sphagnetorum* complex / S. Martinsson, E. Rota, C. Erséus // *Systematics and Biodiversity*. — 2015b. — N 13. — P. 257-277.

152. Martinsson, S, On the identity of *Chamaedrillus glandulosus* (Michaelson, 1888) (Clitellata, Enchytraeidae), with the description of a new species / S. Martinsson, E. Rota, C. Erséus // *ZooKeys*. — 2015b. — N 501. — P. 1-14.

153. Martinsson, S. A morphology-based identification key to the *Cognettia* species of the world (Clitellata: Enchytraeidae) / S. Martinsson // Soil Organisms. — 2019. — N 91. — P. 37-47.
154. Möller, F. Systematische Untersuchungen an terricolen Enchytraeiden einiger Grünlandstandorte im Bezirk Potsdam / F. Möller // Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin. — 1971. — N 47 (1). — P. 131-167.
155. Murakami, T. Census of bacterial microbiota associated with the glacier ice worm *Mesenchytraeus solifugus* / T. Murakami, T. Segawa, D. Bodington, R. Dial, N. Takeuchi, S. Kohshima, Y. Hongoh // FEMS Microbiology Ecology. — 2015. — N 91. — P. fiv003.
156. Nagy, H. New insights into the *Enchytraeus albidus* complex (Annelida, Enchytraeidae), with the description of three new species from seashores in Italy and Croatia / H. Nagy, K. Dózsa-Farkas, T. Felföldi // European Journal of Taxonomy. — 2023. — N 870 (1). — P. 107-145.
157. Nakamura, Y. The effect of soil management on the soil faunal makeup of a cropped andosol in central Japan / Y. Nakamura // Soil & Tillage Research. — 1988. — N 12. — P. 177-186.
158. Nurminen, M. Ecology of enchytraeids (Oligochaeta) in Finnish coniferous forest soil / M. Nurminen // Ann. Zool. Fenn. — 1967. — N 4. — P. 147-157.
159. Nurminen, M. Enchytraeidae (Oligochaeta) from the vicinity of Lake Baikal, Siberia / M. Nurminen // Ann. Zool. Fenn. — 1973a. — N 10. — P. 478-482.
160. Nurminen, M. Distribution of northern Enchytraeids (Oligochaeta) / M. Nurminen // Ann. Zool. Fenn. — 1973b. — N 10. — P. 483-486.
161. Nurminen, M. The Enchytraeidae – open field for research in the USSR / M. Nurminen // Pedobiologia. — 1982. — Vol. 23. — P. 233.
162. O'Connor, F.B. Extraction of enchytraeid worms from a coniferous forest soil / F.B. O'Connor // Nature (London). — 1955. — N 175. — P. 815-816.
163. O'Connor, F.B. An ecological study of the Enchytraeid worm population of a coniferous forest soil / F.B. O'Connor // Oikos. — 1957. — N 8. — P. 161-169.

164. O'Connor, F.B. The extraction of Enchytraeidae from soil / F.B. O'Connor // Progress in soil zoology / ed. by P.W. Murphy. — London: Butterworths Sci. Publ., 1962. — P. 279-285.
165. O'Connor, F.B. The Enchytraeidae / F.B. O'Connor // Soil Biology / ed. by A. Burges, F. Raw. — London: Academic Press, 1967. — P. 213-257.
166. Peachey, J.E. A comparison of two techniques for extracting Enchytraeidae from moorland soil / J.E. Peachey // Progress in soil zoology / ed. by P.W. Murphy. — London: Butterworths Sci. Publ., 1962. — P. 286-293.
167. Peachey, J.E. Studies of Enchytraeidae (Oligochaeta) of moorland soils / J.E. Peachey // Pedobiologia. — 1963. — N 2. — P. 81-95.
168. Pelosi, C. Enchytraeids as bioindicators of land use and management / C. Pelosi, J. Rombke // Applied Soil Ecology. — 2018. — N 123. — P. 775-779.
169. Penney, D. (ed.) Biodiversity of fossils in amber from the major world deposits / D. Penney (ed.). — Manchester: Siri Scientific Press, 2010. — 304 p.
170. Persson, T. Trophic structure, biomass dynamics and carbon metabolism of soil organisms in a Scots pine forest / T. Persson, E. Bååth, M. Clarholm, H. Lundkvist, B.E. Sijderstram, B. Sohlenius // Soil Organisms as Components of Ecosystems / ed. by U. Lohm, T. Persson. — Stockholm: Ecological Bulletins 32, 1980. — P. 419-459.
171. Petrokas, R. Deep Ecology, Biodiversity and Assisted Natural Regeneration of European Hemiboreal Forests / R. Petrokas, D.-A. Ibanga, M. Manton // Diversity. — 2022. — V. 14. — N 10. — P. 892.
172. Piper, S.R. Enchytraeidae (Oligochaeta) from taiga and tundra habitats of northeastern U.S.S.R / S.R. Piper, S.F. MacLean, B. Christensen // Canadian journal of zoology. — 1982. — N 60. — P. 2594-2609.
173. Pokarzhevskij, A.D. Biogenic turnover of matter, soil biota and problems of agroecosystem development / A.D. Pokarzhevskij, D.P. Zaboev, S.A. Gordienko, J. Boháč, A.A. Gusev // Agric Ecosyst Environ. — 1989. — N 27. — P. 281-291.

