

УДК 595.142.34-19:591.5 (470.13)

ДОЖДЕВЫЕ ЧЕРВИ (OLIGOCHAETA, LUMBRICIDAE) РЕСПУБЛИКИ КОМИ

А. А. Колесникова^{1*}, М. М. Долгин¹, Л. И. Акулова²

¹ Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН
(ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, ГСП-2, Россия, 167982),
* kolesnikova@ib.komisc.ru

² Сыктывкарский государственный университет им. Питирима Сорокина
(Октябрьский пр., 55, Сыктывкар, Россия, 167001)

Приведены данные об 11 видах и 8 родах дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) Республики Коми, относящихся к трем морфо-экологическим группам: подстилочной, почвенно-подстилочной и почвенной. Составлены карты распространения видов. Охарактеризованы численность и биотопическая приуроченность каждого вида в природных подзонах равнинной территории и высотных поясах Уральских гор. Выявлено закономерное снижение числа видов в направлении от южной тайги к кустарниковым тундрам, от Северного к Полярному Уралу. В почвах таежной зоны обитают представители родов *Aporrectodea*, *Dendrobaena*, *Bimastos*, *Eisenia*, *Eiseniella*, *Lumbricus*, *Octolasion*. Четыре вида – *Aporrectodea caliginosa*, *A. rosea*, *Eisenia fetida*, *Octolasion lacteum* – предпочитают почвы лугов и сельскохозяйственных угодий. Виды *Bimastos rubidus* и *Eiseniella tetraedra* населяют почвы лугов, ивняков и лесов в подзонах южной и средней тайги, отсутствуют в крайнесеверной тайге и лесотундре, в тундровой зоне отмечены вблизи сероводородных источников. Три вида – *Dendrobaena octaedra*, *Eisenia nordenskioldi* и *Lumbricus rubellus* – встречаются во всех природных зонах и подзонах, составляя комплекс люмбрицид кустарниковых тундр. На Северном Урале выявлены те же виды дождевых червей, что и в таежной зоне. Еще два зарегистрированных здесь вида, *Rhiphaeodrilus diplotrathecus* и *Eisenia atlavinyteae*, являются представителями горноуральского комплекса люмбрицид. На Приполярном Урале отмечено пять видов: *R. diplotrathecus*, *D. octaedra*, *E. nordenskioldi*, *L. rubellus* и *O. lacteum*. На Полярном Урале обнаружены три вида – *D. octaedra*, *E. nordenskioldi*, *L. rubellus*, характерные для тундровой зоны. Высотное распределение дождевых червей на Урале характеризуется присутствием собственно почвенных люмбрицид в горно-лесном поясе и снижением видового разнообразия, преимущественно за счет почвенно-подстилочных представителей, в подгольцовом и горно-тундровом поясах.

Ключевые слова: дождевые черви (Lumbricidae); видовой состав; численность; морфо-экологическая группа; биотопическая приуроченность; зональное распространение; высотное распределение; Республика Коми

Для цитирования: Колесникова А. А., Долгин М. М., Акулова Л. И. Дождевые черви (Oligochaeta, Lumbricidae) Республики Коми // Труды Карельского научного центра РАН. 2023. № 1. С. 19–36. doi: 10.17076/bg1550

Финансирование. Работа выполнена в рамках темы НИР отдела экологии животных Института биологии Коми НЦ УрО РАН «Разнообразие фауны и пространственно-экологическая структура животного населения Европейского Северо-Востока России и сопредельных территорий в условиях изменения окружающей среды и хозяйственного освоения», рег. № 122040600025-2.

A. A. Kolesnikova^{1*}, M. M. Dolgin¹, L. I. Akulova². EARTHWORMS (OLIGOCHAETA, LUMBRICIDAE) IN THE KOMI REPUBLIC

¹ Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Division, Russian Academy of Sciences (28 Kommunisticheskaya St., 167982 Syktyvkar, GSP-2, Russia),

*kolesnikova@ib.komisc.ru

² Pitirim Sorokon Syktyvkar State University (55 Oktyabr'skii Ave., 167001 Syktyvkar, Russia)

The article presents information about 11 species in 8 genera of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in the Komi Republic. They belong to three morpho-ecological groups inhabiting different soil horizons (litter, litter/soil, soil). The species distribution maps have been compiled. The density of each species and their habitat affiliations in different flatland subzones and altitudinal zones of the Ural Mountains are shown. The number of species tends to decline in a regular manner from southern taiga to shrub tundra, from the Northern to Polar Urals. Boreal zone soils are inhabited by members of the genera *Aporrectodea*, *Dendrobaena*, *Bimastos*, *Eisenia*, *Eiseniella*, *Lumbricus*, *Octolasion*. Four species: *Aporrectodea caliginosa*, *A. rosea*, *Eisenia fetida*, and *Octolasion lacteum*, prefer meadows and farmlands. The species *Bimastos rubidus* and *Eiseniella tetraedra* inhabit meadows, willow carrs and forests in southern and middle taiga; they are absent in the extremely northern taiga and forest tundra; their habitats in the tundra zone are hydrogen sulfide springs. Three species (*Dendrobaena octaedra*, *Eisenia nordenskioldi*, *Lumbricus rubellus*) have been found in all natural zones and subzones. They compose the Lumbricidae fauna in the tundra zone. Northern Urals harbored the same earthworm species as the boreal zone. Two more species, *Rhiphaeodrilus diplotetrathecus* and *Eisenia atlavinyteae*, are representatives of the montane Urals Lumbricidae complex. Five species: *R. diplotetrathecus*, *D. octaedra*, *E. nordenskioldi*, *L. rubellus*, and *O. lacteum*, are known for the Subpolar Urals. The species *D. octaedra*, *E. nordenskioldi*, *L. rubellus* have been detected in the Polar Urals as in the tundra zone. The altitudinal distribution of earthworms in the Urals is characterized by the presence of 'soil' species in the montane forest zone and a decline in the species diversity in the subalpine and alpine tundra zones, mostly at the expense of the litter/soil group.

Key words: earthworms (Lumbricidae); species composition; density; morpho-ecological group; habitat affiliations; zonal distribution; altitudinal distribution; Komi Republic

For citation: Kolesnikova A. A., Dolgin M. M., Akulova L. I. Earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in the Komi Republic. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2023. No. 1. P. 19–36. doi: 10.17076/bg1550

Funding. The research was conducted under state assignment within the topic "Faunal diversity, spatial and ecological structure of animal communities in the North-East of European Russia and adjacent areas in the context of environmental changes and development" (No. 122040600025-2).

Введение

Дождевые черви – важнейшие почвообразователи, на долю которых в ценозах часто приходится более 70 % от всей биомассы мезофауны. Они определяют скорость трансформации органического материала и минеральных компонентов в почве, формирование гумуса и регуляцию циклов биогенных элемен-

тов [Гиляров, Стриганова, 1978; Blouin et al., 2013; Philips et al., 2021]. Эти представители почвенной фауны часто используются в качестве биоиндикаторов разнообразия и состояния почв [Paoletti, 1999].

Исследования люмбрицид в Республике Коми начаты в середине XX века, когда были опубликованы первые сведения о видах *Aporrectodea caliginosa*, *Dendrobaena octaedra*,

Bimastos rubidus, *Eisenia nordenskioldi*, *Eiseniella tetraedra*, *Lumbricus rubellus* в почвах лесов, лугов, полей и огородов [Устинов, 1967]. Отдельные сведения о составе и численности дождевых червей содержатся в работах по почвенной фауне [Криволицкий и др., 1979; Семьяшкіна, 1988], по дождевым червям Печоро-Илычского заповедника [Шашков, Камаев, 2010; Гераскина, 2016]. Накопленный авторами материал рассмотрен в публикациях, обобщающих данные о дождевых червях таежной [Крылова, Фролова, 2005; Крылова и др., 2011; Колесникова и др., 2013; Акулова и др., 2017] и тундровой [Макарова, Колесникова, 2019] природных зон. Но существует необходимость обновления эколого-фаунистического обзора любрицид для Республики Коми, так как вклад дождевых червей в продуктивность почвенных сообществ значителен [Konakova et al., 2020; Kolesnikova et al., 2021].

Цель данной работы состоит в анализе распределения дождевых червей по ландшафтно-климатическим зонам и подзонам Республики Коми и высотному профилю Уральских гор, с учетом их биотопической приуроченности.

Район исследований

Республика Коми расположена на территории Русской равнины, по ее восточной границе проходят Уральские горы, с северо-запада на юго-восток территорию республики пересекает Тиманский кряж. Между Уралом и Тиманом располагается Печорская низменность, на западе – Мезенско-Вычегодская равнина, на юге – Северные Увалы. Территория Республики Коми входит в зону избыточного увлажнения. Климат умеренно континентальный, с коротким летом, длинной и холодной зимой [Историко-культурный..., 1997].

Протяженность территории с юга на север и преимущественно равнинный характер ее поверхности способствуют закономерной смене физико-географических и биоклиматических условий от южной тайги до тундры. Подзона южной тайги (ЮТ) занимает всего 0,4 % территории республики, и здесь господствуют еловые и елово-пихтовые кислично-зеленомошные и кислично-папоротниковые леса, на плакорах в подлеске встречается липа. Зональный признак составляют суходольные луга, являющиеся устойчивыми производными сообществами, не зарастающими мхами и кустарниками. В подзоне средней тайги (СрТ) развиты зеленомошно-черничные еловые и сосново-еловые леса. На водоразделах леса переходят в зеленомошно-долгомошные и

долгомошно-сфагновые группы. В центральных частях водоразделов господствуют сфагновые леса, переходящие в болота. В подзоне северной тайги (СТ) преобладают зеленомошно-сфагново-долгомошные еловые, березово-еловые, сосновые леса, иногда с примесью пихты, кедра, осины, на плоских междуречьях расположены крупные сфагновые болота. Характерным признаком северной тайги является наличие элементов тундрового ландшафта по узким морозобойным долинам. В подзоне крайнесеверной тайги (КСТ) господствуют еловые и елово-березовые леса долгомошной и зеленомошной групп, с участием лиственницы, но в долинах мелких рек развиты ерниковые заросли. Переходной полосой от таежной зоны к тундровой выступает лесотундра (ЛТ), для ландшафтного облика которой характерны сочетания безлесных ерниковых зарослей и крупнобугристых болот на водоразделах и березово-еловых редколесий с ерниковым подлеском по приречьям. Северо-восточная часть республики входит в подзону кустарниковых тундр (КТ) с мерзлотными почвами [Республика..., 1997].

Уральская горная страна, как и прилегающая равнина, – область господства бореальных лесов. Горно-лесной пояс, аналогичный таежной зоне, одевает склоны почти на всем ее протяжении (до 67° с. ш.) и занимает не менее 60–70 % всей площади гор. В долинах рек преобладают еловые, елово-пихтовые и хвойно-березовые леса, местами встречаются обширные заросли ив и небольшие пойменные луга. В нижней и средней частях горных склонов преобладают темнохвойные леса; в верхней части темнохвойные леса делят господство с березовыми и лиственничными лесами. Подгольцовый пояс характеризуется низкорослыми редкостойными лесами из березы извилистой, часто с небольшой примесью пихты или ели в комплексе с мезофильными крупнотравными лугами. Подгольцовый пояс можно рассматривать лишь как отдаленный аналог лесотундры, с которой его сближает редкостойность лесов, низкорослость деревьев и искривленность их стволов. Горно-тундровый пояс на Северном и Приполярном Урале (СУ и ПрУ) распадается на ряд островов, связанных с более крупными горными вершинами, на Полярном Урале (ПУ) тянется сплошной полосой. Основу его растительности составляют различные тундровые сообщества. Высоты, превышающие 550–600 м, заняты ерниковыми, кустарничковыми, моховыми, лишайниковыми и луговинными тундрами [Производительные..., 1954].

Материалы и методы

Основой работы послужили многолетние полевые наблюдения и сборы авторов (1997–2017 гг.) в различных районах Республики Коми (табл. 1). 175 биотопов в 59 локалитетах объединены в 12 групп, включающих зональные и интразональные растительные сообщества таежной и тундровой зоны, горно-лесного, подгольцового и горно-тундрового поясов

Урала. Почвенные пробы размером 25×25×10 и 50×50×10 см отбирали по стандартной методике зоологических исследований [Малевич, 1950; Гиляров, 1975]. Для более полного выявления видового состава люмбрицид применяли метод прикопок и собирали червей непосредственно с поверхности почвы: под камнями, лежащими досками, под корой, валежом, в навозных и компостных кучах. Всего отобрано около 2 тыс. почвенных проб, учтено более

Таблица 1. Исследуемые локалитеты и биотопы

Table 1. Studied localities and biotopes

Локалитет (n) Locality (n)	Биотоп (n) Biotope (n)												
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	*XII	XIII
КТ: Воркута (1) ShT: Vorkuta (1)	2	–	–	–	–	–	–	–	1	1	–	1	–
ЛТ: Большая Роговая (1) FT: Bolshaya Rogovaya (1)	–	3	–	–	–	–	–	–	2	–	–	–	–
КСТ: Большая Сыня, Инта, Новик, Усть-Цильма (4) ENT: Bolshaya Synya, Inta, Novik, Ust-Tsilma (4)	–	–	–	2	–	–	–	–	2	2	1	–	2
СТ: Кожва, Конецбор, Печора (3) NT: Kozhva, Konetsbor, Pechora (3)	–	–	–	4	2	–	–	–	–	3	–	–	–
СрТ: Аныб, Белый, Бердыш, Важелью, Вездино, Велью, Визябож, Водный, Вотча, Вынь, Диасерья, Еля-ты, Ертом, Зеленец, Корткерос, Кэччойяг, Ляли, Мезень, Микунь, Парчег, Приозерный, Северная Мылва, Смолянка, Сыктывкар, Троицко-Печорск, Усогорск, Усть-Кулом, Усть-Унья, Ухта, Щугрэм, Якша (31) MT: Anyb, Belyi, Berdysh, Vazzhelyu, Vezdino, Velyu, Vizyabozh, Vodnyi, Votcha, Vym, Diaserya, Elya-ty, Ertom, Zelenets, Kortkeros, Kachchoyag, Lyali, Mezen, Mikun, Parcheg, Priozernyi, Northern Mylva, Smolyanka, Syktyvkar, Troitsko-Pechorsk, Usogorsk, Ust-Kulom, Ust-Unya, Ukhta, Shchugram, Yaksha (31)	–	–	1	18	12	3	5	5	5	23	11	1	3
ЮТ: Кажым, Кобра, Лойма, Объячево (4) ST: Kazhym, Cobra, Loyma, Obyachevo (4)	–	–	–	1	1	1	1	1	–	3	–	–	–
ПУ: Лохорта, Пага, Хребтовый (3) PU: Lohorta, Paga, Hrebtovyi (3)	2	1	–	–	–	–	–	–	2	–	–	–	–
ПрУ: Кожим, Левая Грубею, Малый Паток, Подчерем, Усть-Щугер (5) SU: Kozhim, Levaya Grubeyu, Maliy Patok, Podcherem, Ust-Shchuger (5)	3	1	2	1	–	–	–	–	3	–	–	–	3
СУ: Большая Порожня, Койп, Макар-Из, Манхамбо, Пуштади, Щука-Ель-Из, Яны-Пупу-Ньер (7) NU: Bolshaya Porozhnyaya, Koip, Makar-Iz, Manhambo, Pushtadi, Pike-El-Iz, Yany-Pupu-Nyer (7)	3	4	10	4	–	3	–	2	1	7	–	1	–
Итого локалитетов / биотопов: 59 / 175 Number of localities / biotopes: 59 / 175	10	9	13	29	14	7	6	6	15	38	12	3	8

Примечание. n – число локалитетов/биотопов. Здесь и в табл. 2–4: природная зона/подзона – южная тундра (КТ), лесотундра (ЛТ), тайга: крайнесеверная (КСТ), северная (СТ), средняя (СрТ), южная (ЮТ), Урал: Полярный (ПУ), Приполярный (ПрУ), Северный (СУ). Биотоп – кустарничково-моховая тундра (I), березовое криволесье (II), лес: пихтово-еловый (III), еловый (IV), сосновый (V), березовый (VI), осиновый (VII), смешанный (VIII), ивняк (IX), луг (X), огород (XI), разнотравное сообщество (XII), водоток (XIII). *В одну группу биотопов сведены разнотравные сообщества вблизи сероводородного источника (КТ), на вырубке (СрТ) и галечнике (СУ). Прочерк – биотоп не обследован или отсутствует в природной зоне/подзоне.

Note. n – number of localities/biotopes. Here and in Tab. 2–4: zone/subzone – southern shrub tundra (ShT), forest-tundra (FT), taiga: extremely northern (ENT), northern (NT), middle (MT), southern (ST), Ural: Polar (PU), Subpolar (SU), Northern (NU). Biotope – shrub-moss tundra (I), birch stand (II), forest: fir-spruce (III), spruce (IV), pine (V), birch (VI), aspen (VII), mixed (VIII), willow stand (IX), meadow (X), vegetable garden (XI), mixed-grass community (XII), stream (XIII). *Mixed-grass communities at hydrogen sulfide source (ShT), after clear cutting (MT), at pebbles (NU) are included in one group. A dash means that the biotope has not been examined or is absent in the natural zone/subzone.

3000 экз. червей. Фиксирование и хранение дождевых червей проводили по методике И. И. Малевича [1950]. Для идентификации использовали определительные таблицы [Всеволодова-Перель, 1997].

Составлен аннотированный список дождевых червей Республики Коми. В аннотированном списке для каждого вида приведены данные о его географическом распространении, принадлежности к морфо-экологической группе, биотопической приуроченности, численности. Картосхемы распространения видов построены в программе MapInfo Professional v. 11.5. Морфо-экологические группы дождевых червей приведены в соответствии с классификацией [Перель, 1975]. Минимальная и максимальная численность (в экз./м²), биотопическая приуроченность каждого вида, сходство населения люмбрицид (по качественной форме индекса Чекановского – Сьеренсена, Ics) рассчитаны в соответствии с методическими рекомендациями [Лебедева и др., 2004]. Показатель степени биотопической приуроченности (F_{ij}) учитывает долю вида в структуре сообществ разных мест обитания.

$$F_{ij} = (n_{ij} \times N - n_i \times N_j) / (n_{ij} \times N + n_i \times N_j - 2n_{ij} \times N_j),$$

где n_{ij} – число особей i -го вида в j -й выборке (биотопе) объемом N_j , n_i – число особей этого вида во всех сборах общим объемом N .

Величина показателя изменяется от -1 , когда вид отсутствует в данном местообитании, до $+1$, когда вид встречается только здесь. Значение показателя F_{ij} меньше нуля говорит об избегании видом данного биотопа, а больше нуля – о предпочтении видом данного биотопа. Чем ближе показатель к единице, тем более вид приурочен к данному биотопу.

Видовой состав дождевых червей

В регионе обитает 11 видов дождевых червей, являющихся преимущественно космополитами, относящихся к трем морфо-экологическим группам, населяющих почвы таежных и тундровых, равнинных и горных экосистем, отличаясь в них по численности (значения, в экз./м², указаны в скобках).

Rhiphaeodrilus diplotetrathecus (Perel, 1967). Эндемик Урала. Почвенно-подстилочный вид. На Северном и Приполярном Урале (рис. 1) населяет пихтово-еловые леса (0–3,2 и 1,6–7,8), березовые криволесья (0–1,6) и кустарничково-моховые тундры (0–1,6).

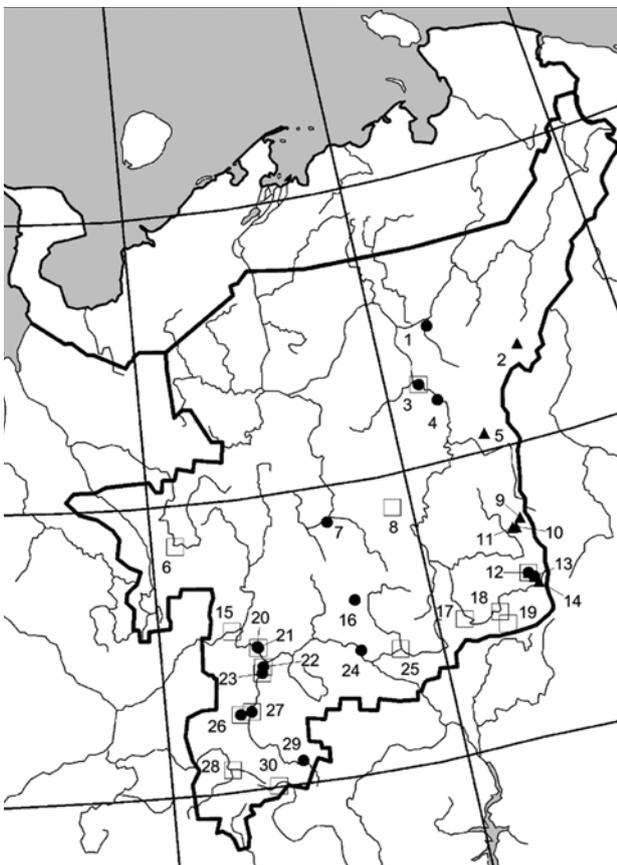


Рис. 1. Распространение дождевых червей *Rhiphaeodrilus diplotetrathecus*, *Aporrectodea caliginosa*, *A. rosea* в Республике Коми.

Условные обозначения: ▲ – *Rh. diplotetrathecus*, ● – *A. caliginosa*, □ – *A. rosea*.

Кадастр к карте: 1 – Большая Сыня, 2 – Кожим, 3 – Печора, 4 – Конецбор, 5 – Малый Паток, 6 – Усогорск, 7 – Водный, 8 – Велью, 9 – Маньхамбо, 10 – Щука-Ель-Из, 11 – Макари-Из, 12 – Большая Порожня, 13 – Яны-Пупу-Ньер, 14 – Койп, 15 – Микунь, 16 – Диасерья, 17 – Якша, 18 – Усть-Унья, 19 – Бердыш, 20 – Зеленец, 21 – Парчег, 22 – Сыктывкар, 23 – Еля-ты, 24 – Усть-Кулом, 25 – Смолянка, 26 – Щугрэм, 27 – Вотча, 28 – Обьячево, 29 – Кажым, 30 – Кобра

Fig. 1. Distribution of *Rhiphaeodrilus diplotetrathecus*, *Aporrectodea caliginosa*, *A. rosea* in the Komi Republic.

Legend: ▲ – *Rh. diplotetrathecus*, ● – *A. caliginosa*, □ – *A. rosea*.

Register: 1 – Bol'shaya Synya, 2 – Kozhim, 3 – Pechora, 4 – Konetsbor, 5 – Malyi Patok, 6 – Usogorsk, 7 – Vodnyi, 8 – Vel'yu, 9 – Man'khambo, 10 – Shchuka-El'-Iz, 11 – Makar-Iz, 12 – Bol'shaya Porozhnyaya, 13 – Yany-Pupu-N'er, 14 – Koip, 15 – Mikun', 16 – Diaser'ya, 17 – Yaksha, 18 – Ust'-Un'ya, 19 – Berdysh, 20 – Zelenets, 21 – Parcheg, 22 – Syktyvkar, 23 – Elya-ty, 24 – Ust'-Kulom, 25 – Smolyanka, 26 – Shchugrem, 27 – Votcha, 28 – Ob'yachevo, 29 – Kazhym, 30 – Kobra

Aporrectodea caliginosa (Savigny, 1826). Космополит. Собственно почвенный вид. В регионе (рис. 1) распространен от южной до северной тайги, населяет луговые сообщества (ЮТ: 0–3,2; СрТ: 0–48,6; СТ: 2,4–4,8). В средней тайге зарегистрирован в еловых (0–3,2), осиновых (0–3,9) и смешанных (0–0,2) лесах. На Северном Урале приурочен к луговым стациям (0–36,5), встречается в ельниках (0–1,6).