174. Polis, G.A. Toward an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs / G.A. Polis, W.B. Anderson, R.D. Holt // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* — 1997. — N 28. — P. 289-316.
175. Ponge, J-F. Étude écologique d'un humus forestier par l'observation d'un petit volume, premiers résultats. I. La couche L1 d'un moder sous pin sylvestre / J.-F. Ponge // *Rev Ecol Biol Sol.* — 1984. — N 21. — P. 161-187.
176. Ponge, J-F. Humus forms in terrestrial ecosystems: a framework to biodiversity / J.-F. Ponge // *Soil Biology and Biochemistry.* — 2003. — N 35. — P. 935-945.
177. Ponge, J-F. Plant–soil feedbacks mediated by humus forms: a review / J.-F. Ponge // *Soil Biology and Biochemistry.* — 2013. — N 57. — P. 1048-1060.
178. Potapov, A. Towards a global synthesis of Collembola knowledge—Challenges and potential solutions / A. Potapov, B.C. Bellini, S.L. Chown, L. Deharveng, F. Janssens, L. Kovác, N. Kuznetsova, J.-F. Ponge, M. Potapov, P. Querner [et al.] // *Soil Org.* — 2020. — N 92. — P. 161-188.
179. 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, M.I. Degtyarev, M. Devetter, A.A. Goncharov, K.B. Gongalsky, B. Klärner, D.I. Korobushkin, D.F. Liebke, M. Maraun, R.J. Mc Donnell, M.M. Pollierer, I. Schaefer, J. Shrubovych, I.I. Semenyuk, A. Sendra, J. Tuma, M. Tůmová, A.B. Vassilieva, T.-W. Chen, S. Geisen, O. Schmidt, A.V. Tiunov, S. Scheu // *Biol Rev.* — 2022. — V. 97. — Is. 3. — P. 1057-1117.
180. Puppe, D. Isotopic labelling of enchytraeids under FACE conditions: a possible way to analyse the residue-enchytraeid-soil system considering elevated atmospheric CO₂ concentrations / D. Puppe, S. Schrader, A. Giesemann, G. Gebauer // *Landbauforschung vTI Agriculture and Forestry Research.* — 2012. — Special Issue 357. — P. 21-26.
181. Rota, E. Italian Enchytraeidae (Oligochaeta). I / E. Rota // *Italian Journal of Zoology.* — 1995. — N 62 (2). — P. 183-231.

182. Rota, E. How many lookalikes has *Marionina argentea* (Michaelsen, 1889) (Annelida: Clitellata: Enchytraeidae)? Three new species described from morphological evidence / E. Rota // Zoologischer Anzeiger. — 2013. — N 252 (1). — P. 123-137.
183. Rota, E. Five new species of Enchytraeidae (Annelida: Clitellata) from Mediterranean woodlands of Italy and reaffirmed validity of *Achaeta etrusca*, *Fridericia bulbosa* and *F. miraflores* / E. Rota // Journal of Natural History. — 2015. — N 49. — P. 1987-2020.
184. Rota, E. The Enchytraeid fauna of North Africa / E. Rota, B. Healy // Hydrobiologia. — 1994. — N 278. — P. 53-66.
185. Rota, E. Biogeography and taxonomy of terrestrial Enchytraeidae (Oligochaeta) in Northern Sweden, with comparative remarks on the genus *Henlea* / E. Rota, B. Healy, C. Erséus // Zoologischer Anzeiger. — 1998. — N 237. — P. 155-169.
186. Rota, E. Effects of soil pollutants, biogeochemistry and microbiology on the distribution and composition of enchytraeid communities in urban and suburban holm oak stands / E. Rota, T. Caruso, F. Monaci, D. Baldantoni, F. De Nicola, P. Iovieno, R. Bargagli // Environmental Pollution. — 2013. — N 179. — P. 268-276.
187. Römbke, J. Contribution to the biogeography of some species of terrestrial Enchytraeidae (Oligochaeta: Annelida) / J. Römbke // Soil. Biol. Biochem. — 1992. — V. 24. — N 12. — P. 1283-1290.
188. Römbke, J. Enchytraeen (Oligochaeta) als Bioindikator / J. Römbke // Umweltchemie Schadstoff-Forschung. — 1995. — N 7. — P. 246-249.
189. Römbke, J. Enchytraeidae of tropical soils: State of the art – with special emphasis on Latin America / J. Römbke // Folia Fac. Sci. Nat. Univ. Masaryk. Brun., Biol. — 2007. — N 110. — P. 157-181.
190. Römbke, J. Entwicklung von bodenbiologischen Bodengüteklassen für Acker- und Grünlandstandorte / J. Römbke, L. Beck, P. Dreher, K. Hund-Rinke,

- S. Jänsch, W. Kratz, S. Pieper, A. Ruf, J. Spelda, S. Woas. // UBA-Texte. — 2002. — N 20 (2). — P. 1-264.
191. Römcke, J. State of knowledge of enchytraeid communities in German soils as a basis for biological soil quality assessment / J. Römcke, S. Jänsch, H. Höfer, F. Horak, M. Roß-Nickoll, D. Russell, A. Toschki // Soil Organisms. — 2013. — N 85. — P. 123-146.
192. Römcke, J. Effects of Organic Pesticides on Enchytraeids (Oligochaeta) in Agroecosystems: Laboratory and Higher-Tier Tests / J. Römcke, R.M. Schmelz, C. Pélosi // Front. Environ. Sci. — 2017. — N 5. — P. 20.
193. Rutgers, M. Mapping Soil Biodiversity in Europe and the Netherlands / M. Rutgers, J. Van Leeuwen, D. Vrebo, H. Wijnen, T. Schouten, R. Goede // Soil Systems. — 2019. — N 3. — P. 39.
194. Ryl, B. Enchytraeid (Enchytraeidae, Oligochaeta) populations of soils of chosen crop-fields in the vicinity of Turew (Poznan Region) / B. Ryl // Pol. Ecol. Stud. — 1980. — N 6. — P. 277-291.
195. Schlaghamerský, J. Does carcass decomposition affect soil-dwelling enchytraeids? / J. Schlaghamerský, R. Krawczynski // Soil Organisms. — 2015. — N 87. — P. 91-100.
196. Schmelz, R. Taxonomy of *Fridericia* (Oligochaeta, Enchytraeidae). Revision of species with morphological and biochemical methods / R. Schmelz // Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg. — 2013. — N 38. — P. 1-415.
197. Schmelz, R.M. A guide to European terrestrial and freshwater species of Enchytraeidae (Oligochaeta) / R.M. Schmelz, R. Collado // Soil organisms. — 2010a. — V. 82 (1). — P. 1-176.
198. Schmelz, R.M. An updated checklist of currently accepted species of Enchytraeidae (Oligochaeta, Annelida) / R.M. Schmelz, R. Collado // Newsletter on Enchytraeidae No. 12, Proceedings of the 9th International Symposium on Enchytraeidae, 14-16 July. — Braunschweig, Germany, 2010b. — P. 67-87.