Aporrectodea rosea (Savigny, 1826). Космополит. Собственно почвенный вид. В регионе (рис. 1) встречается в тех же подзонах тайги и на Северном Урале, что и вид *A. caliginosa*. Является характерным представителем любрикофауны лугов (ЮТ: 0–24,9, СрТ: 0–13,6; СТ: 0–3,2; СУ: 0–12,5), в южной тайге отмечен в березовом (21,1) и осиновом (2,4) лесах, в средней тайге – в еловых (0–24,8), осиновых (0–2,9), смешанных (0–7,2) лесах, на огородах и полях (0–53,6).

Dendrobaena octaedra (Savigny, 1826). Космополит. Бореальный подстилочный вид с уникальной холодостойкостью [Берман и др., 2002]. Встречается во всех группах биотопов, за исключением сельскохозяйственных угодий (табл. 2, 3; рис. 2).

Bimastos rubidus (Savigny, 1826). Космополит. Подстилочный вид.

– *Bimastos rubidus subrubicunda* (Eisen, 1874). Малочислен в южной (луга: 0–1,6) и средней (ельники: 0–1,6; луга и огороды: 0–3,2) тайге (рис. 2).

– *Bimastos rubidus tenuis* (Eisen, 1874). На европейской территории России встречается от Урала до Кольского полуострова [Zenkova, Raroport, 2014]. Наряду с *D. octaedra* пересекает широту 60°, что является косвенным свидетельством резистентности к низким температурам зимовки [Мещерякова, Берман, 2014]. В тундровой зоне (рис. 2) зарегистрирован в разнотравном сообществе вблизи сероводородного источника – 1,6 [Kolesnikova et al., 2019]. В южной тайге отмечен только в луговых сообществах (0–1,6), в средней тайге малочислен в еловых лесах (0–1,6), на лугах (0–1,6) и огородах (0–3,2), в северной тайге зарегистрирован в подстилке еловых лесов (0–1,6), на Северном Урале – в пихтово-еловых лесах (0–2,6).

Eisenia atlavinyteae Perel et Graphodatsky, 1984. Сибирский почвенно-подстилочный вид. Населяет пихтово-еловые (0–4,5) и еловые (0–1,6) леса, березовые криволесья (0–1,6) Северного Урала (рис. 3).

Таблица 2. Диапазон значений численности (экз./м²) *Dendrobaena octaedra*, *Eisenia nordenskioldi* и *Lumbricus rubellus* на равнине

Table 2. The range of density values (ind./m²) of *Dendrobaena octaedra*, *Eisenia nordenskioldi* and *Lumbricus rubellus* on the plain

Подзона Subzone	Биотоп / Biotope											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	*XII
<i>Dendrobaena octaedra</i>												
ЮТ/СТ	–	–	–	0–1,6	0–3,2	0–2,4	0–5,6	0–3,2	–	0–4,8	–	–
СрТ/МТ	–	–	0–6,4	0–4,8	0–4,8	0–2,4	0–2,8	0–7,2	–	0–11,2	0–1,8	0–20,8
СТ/НТ	–	–	–	0–4,8	–	–	–	–	–	–	–	–
КСТ/ЕНТ	–	–	–	0–3,2	–	–	–	–	0–4,8	–	–	–
ЛТ/ФТ	–	0–3,2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
КТ/ШТ	0–1,6	–	–	–	–	–	–	–	0–1,6	–	–	–
<i>Eisenia nordenskioldi</i>												
ЮТ/СТ	–	–	–	0–4,8	–	0–4,8	–	–	–	0–3,2	–	–
СрТ/МТ	–	–	–	0–6,4	0–5,4	0–5,2	0–17,4	–	–	0–19,6	0–16,4	–
СТ/НТ	–	–	–	0–6,4	0–3,2	–	–	–	–	–	–	–
КСТ/ЕНТ	–	–	–	–	–	–	–	–	5,6–6,4	0–3,2	–	–
ЛТ/ФТ	–	0–4,8	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
КТ/ШТ	0–1,6	–	–	–	–	–	–	–	0–1,6	0–3,2	–	–
<i>Lumbricus rubellus</i>												
ЮТ/СТ	–	–	–	0–3,2	–	0–14,2	0–6,4	0–3,2	–	0–3,2	–	–
СрТ/МТ	–	–	–	0–22,4	0–12,3	0–9,6	0–14,7	0–23	0–3,2	0–42,4	0–20	–
СТ/НТ	–	–	–	0–6,4	0–3,2	–	–	–	–	–	–	–
КСТ/ЕНТ	–	–	–	0–2,4	–	–	–	–	0–3,2	–	–	–
ЛТ/ФТ	–	–	–	–	–	–	–	–	0–2,4	–	–	–

Таблица 3. Диапазон значений численности (экз./м²) *Dendrobaena octaedra*, *Eisenia nordenskioldi* и *Lumbricus rubellus* в горах

Table 3. The range of density values (ind./m²) of *Dendrobaena octaedra*, *Eisenia nordenskioldi* and *Lumbricus rubellus* in the mountains

Район Region	Биотоп / Biotope								
	I	II	III	IV	VI	VIII	IX	X	*XII
<i>Dendrobaena octaedra</i>									
СУ/NU	0–6,4	0–3,2	0–5,6	0–3,2	0–1,6	1,6–8,8	0–3,2	0–4	0–1,6
ПрУ/SU	0–2,4	0–2,4	0–3,2	–	–	–	0–4,8	–	–
ПУ/PU	0–3,2	0–2,4	–	–	–	–	–	–	–
<i>Eisenia nordenskioldi</i>									
СУ/NU	0–3,2	–	0–11,2	0–4,8	–	0,8–4	–	0–4,8	–
ПрУ/SU	0–4,8	–	–	0–4,8	–	–	–	–	–
ПУ/PU	0–3,2	0–3,2	–	–	–	–	–	–	–
<i>Lumbricus rubellus</i>									
СУ/NU	–	–	0–8,4	0–1,6	0–1,6	0,8–5,2	0–1,6	0–16	–
ПрУ/SU	–	–	0–3,2	–	–	–	0–3,2	–	–
ПУ/PU	–	–	–	–	–	–	3,2–6,4	–	–

Eisenia nordenskioldi (Eisen, 1879). Восточноевропейско-сибирский вид. В регионе широко распространены представители почвенно-подстилочной морфо-экологической группы. Обычен для зональных и интразональных сообществ таежной, лесотундровой и тундровой зон (табл. 2). На Урале отмечен в сообществах горно-лесного, подгольцового и горно-тундрового поясов (табл. 3; рис. 3).

вой зон (табл. 2). На Урале отмечен в сообществах горно-лесного, подгольцового и горно-тундрового поясов (табл. 3; рис. 3).

Eisenia fetida (Savigny, 1826). Космополит. Почвенно-подстилочный вид. В регионе (рис. 3) распространен по всей таежной зоне, где

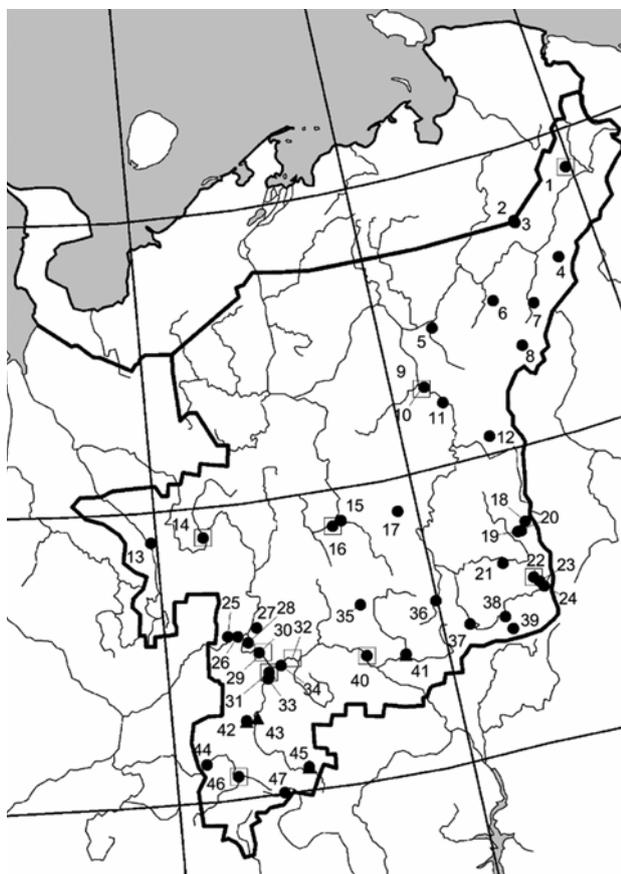


Рис. 2. Распространение дождевых червей *Dendrobaena octaedra* и *Bimastos rubidus* в Республике Коми. Условные обозначения: ▲ – *D. octaedra*, ● – *B. rubidus tenuis*, □ – *B. rubidus subrubicunda*.

Кадастр к карте: 1 – Воркута, 2 – Большая Роговая, 3 – Лохорта, 4 – Пага, 5 – Большая Сыня, 6 – Инта, 7 – Левая Грубею, 8 – Кожим, 9 – Печора, 10 – Кожва, 11 – Конецбор, 12 – Малый Паток, 13 – Ертом, 14 – Мезень, 15 – Ухта, 16 – Водный, 17 – Велью, 18 – Маньхамбо, 19 – Макар-Из, 20 – Шука-Ель-Из, 21 – Пуштади, Бияизъяди, 22 – Большая Порожня, 23 – Яны-Пупу-Ньер, 24 – Койп, 25 – Вездино, 26 – Микунь, 27 – Ляли, 28 – Белый, 29 – Зеленец, 30 – Кэччояг, 31 – Сыктывкар, 32 – Корткерос, 33 – Еля-ты, 34 – Визябож, 35 – Диасерья, 36 – Северная Мылва, 37 – Якша, 38 – Усть-Унья, 39 – Бердыш, 40 – Усть-Кулом, 41 – Смолянка, 42 – Вотча, 43 – Шчугрэм, 44 – Лойма, 45 – Кажым, 46 – Объячево, 47 – Кобра

Fig. 2. Distribution of *Dendrobaena octaedra* and *Bimastos rubidus* in the Komi Republic.

Legend: ▲ – *D. octaedra*, ● – *B. rubidus tenuis*, □ – *B. rubidus subrubicunda*.

Register: 1 – Vorkuta, 2 – Bol'shaya Rogovaya, 3 – Lokhorta, 4 – Paga, 5 – Bol'shaya Synya, 6 – Inta, 7 – Levaya Grubeyu, 8 – Kozhim, 9 – Pechora, 10 – Kozhva, 11 – Konetsbor, 12 – Malyi Patok, 13 – Ertom, 14 – Mezen', 15 – Ukhta, 16 – Vodnyi, 17 – Vel'yu, 18 – Man'khambo, 19 – Makar-Iz, 20 – Shchuka-El'-Iz, 21 – Pushtadi, Biyaiz'yadi, 22 – Bol'shaya Porozhnyaya, 23 – Yany-Pupu-N'er, 24 – Koip, 25 – Vezdino, 26 – Mikun', 27 – Lyali, 28 – Belyi, 29 – Zelenets, 30 – Kechchoyag, 31 – Syktyvkar, 32 – Kortkeros, 33 – Elya-ty, 34 – Vizyabozh, 35 – Diaser'ya, 36 – Severnaya Mylva, 37 – Yaksha, 38 – Ust'-Un'ya, 39 – Berdysh, 40 – Ust'-Kulom, 41 – Smolyanka, 42 – Votcha, 43 – Shchugrem, 44 – Loima, 45 – Kazhym, 46 – Ob'yachevo, 47 – Kobra

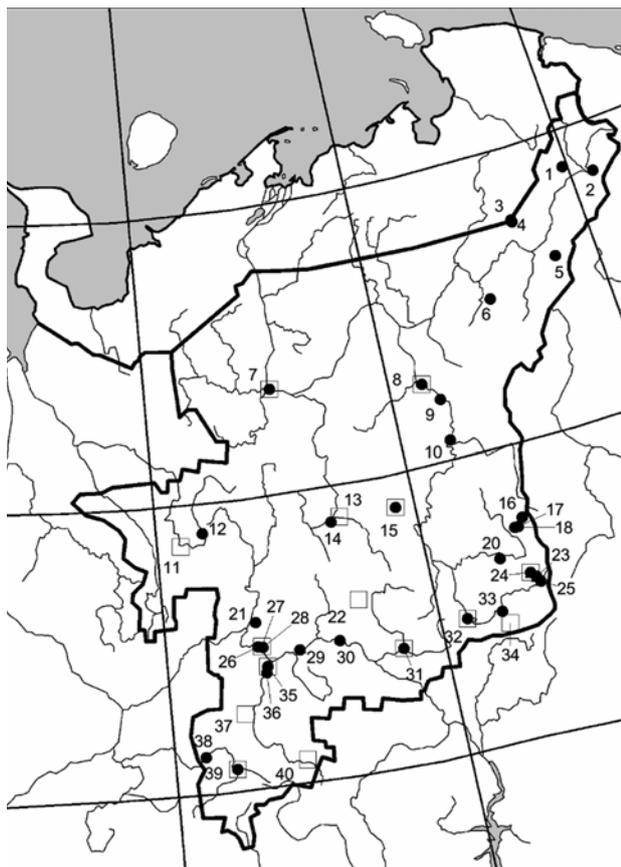


Рис. 3. Распространение дождевых червей *Eisenia nordenskioldi*, *E. fetida*, *E. atlavinyteae* в Республике Коми.

Условные обозначения: ▲ – *E. nordenskioldi*, ● – *E. fetida*, □ – *E. atlavinyteae*.

Кадастр к карте: 1 – Воркута, 2 – Хребтовый, 3 – Большая Роговая, 4 – Лохорта, 5 – Пага, 6 – Инта, 7 – Усть-Цильма, 8 – Печора, 9 – Конецбор, 10 – Усть-Шчугер, 11 – Усогорск, 12 – Мезень, 13 – Ухта, 14 – Водный, 15 – Велью, 16 – Маньхамбо, 17 – Макар-Из, 18 – Щука-Ель-Из, 20 – Пуштади, Бияизъяди, 21 – Ляли, 22 – Диасерья, 23 – Койп, 24 – Большая Порожня, 25 – Яны-Пупу-Ньер, 26 – Кэччойяг, 27 – Зеленец, 28 – Парчег, 29 – Приозерный, 30 – Аныб, 31 – Смолянка, 32 – Якша, 33 – Усть-Унья, 34 – Бердыш, 35 – Сыктывкар, 36 – Еля-ты, 37 – Шчугрэм, 38 – Лойма, 39 – Объячево, 40 – Кажым

Fig. 3. Distribution of *Eisenia nordenskioldi*, *E. fetida*, *E. atlavinyteae* in the Komi Republic.

Legend: ▲ – *E. nordenskioldi*, ● – *E. fetida*, □ – *E. atlavinyteae*.

Register: 1 – Vorkuta, 2 – Khrebtovi, 3 – Bol'shaya Rogovaya, 4 – Lokhorta, 5 – Paga, 6 – Inta, 7 – Ust'-Tsil'ma, 8 – Pechora, 9 – Konetsbor, 10 – Ust'-Shchuger, 11 – Usogorsk, 12 – Mezen', 13 – Ukhta, 14 – Vodnyi, 15 – Vel'yu, 16 – Man'khambo, 17 – Makar-lz, 18 – Shchuka-El'-lz, 20 – Pushtadi, Bياiz'yadi, 21 – Lyali, 22 – Diaser'ya, 23 – Koip, 24 – Bol'shaya Porozhnyaya, 25 – Yany-Pupu-N'er, 26 – Kechchoiyag, 27 – Zelenets, 28 – Parcheg, 29 – Priozernyi, 30 – Anyb, 31 – Smolyanka, 32 – Yaksha, 33 – Ust'-Un'ya, 34 – Berdysh, 35 – Syktyvkar, 36 – Elya-ty, 37 – Shchugrem, 38 – Loima, 39 – Ob'yachevo, 40 – Kazhym

приурочен к лугам (ЮТ: 0–2,4; СрТ: 0–6,6; СТ: 0–5,6; СУ: 0–1) и огородам (СрТ: 0–9,4; КСТ: 5,6). В южной тайге отмечен в березняке (1,2), в средней тайге – в ельниках (0–3,2).

Eiseniella tetraedra (Savigny, 1826). Космополит. Ареал охватывает большинство регионов мира, включая острова Арктики [Всеволодова-Перель, 1997]. Подстилочный амфибиотический вид, обитает в почвах преимущественно с проточным увлажнением, под лесной, реже луговой растительностью. В таежной зоне (рис. 4) отмечен в прибрежных ивниках (СрТ: 0–12) и осинниках (ЮТ: 3,2). В тундровой зоне зарегистрирован в разнотравном сообществе вблизи сероводородного источника – 12,8 экз./м² [Kolesnikova et al., 2019]. Регулярно отмечается в составе бентосных сообществ равнинных и горных рек.

Lumbricus rubellus Hoffmeister, 1843. Космополитный (европейский перегринный) почвенно-подстилочный вид. Широко распространен по территории Республики Коми. В таежной зоне обитает в разнотипных лесных сообществах. В подзонах южной и средней тайги встречается на лугах и сельскохозяйственных угодьях (табл. 2). В зонах лесотундры и тундры населяет интразональные ивняковые

сообщества. На Северном и Приполярном Урале характерен для растительных сообществ горно-лесного пояса (табл. 3; рис. 4). На Полярном Урале отмечен только в ивниках [Макарова, Колесникова, 2019].

Octolasion lacteum (Örley, 1885). Космополит. Собственно почвенный вид. Предпочитает кислотность, близкую к нейтральной, и почвы, богатые кальцием и органическим веществом [Перель, 1979]. В регионе (рис. 4) распространен от южной до северной тайги, по западным склонам Северного и Приполярного Урала. Отмечен в березняках (ЮТ: 0–28,4), осинниках (СрТ: 0–4), смешанных лесах (СрТ: 0–10), пойменных и приречьевых ельниках (СрТ: 0–23,2), сосняках (СТ: 0–6,4), ивниках (ПрУ: 0–5,6). Высокой численности достигает на лугах (ЮТ: 0–46,2; СрТ: 0–52,8; СТ: 0–8) и огородах (СрТ: 0–88,8). На острове Пуштади (Северный Урал) хорошо представлен в сообществах травянистых многолетников на аллювиальных наносах (26,4), доминирует в составе мезофауны пойменного луга (30,0) и елово-березового леса (31,2), сформировавшихся на втором и третьем уровне островной поймы, малочислен в пихтово-еловом лесу (2,8) на дерновых лесных почвах третьего высотного уровня островной поймы [Дёгтева и др., 2010].

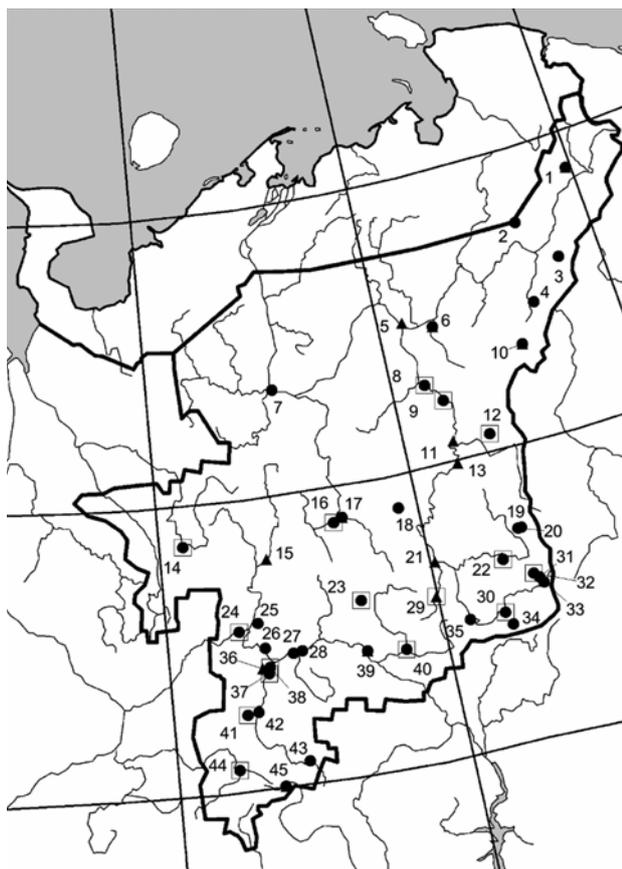


Рис. 4. Распространение дождевых червей *Eiseniella tetraedra*, *Lumbricus rubellus*, *Octolasion lacteum* в Республике Коми.

Условные обозначения: ▲ – *E. tetraedra*, ● – *L. rubellus*, □ – *O. lacteum*.

Кадастр к карте: 1 – Воркута, 2 – Лохорта, 3 – Пага, 4 – Левая Грубею, 5 – Новик, 6 – Большая Сыня, 7 – Усть-Цилма, 8 – Печора, 9 – Конецбор, 10 – Кожим, 11 – Усть-Шугер, 12 – Малый Паток, 13 – Подчерем, 14 – Усогорск, 15 – Вымь, 16 – Водный, 17 – Ухта, 18 – Велью, 19 – Макар-Из, 20 – Щука-Ель-Из, 21 – Троицко-Печорск, 22 – Пуштади, Бияизъяди, 23 – Диасерья, 24 – Микунь, 25 – Ляли, 26 – Парчег, 27 – Корткерос, 28 – Приозерный, 29 – Северная Мылва, 30 – Усть-Унья, 31 – Яны-Пупу-Ньер, 32 – Большая Порожня, 33 – Койп, 34 – Бердыш, 35 – Усть-Унья, 36 – Важелью, 37 – Еля-ты, 38 – Сыктывкар, 39 – Усть-Кулом, 40 – Смолянка, 41 – Шугрэм, 42 – Вотча, 43 – Кажым, 44 – Объячево, 45 – Кобра

Fig. 4. Distribution of *Eiseniella tetraedra*, *Lumbricus rubellus*, *Octolasion lacteum* in the Komi Republic.

Legend: ▲ – *E. tetraedra*, ● – *L. rubellus*, □ – *O. lacteum*.