199. Schmelz, R.M. Enchytraeidae (Oligochaeta, Annelida) from a field site in Portugal, with the description of five new species and a redescription of *Enchylea heteroducta* Nielsen & Christensen, 1963 / R.M. Schelz, R. Collado // *Zootaxa*. — 2013. — N 3647 (2). — P. 307-328.
200. Schmelz, R. An updated checklist of currently accepted species of Enchytraeidae (Oligochaeta, Annelida) / R. Schmelz, R. Collado // *vTI Agriculture And Forestry Research*. — 2012. — N 357. — P. 67-88.
201. Schmelz, R. Checklist of taxa of Enchytraeidae (Oligochaeta): an update / R. Schmelz, R. Collado // *Soil Organisms*. — 2015. — N 87. — P. 149-153.
202. Schmelz, R.M. A proposed order-level classification in Oligochaeta (Annelida, Clitellata) / R.M. Schelz, C. Erséus, P. Martin, T. van Haaren, T. Timm // *Zootaxa*. — 2021. — N 5040 (4). — P. 589-591.
203. Schmelz, R.M. Microdrile Oligochaeta in bromeliad pools of a Honduran cloud forest / R.M. Schelz, M. Jocque, R. Collado // *Zootaxa*. — 2015. — N 3947 (4). — P. 508-526.
204. Schmelz, R.M. Ultrastructure of oesophageal appendages (“peptonephridia”) in enchytraeids (Annelida: Clitellata) / R.M. Schelz, W. Westheide // *Invertebrate Biology*. — 2005. — N 119. — P. 94-103.
205. Schmidt, A. Effects of Residue Management on Decomposition in Irrigated Rice Fields Are Not Related to Changes in the Decomposer Community / A. Schmidt, K. John, G. Arida, H. Auge, R. Brandl [et al.] // *PLoS ONE*. — 2015. — N 10 (7). — P. e0134402.
206. Schmidt, A. Compensatory mechanisms of litter decomposition under alternating moisture regimes in tropical rice fields / A. Schmidt, K. John, H. Auge, R. Brandl, F. Horgan, J. Settele, A.S. Zaitsev, V. Wolters, M. Schädler // *Applied Soil Ecology*. — 2016. — V. 107. — P. 79-90.
207. Shannon, C.E. A mathematical theory of communication / C.E. Shannon // *The Bell System Technical Journal*. — 1948. — V. 27. — P. 379-423.
208. Shannon, C.E. *The mathematical theory of communication* / C.E. Shannon, W. Weaver. — Illinois: University of Illinois, 1949. — 125 p.

209. Siddall, M.E. Validating Livanow: molecular data agree that leeches, branchiobdellidans and *Acanthobdella peledina* are a monophyletic group of oligochaetes / M.E. Siddall, K. Apakupakul, E.M. Burreson, K.A. Coates, C. Erséus, M. Källersjö, S.R. Gelder, H. Trapido-Rosenthal // Molecular Phylogenetics and Evolution. — 2001. — N 21. — P. 346-351.
210. Siebert, S. Patterns of Plant species richness of temperate and tropical grassland in South Africa / S. Siebert // Plant Ecology and Evolution. — 2011. — N 144. — P. 249-254.
211. Simpson, E.H. Measurement of diversity / E.H. Simpson // Nature. — 1949. — V. 163. — P. 688.
212. Simpson, I.C. Density and composition of aquatic oligochaete populations in different farmers' ricefields / I.C. Simpson, P.A. Roger, R. Oficial, I.F. Grant // Biology and Fertility of Soils. — 1993. — N 16. — P. 34-40.
213. Sposito, G. Geography of Soils / G. Sposito, W. Chesworth, L. Evans // Encyclopedia of Soil Science / ed. by W. Chesworth. — Dordrecht: Springer, 2008. — P. 289-292.
214. Springett, J.A. Vertical movement of Enchytraeidae (Oligochaeta) in moorland soils / J.A. Springett, J.E. Brittain, B.P. Springett // Oikos. — 1970. — N 21. — P. 16-21.
215. Stoklasa, J. Sind die Enchytraeiden Parasiten der Zuckerrübe? (Mitteilungen aus der Versuchsstation für Zuckerindustrie in Prag) / J. Stoklasa // Zbl. Bakt. Parasitenkd. — 1897. — Abt. 3,2. — P. 108-110.
216. Swift, M.J. Decomposition in terrestrial ecosystems / M.J. Swift, O.W. Heal, J.M. Anderson. — Oxford: Blackwell Scientific, 1979. — 372 p.
217. ter Braak, C.J.F. History of canonical correspondence analysis / C.J.F. ter Braak // Visualization and verbalization of Data / ed. by J. Blasius, M. Greenacre. — London: Chapman and Hall/CRC, 2014. — P. 61-75.
218. Timm, T. Life forms in Oligochaeta: A literature review / T. Timm // Zoology in the Middle East. — 2012. — N 58. — P. 71-82.