Register: 1 – Vorkuta, 2 – Lokhorta, 3 – Paga, 4 – Levaya Grubeyu, 5 – Novik, 6 – Bol'shaya Synya, 7 – Ust'-Tsilma, 8 – Pechora, 9 – Konetsbor, 10 – Kozhim, 11 – Ust'-Shchuger, 12 – Malyi Patok, 13 – Podcherem, 14 – Usogorsk, 15 – Vym', 16 – Vodnyi, 17 – Ukhta, 18 – Vel'yu, 19 – Makar-Iz, 20 – Shchuka-El'-Iz, 21 – Troitsko-Pechorsk, 22 – Pushtadi, Bijaiz'yadi, 23 – Diaser'ya, 24 – Mikun', 25 – Lyali, 26 – Parcheg, 27 – Kortkeros, 28 – Priezernyi, 29 – Severnaya Mylva, 30 – Ust'-Un'ya, 31 – Yany-Pupu-N'er, 32 – Bol'shaya Porozhnyaya, 33 – Koip, 34 – Berdysh, 35 – Ust'-Un'ya, 36 – Vazh'el'yu, 37 – Elya-ty, 38 – Syktyvkar, 39 – Ust'-Kulom, 40 – Smolyanka, 41 – Shchugrem, 42 – Votcha, 43 – Kazhym, 44 – Ob'yachevo, 45 – Kobra

Зональное распространение дождевых червей

Выявлено закономерное снижение числа видов в направлении от южной тайги к кустарниковым тундрам, от Северного к Полярному Уралу (рис. 5). Люмбрикофауна южной и сред-

ней тайги характеризуется полным составом фауны дождевых червей, встречающихся на территории Республики Коми, исключая отсутствие видов *R. diplotetrahesus* и *E. atlavinyteae*, для которых Урал является западной границей их распространения. Люмбрициды северной тайги представлены восемью видами,

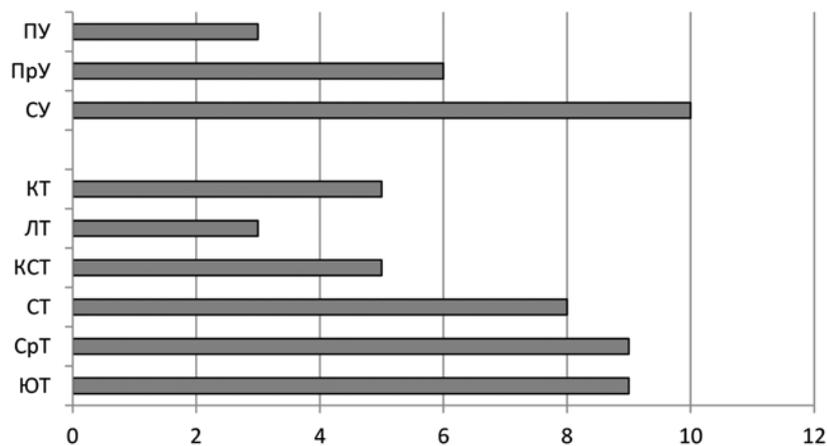


Рис. 5. Число видов (по оси абсцисс) дождевых червей в природных зонах/подзонах/выделах Республики Коми

Fig. 5. The number of earthworms species (abscissa) in zones/subzones/sectors of the Komi Republic (see Table 1 for localities)

кроме уральских видов не отмечен вид *E. tetraedra*. В крайнесеверной тайге выявлено пять видов, не обнаружены *R. diplotetrathecus*, *A. caliginosa*, *A. rosea*, *B. rubidus*, *E. atlavinytae*, *O. lacteum*, зарегистрирован *E. tetraedra*. Вид *E. fetida* в крайнесеверной тайге найден в окультуренных ландшафтах, что подтверждает его занос с навозом и компостом. В лесотундре, которая как экотон связывает почвенные зооценозы бореальных экосистем с арктическими сообществами [Hofgaard et al., 2012], встречено три вида: *D. octaedra*, *E. nordenskioldi*, *L. rubellus*. В подзоне южных тундр зарегистрировано пять видов люмбрицид, но принципиальных отличий в составе фауны лесотундры и тундры не выявлено. В открытых биотопах значительно выше встречаемость и численность *E. nordenskioldi*. В зарослях кустарников чаще отмечается *D. octaedra*, который здесь достоверно обильнее, чем *E. nordenskioldi*. Эти виды характеризуются высокой холодоустойчивостью на всех стадиях жизненного цикла [Берман, Мещерякова, 2013; Мещерякова, Берман, 2014], что определяет возможность их развития в тундровой зоне в течение двух и более лет. Находки *L. rubellus* в окрестностях Воркуты и на Полярном Урале приурочены к ложбинам стока или кустарниковым зарослям, однако этот вид, у которого к замерзанию (до $-35\text{ }^{\circ}\text{C}$) устойчивы только коконы [Мещерякова, Берман, 2014], обычен в тундрах на севере Норвегии [Terhivuo, 1988]. Еще два вида – *B. rubidus* и *E. tetraedra* адаптировались к обитанию в экосистемах сероводородных источников в окрестностях Воркуты [Kolesnikova et al., 2019]. Фактически субарктический комплекс люмбрицид представлен тремя видами: *D. octaedra*, *E. nordenskioldi*, *L. rubellus*, приуроченными к зональным и интразональным биотопам в крайнесеверной тайге, лесотундре и тундре.

В целом выявленный фаунистический состав люмбрицид отражает зональную специфику Республики Коми. Три вида (подстилочный *D. octaedra*, почвенно-подстилочные *E. nordenskioldi* и *L. rubellus*) населяют все природные зоны и подзоны. Два подстилочных вида, *B. rubidus* и *E. tetraedra*, обитают в растительных сообществах южной, средней и северной тайги, отсутствуют в крайнесеверной тайге и лесотундре, населяют аazonальные биотопы (почвы, обогащенные органикой) вблизи сероводородных источников в тундровой зоне. Остальные люмбрициды, включая собственно почвенные виды, характеризуют таежный комплекс, для которого выявлено относительное постоянство таксономического состава на лугах, сельскохозяйственных угодьях и в лесах.

Высотное распределение дождевых червей на Урале

Основу фауны дождевых червей Уральских гор составляют широко распространенные в регионе виды. На Северном Урале выявлено десять видов дождевых червей, что соответствует данным по подзонам южной и средней тайги. На Приполярном Урале видовое богатство люмбрицид снижено – шесть видов. На Полярном Урале зарегистрированы те же три вида, что и в тундровой зоне: *D. octaedra*, *E. nordenskioldi*, *L. rubellus* (рис. 5).

В горно-лесном поясе Северного Урала отмечено десять видов – подстилочные *D. octaedra*, *B. rubidus*, почвенно-подстилочные *R. diplotetrathecus*, *E. nordenskioldi*, *E. fetida*, *E. atlavinetae*, *L. rubellus*, собственно почвенные *A. caliginosa*, *A. rosea*, *O. lacteum*. Наибольшее число видов люмбрицид (7) зарегистрировано в высокогорных пихто-ельниках, где по численности доминирует *R. diplotetrathecus* [Гераськина, 2016]. В горных лесах Приполярного Урала зарегистрировано пять видов – *R. diplotetrathecus*, *D. octaedra*, *E. nordenskioldi*, *E. atlavinetae*, *O. lacteum*. В криволинейных подгольцового пояса распространен вид *D. octaedra*, обычны *E. atlavinetae* (Северный Урал), *R. diplotetrathecus* (Северный и Приполярный Урал), *E. nordenskioldi* и *L. rubellus* (Полярный Урал). В горных тундрах обитают *E. nordenskioldi* и *D. octaedra*, которые отличаются холодостойкостью на стадии яйца и взрослой особи и одинаково успешны в освоении высоких широт и высокогорной среды [Ермаков, Голованова, 2010; Рапопорт, 2013]. Еще один вид, *R. diplotetrathecus*, в горных тундрах Северного и Приполярного Урала характеризуется низкой численностью (рис. 6).

Для высотного распределения дождевых червей в северных районах Уральских гор характерно не только снижение видового разнообразия с высотой, но и однонаправленное изменение соотношения морфо-экологических групп люмбрицид по числу видов и средней численности (рис. 7). Максимальные значения видового богатства (10) и численности (60 экз./м²) отмечены для горно-лесного пояса, минимальные (3 вида, 9,3 экз./м²) – для горно-тундрового. Треть видов в горно-лесном поясе составляют собственно почвенные формы, около 40 % от фауны приходится на почвенно-подстилочные виды. Эта группа достигает 80 % от видового богатства и численности люмбрицид в подгольцовом поясе, ее вклад снижается в горно-тундровом поясе (65 % от числа видов и 45 % от численности червей). Подстилочных

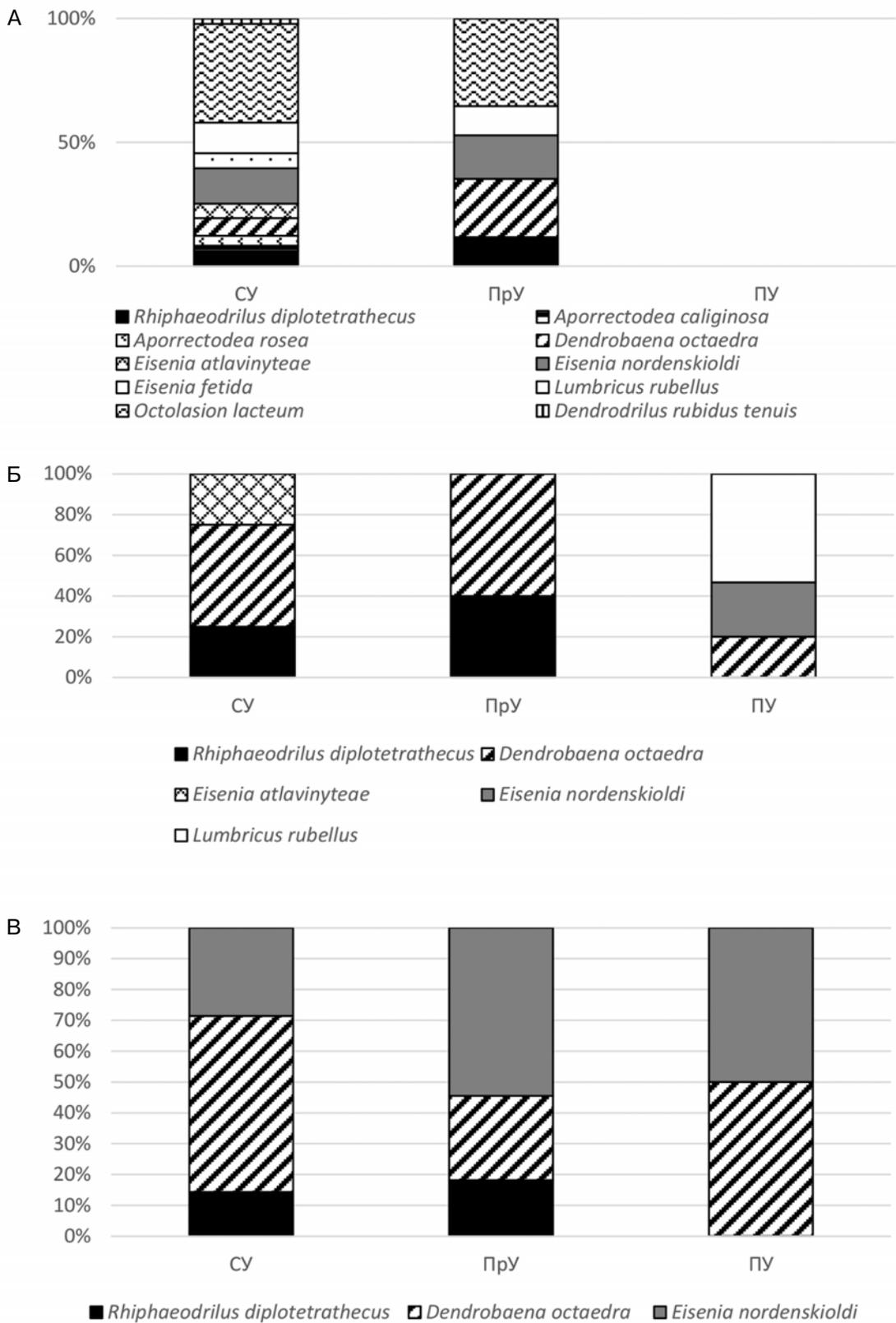


Рис. 6. Высотное распределение дождевых червей в горах Северного (СУ), Приполярного (ПрУ) и Полярного (ПУ) Урала: А – горно-лесной, Б – подгольцовый, В – горно-тундровый

Fig. 6. High-altitude distribution of earthworms in the Northern (NU), Subpolar (SU) and Polar (PU) Ural: A – zone of mountain forests, Б – zone of birch stands, В – zone of mountain tundra

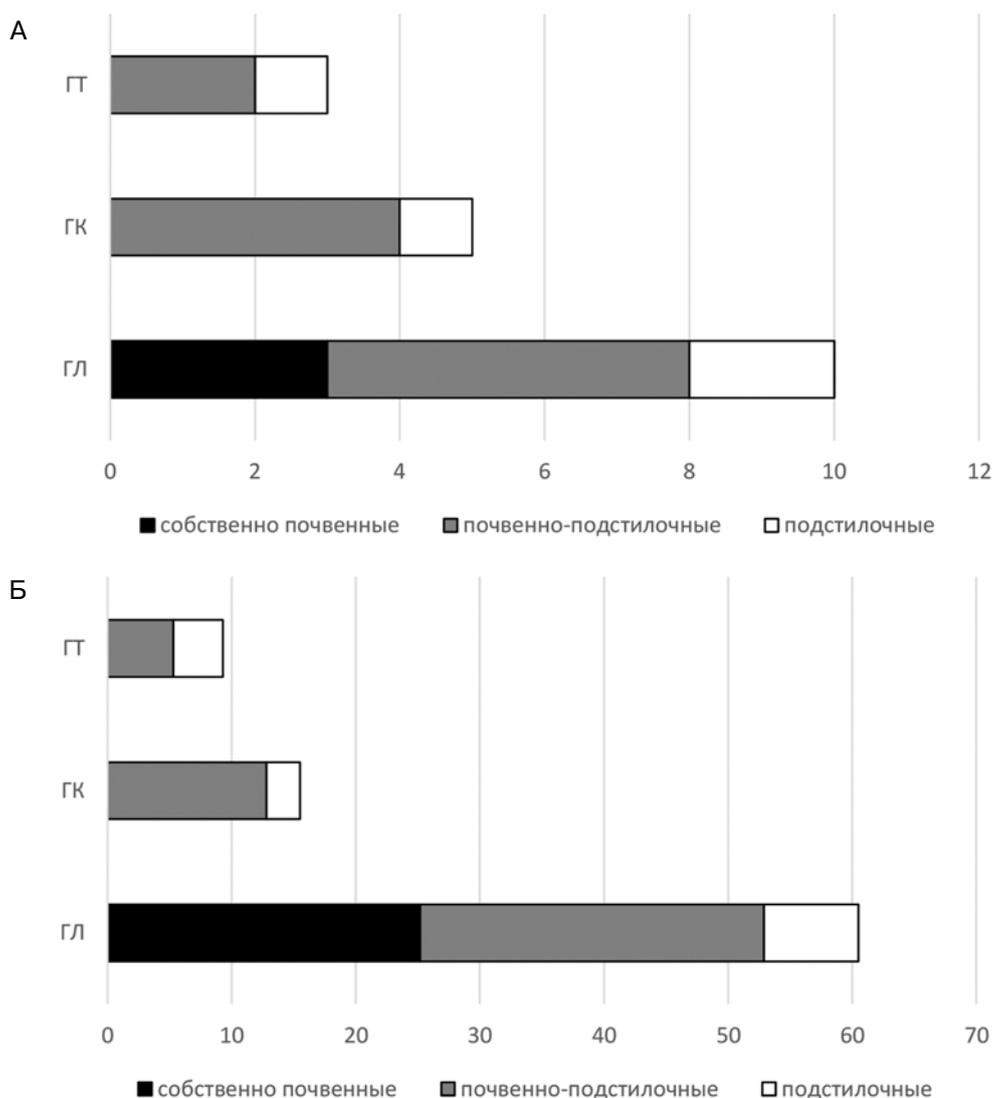


Рис. 7. Соотношение морфо-экологических групп дождевых червей в горно-лесном (ГЛ), подгольцовом (ГК) и горно-тундровом (ГТ) поясах Урала: А – по числу видов, Б – по численности, экз./м²

Fig. 7. The ratio of morpho-ecological groups of earthworms in zones of mountain forests (MF), birch stands (BS) and mountain tundra (MT) in the Ural: A – number of species, Б – density, ind./m²

видов червей немного, их доля постепенно возрастает при переходе от горно-лесного к горно-тундровому поясу.

Биотопическая приуроченность любрицид

Дождевые черви в пределах района исследований обитают в достаточно широком диапазоне экологических условий. По восемь-десять видов отмечено для подзон южной, средней, северной тайги и Северного Урала, по пять – в крайнесеверной тайге и подзоне кустарниковых тундр, шесть – на Приполярном Урале,

по три – в лесотундре и на Полярном Урале (рис. 5). Сходство сообществ любрицид в рассмотренных группах биотопов высокое. Население дождевых червей хвойных и лиственных лесов, ивняковых сообществ, лугов и огородов сходно более чем на 71,4 %. Отмечено полное сходство ($I_{cs} = 1$) любрикофауны лугов и огородов. Фауна любрицид лесов и лугов сходна на 80 %, этот показатель между еловыми лесами и лугами достигает 95 %. Для лиственных лесов и ивняков $I_{cs} = 0,73$, для еловых лесов и ивняков $I_{cs} = 0,57$. Сходство населения любрицид еловых и пихтово-еловых лесов составило 75 %, объединив сообщества

дождевых червей равнинных и горных лесов, лесотундры и березовых криволесий подгольцового пояса, подзоны кустарниковых тундр и горно-тундрового пояса Урала, для которых $I_{cs} > 0,73$. Однако расчет биотопической приуроченности (F_{ij}) для каждого вида показал (табл. 4), что только *L. rubellus* и *O. lacteum* встречаются в различных биотопах, *A. caliginosa*, *A. rosea* и *E. fetida* предпочитают луговые сообщества и огороды ($F_{ij} = 0,51$; $0,41$; $0,55$ соответственно), *B. rubidus* приурочен к пихтово-еловым и еловым лесам ($F_{ij} = 0,63$ – $0,64$). Уральский эндемик *R. diplotetrathecus* и сибирский вид *E. atlavinyteae* (по Уралу пролегает западная граница его ареала) характеризуются высокой приуроченностью к горным лесам ($F_{ij} = 0,99$ и $0,94$ соответственно), криволесьям подгольцового пояса ($F_{ij} = 0,68$ и $0,92$ соответственно). Вид *E. atlavinyteae* не встречается в горных тундрах ($F_{ij} = -1$), а *R. diplotetrathecus* отмечен в сообществах этого высотного пояса на Северном Урале ($F_{ij} = 0,52$). Амфибиотический вид *E. tetraedra* населяет почвы интразональных ивняков ($F_{ij} = 0,99$), где значения его численности могут быть достаточно высокими. Широко распространенные в регионе виды *D. octaedra* и *E. nordenskioldi* показали приуроченность

к кустарничково-моховым тундрам ($F_{ij} = 0,66$ и $0,62$) и березовым криволесьям ($F_{ij} = 0,69$ и $0,58$). Ранее было установлено [Макарова, Колесникова, 2019], что холодоустойчивый подстилочно-почвенный *E. nordenskioldi* предпочитает открытые местообитания (кустарничковые тундры, луга, марши), тогда как менее холодоустойчивый в фазе червя подстилочный *D. octaedra* обильнее под покровом кустарников или в криволесье, что, возможно, определяется особенностями условий зимовки (наличием листового опада, «снегозадержанием»).

Обсуждение

Считается, что большинство дождевых червей, обнаруженных в ранее покрытых льдом районах Северной Америки, – инвазивные [Bouhler et al., 2004]; это справедливо и для люмбрикофауны Северной Европы [Тюнов et al., 2006]. Так, фауна дождевых червей Финляндии отличается низким видовым разнообразием (16 видов) и представляет собой обедненный вариант разнообразной фауны Центральной и Южной Европы, где в более плодородных почвах отмечено около 20–30 широко распространенных видов. Эндемичные виды в Финляндии не зарегистрированы, фа-

Таблица 4. Биотопическая приуроченность (F_{ij}) дождевых червей Республики Коми
Table 4. Biotopic confinement of earthworms in the Komi Republic

Вид / Подвид Species / Subspecies	Биотоп / Biotope										
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
<i>Rhiphaeodrilus diplotetrathecus</i> (Perel, 1967)	0,52	0,68	<u>0,99</u>	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1
<i>Aporrectodea caliginosa</i> (Savigny, 1826)	-1	-1	-1	-0,45	-1	-1	-0,32	-0,79	-1	0,51	0,16
<i>A. rosea</i> (Savigny, 1826)	-1	-1	-1	0,09	-1	0,29	-0,38	-0,41	-1	-0,05	<u>0,41</u>
<i>Dendrobaena octaedra</i> (Savigny, 1826)	0,66	<u>0,69</u>	0,44	0,18	0,31	-0,18	0,08	0,22	0,09	-0,14	-0,91
<i>Bimastos rubidus subrubicunda</i> (Eisen, 1874)	-1	-1	-1	<u>0,44</u>	-1	-1	-1	-1	-1	0,28	0,07
<i>B. rubidus tenuis</i> (Eisen, 1874)	-1	-1	0,64	0,63	-1	-1	-1	-1	-1	-0,21	-0,14
<i>Eisenia atlavinyteae</i> Perel et Graphodatsky, 1984	-1	0,92	0,94	0,32	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1
<i>E. nordenskioldi</i> (Eisen, 1879)	0,62	0,58	0,49	0,11	0,48	0,09	0,45	-0,44	0,02	-0,28	-0,57
<i>E. fetida</i> (Savigny, 1826)	-1	-1	-1	-0,11	-1	-0,29	-1	-1	-1	0,04	0,55
<i>Eiseniella tetraedra</i> (Savigny, 1826)	-1	-1	-1	-1	-1	-1	0,35	-1	0,99	-1	-1
<i>Lumbricus rubellus</i> Hoffmeister, 1843	-0,32	-1	-0,36	0,23	<u>0,33</u>	0,07	0,29	0,19	-0,05	0,02	-0,37
<i>Octolasion lacteum</i> (Örley, 1826)	-1	-1	-0,71	-0,37	-0,49	0,09	-0,64	0,23	0,01	0,01	<u>0,31</u>

Примечание. Жирным шрифтом выделены положительные значения $F_{ij} > 0,5$; подчеркнуты максимальные положительные значения для каждого вида.

Note. Positive values $F_{ij} > 0.5$ are given in bold; the maximum positive values for each type are underlined.

уна сформировалась в послеледниковый период либо спонтанно, либо виды привнесены благодаря человеку [Terhivuo, 1988]. Люмбрикофауна Республики Коми характеризуется высоким сходством с финской фауной, отмечено всего 11 видов, один из которых, *R. diplotetrateucus*, является эндемиком Урала, второй, *E. atlavinyteae*, распространен на Среднем и Северном Урале и в Сибири от южных границ до Заполярья. Низкое видовое богатство фауны червей в регионе связано с плейстоценовыми оледенениями [Reynolds, 1995], их недостаточной холодоустойчивостью (способностью переносить низкие температуры, близкие к нулю градусам) и морозостойкостью (способностью длительное время переносить отрицательные температуры) на обеих стадиях жизненного цикла (кокона и червя) или одной стадии (червя). Так, взрослые черви и коконы *E. fetida* не выживают при температуре ниже $-1\text{ }^{\circ}\text{C}$; *A. rosea* на стадии червя погибает при $-1\text{ }^{\circ}\text{C}$, коконы выдерживают до $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$; стадия червя *A. caliginosa* переносит до $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$, стадия кокона – до $-15\text{ }^{\circ}\text{C}$; взрослые особи *O. lacteum*, *L. rubellus*, *B. rubidus* не выдерживают отрицательных температур, коконы переносят промерзание разной силы: *O. lacteum* – до $-15\text{ }^{\circ}\text{C}$, *L. rubellus* – до $-35\text{ }^{\circ}\text{C}$, *B. rubidus* – до $-196\text{ }^{\circ}\text{C}$ [Берман и др., 2002; Мещерякова, Берман, 2014]. В то же время для *D. octaedra* и *E. nordenskioldi* показана высокая морозостойкость на обеих стадиях жизненного цикла: кокона – до $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$ для обоих видов; взрослой особи – для *D. octaedra* $-15\text{ }^{\circ}\text{C}$ и для *E. nordenskioldi* $-35\text{ }^{\circ}\text{C}$ [Берман и др., 2002; Holmstrup et al., 2007]. Северные границы ареалов указанных видов в целом соответствуют представлениям о том, что они дальше всего проникают на север, достигают побережья Ледовитого океана, найдены за полярным кругом на Югорском п-ове и о. Вайгач [Всеволодова-Перель, 1997; Макарова, Колесникова, 2019].