219. Timm, T. World List of Marine Oligochaeta. Enchytraeidae Vejdovský, 1879 / T. Timm, C. Erséus // World Register of Marine Species: офиц. сайт. URL: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=2038> (дата обращения: 06.09.2023).
220. Timm, T. Oligochaeta (Annelida) from some temporary water bodies of Eastern Estonian forests / T. Timm, M. Vaikre // Zoosymposia. — 2023. — N 23. — P. 12-20.
221. Toutain, F. Activité biologique des sols, modalités et lithodépendance / F. Toutain // Biol Fertil Soils. — 1987. — N 2. — P. 31-38.
222. Tripathy, B. Formation Of Soil / B. Tripathy, S. Raha // Thematics Journal of Geography. — 2019. — N 8. — P. 144-150.
223. Tynen, M.J. The littoral Enchytraeidae (Oligochaeta) of Anglesey and the Menai Strait with notes on habitats / M.J. Tynen // Journal of Natural History. — 1972. — N 6 (1). — P. 21-29.
224. Ulrich, H. Enchytraeidae as prey of Dolichopodidae, recent and in Baltic amber (Oligochaeta; Diptera) / H. Ulrich, R.M. Schmelz // Bonn. zool. Beitr. — 2001. — V. 50 — P. 89-101.
225. van Haaren, T. Authorship and date of five family-series nomina in Oligochaeta (Annelida): Lumbricidae, Naididae, Enchytraeidae, Tubificidae and Lumbriculidae / T. van Haaren, P. Martin, A. Dubois // Bionomina. — 2021. — N 21. — P. 140-145.
226. van Straalen, N.M. Soil Invertebrates: Kaleidoscope of Adaptations (1st ed.) / N.M. van Straalen. — Boca Raton: CRC Press, 2003. — 406 p.
227. van Vliet, P.C.J. The influence of Enchytraeidae (Oligochaeta) on the soil porosity of small microcosms / P.C.J. van Vliet, L.T. West, P.F. Hendrix, D.C. Coleman // Geoderma. — 1993. — N 56. — P. 287-299.
228. van Vliet, P.C.J. A comparison of the population dynamics and functional roles of Enchytraeidae (Oligochaeta) in hardwood forest and agricultural ecosystems / P.C.J. van Vliet, M.H. Beare, D.C. Coleman // The significance and regulation of

- soil biodiversity / ed. by H.P. Collins, G.P. Robertson, M.J. Klug. — Dordrecht: Kluwer Academic, 1995. — P. 237-245.
229. van Vliet, P.C.J. Population dynamics of Enchytraeidae (Oligochaeta) in different agricultural systems / P.C.J. van Vliet, D.C. Coleman, P.F. Hendrix // *Biol Fertil Soils*. — 1997. — N 25. — P. 123-129.
230. Vejdovský, F. Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Anneliden. I. Monographie der Enchytraeiden / F. Vejdovský. — Prag: Verlag von F. Tempsky, 1879. — 118 p.
231. Villani, M.G. Adaptive strategies of edaphic arthropods / M.G. Villani, L.L. Allee, A. Díaz, P.S. Robbins // *Annu Rev Entomol*. — 1999. — N 44. — P. 233-256.
232. Walter, H. Global classification of natural terrestrial ecosystems / H. Walter, E. Box // *Plant Ecol*. — 1976. — V. 32. — P. 75-81.
233. Walter, H. Okologische Grundlagen in globaler Sicht / H. Walter, S.-W. Breckle. — Stuttgart: G. Fischer, 1991. — 586 p.
234. Wang, H. Records of Enchytraeidae (Clitellata) from the People's Republic of China / H. Wang, Z. Xie, Y. Liang // *Hydrobiologia*. — 1999. — N 406. — P. 57-66.
235. Widyastuti, R. Soil fauna in rainfed paddy field ecosystems: their role in organic matter decomposition and nitrogen mineralization / R. Widyastuti // *Ecology and Development Series*. — Bonn, Göttingen: Cuvillier Verlag, 2002. — N 3. — P. 1-8.
236. Wilson, E.O. Measuring composition change along gradients / E.O. Wilson, C.L. Mohler // *Vegetatio*. — 1983. — V. 54. — P. 129-141.
237. Wolters, V. Effects of *Mesenchytraeus glandulosus* (Oligochaeta, Enchytraeidae) on decomposition processes / V. Wolters // *Pedobiologia*. — 1988. — N 32. — P. 387-398.
238. Zaitsev, A.S. Landscape geological age explains large scale spatial trends in oribatid mite diversity / A.S. Zaitsev, N.M. van Straalen, M.P. Berg // *Landscape Ecology*. — 2013. — N 28. — P. 285-296.

239. Zhang, B. Differences in species diversity, biomass, and soil properties of five types of alpine grasslands in the Northern Tibetan Plateau / B. Zhang, H. Zhang, Q. Jing, Y. Wu, S. Ma // PLoS One. — N 15 (2). — P. e0228277.
240. Zhang, J. Two new *Mesenchytraeus* species (Annelida: Clitellata: Enchytraeidae) from Changbai Mountain, China / J. Zhang, Y. Lu, Z. Xie // Zootaxa. — 2018. — V. 4496. — P. 382.
241. Zou, Y. Predictability of species diversity by family diversity across global terrestrial animal taxa / Y. Zou, W. van der Werf, Y. Liu, J.C. Axmacher // Global Ecol Biogeogr. — 2020. — N 29. — P. 629-644.