В глобальном тренде разнообразия Республики Коми, как и большинство бореальных и субарктических регионов, ожидаемо характеризуется низким видовым разнообразием, численностью и биомассой дождевых червей, что соответствует паттернам разнообразия наземных групп животных [Phillips et al., 2019]. На ландшафтно-региональном уровне феномен природной зональности, определяющий закономерную смену почвенно-растительного покрова и животного населения, особенно четко проявляется на равнинных территориях [Стриганова, Порядина, 2005]. Фауна дождевых червей тундры и лесотундры представляет обедненный вариант таежного населения.

Число видов люмбрицид постепенно снижается от южной тайги до кустарниковых тундр, от Северного к Полярному Уралу.

Изменение климатических и других характеристик, формирующих почвенно-растительный покров и структуру фаунистических комплексов в горах, подчинено более сложным закономерностям, чем на равнине. Среди дождевых червей нет собственно высокогорных видов [Перель, 1979]. Так, в мексиканских Кордильерах *L. rubellus* достигает 3500 м над ур. м., *O. lacteum* – 3400 м, *D. octaedra* и *B. rubidus* – 3600 м [Fragoso, 2021]. Для западных макросклонов Урала самые высокие отметки – г. Тельпосиз, 1617 м (Северный Урал), г. Народная, 1895 м (Приполярный Урал), г. Пайер, 1330 м над ур. м. (Полярный Урал). Очевидно, что это не критические высоты для обнаружения дождевых червей, тем более отдельные виды могут иметь ограниченный высотный преферендум, но находить пригодные станции обитания далеко за его пределами. Так, на Северном Кавказе высотное распределение люмбрицид четко связано с принадлежностью вида к определенной морфо-экологической группе: подстилочные виды встречаются на высоте более 2000 м над ур. м., собственно почвенные люмбрициды – не выше 1500 м, а нижняя граница 100–200 м отмечена почти исключительно у собственно почвенных форм [Рапопорт, 2013]. Для исследуемого района Уральских гор, расположенного в северных широтах, характерно исчезновение собственно почвенных люмбрицид выше границы горно-лесного пояса, доминирование почвенно-подстилочных дождевых червей в подгольцовом поясе, увеличение доли подстилочных видов в горно-тундровом поясе.

Мозаичность почвенно-растительного покрова на равнинной территории и в горах приводит к неоднородности распределения и биотопической приуроченности дождевых червей. Наиболее благоприятными для них считаются повышенная влажность луговых и лесных биогеоценозов в сочетании с умеренной температурой верхних минеральных горизонтов почвы и подстилки [Бессолицына, 2012]. Численность и биомасса дождевых червей значительно увеличиваются при концентрации на поверхности почвы опада в лиственных лесах [Бессолицына, 2013], наличии хорошо выраженного травостоя и менее кислых почв в горных лесах [Колесникова, Дёгтева, 2019]. Теплообеспеченность лесотундровых и тундровых почв, связанная с распределением многолетней мерзлоты, лимитирует численность и активность дождевых червей [Бессолицына, 2012]. В почве лишенных растительности пятен мерзлотного выветривания

дождевые черви малочисленны, а в ризосфере кустарничков и дернине травянистых растений их плотность на один-два порядка превышает таковую в местах, где проекция растительного покрова составляет не более 50 % [Ермаков, Голованова, 2010]. Видовой состав и структурная организация населения дождевых червей характеризуют особенности климатических и эдафических условий среды обитания [Стриганова, Порядина, 2005; Рапопорт и др., 2017].

Заключение

В Республике Коми известно 11 видов дождевых червей. Люмбрикофауна региона сформировалась в послеледниковый период. Для равнинной и горной территорий отмечено закономерное снижение видового разнообразия дождевых червей с юга на север, а также при переходе от горно-лесного к горно-тундровому поясу. Вид *B. rubidus* тяготеет к темнохвойным лесам, *R. diplotetrathecus* и *E. atlavinyteae* – к горным лесам. *A. caliginosa*, *A. rosea* и *E. fetida* представляют комплекс лугов и огородов. *E. tetraedra* приурочен к интразональным ивняковым сообществам. Дождевой червь *E. nordenskioldi* приурочен к кустарничково-моховым тундрам больше, чем к березовым криволесьям, а для *D. octaedra* наблюдается противоположная тенденция. Виды *L. rubellus* и *O. lacteum* не проявили четкой биотопической приуроченности, вероятно, по причине широкого распространения в регионе.

Данные по распространению дождевых червей внесены в региональную информационную систему «Почвенная фауна Республики Коми», содержатся в датасетах GBIF [Konakova et al., 2020; Konakova, Kolesnikova, 2021].

Авторы выражают благодарность Т. Н. Коновой за помощь в составлении картосхем распространения видов в программе *MapInfo Professional v. 11.5*.

Литература

Акулова Л. И., Долгин М. М., Колесникова А. А. Распространение и численность дождевых червей (Lumbricidae) в подзоне средней тайги Республики Коми // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. 2017. № 1. С. 4–16. doi: 10.31140/j.vestnikib.2017.1(199).1

Берман Д. И., Мещерякова Е. Н. Ареалы и холодоустойчивость двух подвидов дождевого червя (*Eisenia nordenskioldi*, Lumbricidae, Oligochaeta) // Зоол. журн. 2013. Т. 92, № 7. С. 771–780. doi: 10.7868/S0044513413070039

Бессолицына Е. П. Эколого-географические закономерности распределения дождевых червей

(Oligochaeta, Lumbricidae) в ландшафтах юга Средней Сибири // Экология. 2012. № 1. С. 70–73.

Бессолицына Е. П. Ландшафтно-экологические закономерности распределения дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) в почвах юга Средней Сибири // Сибирский экол. журн. 2013. № 1. С. 27–36.

Берман Д. И., Мещерякова Е. Н., Алфимов А. В., Лейрих А. Н. Распространение дождевого червя *Dendrobaena octaedra* (Lumbricidae, Oligochaeta) на севере Голарктики ограничено недостаточной морозостойкостью // Зоологический журнал. 2002. Т. 81, № 10. С. 1210–1221.

Всеволодова-Перель Т. С. Дождевые черви фауны России. Кадастр и определитель. М.: Наука, 1997. 92 с.

Гераськина А. П. Население дождевых червей в основных типах темнохвойных лесов Печоро-Ильчского заповедника // Зоол. журн. 2016. Т. 95, № 4. С. 394–405. doi: 10.7868/S0044513416020094

Гиляров М. С. Учет крупных беспозвоночных (мезофауна) // Методы почвенных зоологических исследований. М.: Наука, 1975. С. 12–30.

Гиляров М. С., Стриганова Б. Р. Роль почвенных беспозвоночных в разложении растительных остатков и круговороте веществ // Итоги науки и техники. ВИНТИ. Сер. Зоология беспозвоночных. 1978. Т. 5. С. 8–69.

Дёгтева С. В., Лаптева Е. М., Колесникова А. А., Новаковский А. Б. Анализ первичных сукцессий в пойменных ландшафтах Печоро-Ильчского заповедника на примере острова Пуштади // Тр. Печоро-Ильчского заповедника. Вып. 16. Сыктывкар, 2010. С. 42–50.

Ермаков А. И., Голованова Е. В. Видовой состав и численность дождевых червей в тундровых биоценозах горного массива Денежкин Камень (Северный Урал) // Сибирский экол. журн. 2010. № 1. С. 15–20.

Историко-культурный атлас Республики Коми / Мин-во образования и высшей школы Респ. Коми и др.; Ин-т языка, литературы и истории Коми науч. центра УрО РАН; отв. ред. А. Л. Окатова; науч. рук. и сост. Э. А. Савельева. М.: Дрофа, ДиК, 1997. 384 с.

Колесникова А. А., Дёгтева С. В. Изменение структуры мезофауны почв Северного Урала по градиенту высотной поясности (на примере горы Койп) // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2019. № 1(37). С. 33–48. doi: 10.19110/1994-5655-2019-1-33-48

Колесникова А. А., Таскаева А. А., Лаптева Е. М., Дёгтева С. В. Вертикальное распределение Collembola, Lumbricidae и Elateridae в аллювиальных почвах пойменных лесов // Сибирский экол. журн. 2013. Т. 20, № 1. С. 45–55.

Криволицкий Д. А., Семьяшкина Т. М., Михальцова З. А., Груздев В. И. Почвенная фауна средней тайги на Тиманском кряже // Зоол. журн. 1979. Т. 58, вып. 7. С. 1063–1065.

Крылова Л. П., Акулова Л. И., Долгин М. М. Дождевые черви (Oligochaeta, Lumbricidae) таежной зоны Республики Коми. Сыктывкар: Коми пединститут, 2011. 104 с.

Крылова Л. П., Фролова Л. И. Фауна люмбрицид Европейского Северо-Востока и ее зональные особенности // Закономерности зональной организации комплексов животного населения Европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 2005. С. 232–247.

Лебедева Н. В., Дроздов Н. Н., Криволицкий Д. А. Биологическое разнообразие: Учебн. пособие для студ. высш. учеб. завед. М., 2004. 432 с.

Макарова О. Л., Колесникова А. А. Дождевые черви (Oligochaeta, Lumbricidae) в тундрах Восточной Европы // Изв. РАН. Сер. биол. 2019. № 5. С. 1–12. doi: 10.1134/S0002332919050072

Малевич И. И. Собираание и изучение дождевых червей-почвообразователей. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 37 с.

Мещерякова Е. Н., Берман Д. И. Устойчивость к отрицательным температурам и географическое распространение дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae, Moniligastridae) // Зоол. журн. 2014. Т. 93, № 1. С. 53–64. doi: 10.7868/S0044513414010127

Перель Т. С. Жизненные формы Lumbricidae // Журн. общ. биол. 1975. Т. 36, № 2. С. 189–202.

Перель Т. С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. М.: Наука, 1979. 275 с.

Производительные силы Коми АССР. Растительный мир / Под ред. Н. А. Остроумова. Т. 3. Ч. 1. М.-Л., 1954. 280 с.

Рапопорт И. Б. Высотное распределение дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) в центральной части Северного Кавказа // Зоол. журн. 2013. Т. 92, № 1. С. 3–10. doi: 10.7868/S0044513413010108

Рапопорт И. Б., Зенкова И. В., Цепкова Н. Л. Население дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) бассейна реки Карасу (Центральный Кавказ) // Зоол. журн. 2017. Т. 96, № 2. С. 172–183. doi: 10.7868/S0044513416120126

Республика Коми: Энцикл.: В 3 т. / Коми науч. центр УрО РАН; Рощевский М. П. (гл. ред.) и др. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1997. Т. 1. 187 с.

Семяшкіна Т. М. Почвенная фауна Коми АССР // Биология почв Северной Европы: Сб. науч. трудов / Под ред. Д. А. Криволицкого. М.: Наука, 1988. С. 133–141.

Стриганова Б. Р., Порядина Н. М. Животное население почв бореальных лесов Западно-Сибирской равнины. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2005. 238 с.

Устинов И. Д. К фауне дождевых червей Коми АССР // Изв. Коми филиала ВГО. Сыктывкар, 1967. Т. 2, вып. 1(11). С. 139–141.

Шашков М. П., Камаев И. О. Население дождевых червей темнохвойных лесов нижней части бассейна реки Большая Порожня (приток реки Печора) // Тр. Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар, 2010. Вып. 16. С. 204–208.

Blouin M., Hodson M. E., Delgado E. A., Baker G., Brussaard L., Butt K. R., Dai J., Dendooven L., Peres G., Tondoh J. E., Cluzeau D., Brun J. J. A review of earthworm impact on soil function and ecosystem services // Eur. J. Soil Sci. 2013. Vol. 64. P. 161–182. doi: 10.1111/ejss/12025

Bouhlen P. J., Scheu S., Hale C. M., McLean S. M., Groffman P. M., Parkinson D. Nonnative invasive earthworms as agents of change in northern temperate forests // Frontiers in Ecology and the Environment. 2004. Vol. 2. P. 427–435. doi: 10.1890/1540-9295(2004)002[0427:NIEAAO]2.0.CO;2

Fragoso G. Importancia de las lombrices de tierra (Oligochaeta) en el monitoreo de áreas prioritarias de conservación del centro, este y sureste de México. Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad // GBIF | Global Biodiversity Information Facility. 2021. doi: 10.15468/omvnpj

Holmstrup M. J., Overgaard A. M., Bindsbøl C., Pertoldi C., Bayley M. Adaptations to overwintering in the earthworm *Dendrobaena octaedra*: Genetic differences in glucose loading and freeze tolerance // Soil Biology and Biochemistry. 2007. Vol. 39. P. 2640–2650. doi: 10.1016/j.soilbio.2007.05.018

Hofgaard A., Harper K., Golubeva E. The role of the circumarctic forest-tundra ecotone for Arctic biodiversity // Biodiversity. 2012. Vol. 13(3–4). P. 174–181. doi: 10.1080/14888386.2012.700560

Kolesnikova A. A., Baturina M. A., Shadrin D. M., Konakova T. N., Taskaeva A. A. New records of Lumbricidae and Collembola in anthropogenic soils of East European tundra // Zookeys. 2019. Vol. 885. P. 15–25. doi: 10.3897/zookeys.885.37279

Kolesnikova A., Konakova T., Taskaeva A., Kudrin A. Soil invertebrates of coniferous forests along gradient of air pollution (Komi Republic) // Biodiversity Data Journal. 2021. Vol. 9. Art. e75586. doi: 10.3897/BDJ.9.e75586

Konakova T., Kolesnikova A. Large soil invertebrates of coniferous forests along gradient of air pollution: temporal series of the data (Komi Republic) // GBIF | Global Biodiversity Information Facility. 2021. doi: 10.15468/wbggnr

Konakova T., Kolesnikova A., Taskaeva A. Soil invertebrates occurrences in European North-East of Russia // Biodiversity Data Journal. 2020. 8:e58836. doi: 10.3897/BDJ.8.e58836

Konakova T., Kolesnikova A., Taskaeva A. Soil invertebrates occurrences in European North-East of Russia // GBIF | Global Biodiversity Information Facility. 2020. doi: 10.15468/5a8ydf

Paoletti M. G. The role of earthworms for assessment of sustainability and as bioindicators // Agric. Ecosyst. Environ. 1999. Vol. 74. P. 137–155. doi: 10.1016/S0167-8809(99)00034-1

Phillips H. R. P., Bennett J. M., Beugnon R. et al. Global data on earthworm abundance, biomass, diversity and corresponding environmental properties // Scientific Data. 2021. Vol. 8(1). Art. 136. doi: 10.1038/s41597-021-00912-z

Phillips H. R. P., Guerra C. A., Bartz M. L. et al. Global distribution of earthworm diversity / Helen R.P. Phillips et al. // Science. 2019. Vol. 366, iss. 6464. P. 480–485. doi: 10.1126/science.aax4851

Reynolds J. W. The distribution of earthworms (Annelida, Oligochaeta) in North America // Advances in Ecology and Environmental Sciences / Eds Mishra P. C., Behera N., Senapati B. K., Guru B. C. New Delhi: Ashish Publ. House, 1995. P. 133–153.

Terhivuo J. The Finnish Lumbricidae (Oligochaeta) fauna and its formation // Ann. Zool. Fenn. 1988. Vol. 25. P. 529–547.

Tiunov A. V., Hale C. M., Holdsworth A. R., Vsevolodova-Perel T. S. Invasion patterns of Lumbricidae into previously earthworm-free areas of northeastern Europe and the western Great Lakes region of North America

References

- Akulova L. I., Dolgin M. M., Kolesnikova A. A. Distribution and density of earthworms (Lumbricidae) in the middle taiga of the Komi Republic]. *Vestnik Instituta biologii Komi NTs UrO RAN = Bulletin of the Institute of Biology Komi SC UrD RAS*. 2017;1:4–16. doi: 10.31140/j.vestnikib.2017.1(199).1 (In Russ.)
- Berman D. I., Meshcheryakova E. N. The distribution and cold resistance of two subspecies of the earthworm *Eisenia nordenskioldi* (Lumbricidae, Oligochaeta)]. *Zool. zhurnal = Russian Journal of Zoology*. 2013;92(7):771–780. doi: 10.7868/S0044513413070039 (In Russ.)
- Berman D. I., Meshcheryakova E. N., Alfimov A. V., Leirikh A. N. Distribution of *Dendrobaena octaedra* is limited by insufficient frost resistance in the north of the Holarctic. *Zool. zhurnal = Russian Journal of Zoology*. 2002;81(10): 1210–1221. (In Russ.)
- Bessolitsyna E. P. Ecological and geographic distribution patterns of earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in landscapes of southern Middle Siberia. *Ekologiya = Russian Journal of Ecology*. 2012;1:70–73. (In Russ.)
- Bessolitsyna E. P. Landscape-ecological patterns of earthworm (Oligochaeta, Lumbricidae) distribution in the soils of southern Middle Siberia. *Sibirskii ekologicheskii zhurnal = Contemporary Problems of Ecology*. 2013;1:27–36. (In Russ.)
- Blouin M., Hodson M. E., Delgado E. A., Baker G., Brussaard L., Butt K. R., Dai J., Dendooven L., Peres G., Tondoh J. E., Cluzeau D., Brun J. J. A review of earthworm impact on soil function and ecosystem services. *Eur. J. Soil Sci.* 2013;64:161–182. doi: 10.1111/ejss/12025
- Bouhlen P. J., Scheu S., Hale C. M., McLean S. M., Groffman P. M., Parkinson D. Nonnative invasive earthworms as agents of change in northern temperate forests. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2004;2:427–435. doi: 10.1890/1540-9295(2004)002[0427:NIEAAO] 2.0.CO;2
- Degteva S. V., Lapteva E. M., Kolesnikova A. A., Novakovskii A. B. Analysis of primary successions in floodplain landscapes of the Pechora-Ilych Reserve on the example of Pushtadi Island. *Tr. Pechoro-Ilychskogo zapovednika = Proceedings of the Pechoro-Ilych Reserve*. Iss. 16. Syktyvkar; 2010. P. 42–50. (In Russ.)
- Ermakov A. I., Golovanova E. V. Species composition and abundance of earthworms in the tundra biocenoses of Denezhkin Kamen' mountain (Northern Urals). *Sibirskii ekologicheskii zhurnal = Contemporary Problems of Ecology*. 2010;1:15–20. (In Russ.)
- Fragoso G. Importancia de las lombrices de tierra (Oligochaeta) en el monitoreo de áreas prioritarias de conservación del centro, este y sureste de México. Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad. *Global Biodiversity Information Facility*. 2021. doi: 10.15468/omvnpj
- Geras'kina A. P. Earthworms in the main types of coniferous forests in the Pechoro-Ilych Reserve. *Zool. zhurnal = Russian Journal of Zoology*. 2016;95(4):394–405. doi: 10.7868/S0044513416020094 (In Russ.)
- Gilyarov M. S. Account of macrofauna. *Metody pochvennykh zoologicheskikh issledovaniy = Methods of Soil Zoological Research*. Moscow: Nauka; 1975. P. 12–30. (In Russ.)
- Gilyarov M. S., Striganova B. R. The role of soil invertebrates in destruction of plant decidues and circulation of substances. *Itogi nauki i tekhniki. VINITI. Ser. Zoologiya bespozvonochnyh = Results of Science and Technology. VINITI. Ser. Invertebrates Zoology*. 1978;5:8–69. (In Russ.)
- Hofgaard A., Harper K., Golubeva E. The role of the circumarctic forest-tundra ecotone for Arctic biodiversity. *Biodiversity*. 2012;13(3–4):174–181. doi: 10.1080/14888386.2012.700560
- Holmstrup M. J., Overgaard A. M., Bindsøbol C., Pertoldi C., Bayley M. Adaptations to overwintering in the earthworm *Dendrobaena octaedra*: Genetic differences in glucose loading and freeze tolerance. *Soil Biology and Biochemistry*. 2007;39:2640–2650. doi: 10.1016/j.soilbio.2007.05.018
- Kolesnikova A. A., Baturina M. A., Shadrin D. M., Konakova T. N., Taskaeva A. A. New records of Lumbricidae and Collembola in anthropogenic soils of East European tundra. *Zookeys*. 2019;885:15–25. doi: 10.3897/zookeys.885.37279
- Kolesnikova A. A., Degteva S. V. Changing the macrofauna structure of soils of the Northern Urals in the altitudinal zonal gradient (on the example of the Koip mountain)]. *Izvestiya Komi nauchnogo centra UrO RAN = Bulletin of Komi Science Centre of UrD RAS*. 2019;1(37):33–48. doi: 10.19110/1994-5655-2019-1-33-48 (In Russ.)
- Kolesnikova A., Konakova T., Taskaeva A., Kudrin A. Soil invertebrates of coniferous forests along gradient of air pollution (Komi Republic). *Biodiversity Data Journal*. 2021;9:e75586. doi: 10.3897/BDJ.9.e75586
- Kolesnikova A. A., Taskaeva A. A., Lapteva E. M., Degteva S. V. Vertical distribution of Collembola, Lumbricidae and Elateridae in alluvial soils of floodplain forests. *Sibirskii ekologicheskii zhurnal = Contemporary Problems of Ecology*. 2013;20(1):45–55. (In Russ.)
- Konakova T., Kolesnikova A. Large soil invertebrates of coniferous forests along gradient of air pollution: temporal series of the data (Komi Republic). *Global Biodiversity Information Facility*. 2021. doi: 10.15468/wbgnrn
- Konakova T., Kolesnikova A., Taskaeva A. Soil invertebrates occurrences in European North-East of Russia. *Biodiversity Data Journal*. 2020;8:e58836. doi: 10.3897/BDJ.8.e58836
- Konakova T., Kolesnikova A., Taskaeva A. Soil invertebrates occurrences in European North-East of Russia. *Global Biodiversity Information Facility*. 2020. doi: 10.15468/5a8ydf
- Krivolutskii D. A., Semyashkina T. M., Mikhal'tsova Z. A., Gruzdev V. I. Soil fauna of middle taiga in the Timan. *Zool. Journal*. 1979;58(7):1063–1065. (In Russ.)
- Krylova L. P., Akulova L. I., Dolgin M. M. Earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) of taiga zone of the Komi Republic. Syktyvkar; 2011. 104 p. (In Russ.)
- Krylova L. P., Frolova L. I. Earthworms of the European North-East and their zonal features. *Zakonomernosti zonal'noi organizatsii kompleksov zhivotnogo naseleniya*

ya *Evropeiskogo Severo-Vostoka = Patterns of zonal organization of animal population in the European North-East*. Syktyvkar; 2005. P. 232–247. (In Russ.)

Lebedeva N. V., Drozdov N. N., Krivolutskii D. A. Biological diversity. Moscow; 2004. 432 p. (In Russ.)

Makarova O. L., Kolesnikova A. A. Earthworms (Oligochaeta, Lumbricidae) in the tundra of Eastern Europe]. *Izvestiya RAN. Seriya biol. = Biology Bulletin*. 2019;5:1–12. doi: 10.1134/S0002332919050072 (In Russ.)

Malevich I. I. The collection and study of earthworms. Moscow-Leningrad: AN SSSR; 1950. 37 p. (In Russ.)

Meshcheryakova E. N., Berman D. I. Cold resistance and geographical distribution of earthworms]. *Zool. zhurnal = Russian Journal of Zoology*. 2014;93(1):53–64. doi: 10.7868/S0044513414010127 (In Russ.)

Okatova A. L., Savel'eva E. A. (eds.). Historical and cultural atlas of the Komi Republic. Moscow: Drofa, DiK; 1997. 384 p. (In Russ.)

Ostroumov N. A. (ed.). Productive forces of the Komi ASSR. Plants. Vol. 3. Pt. 1. Moscow-Leningrad; 1954. 280 p. (In Russ.)

Paoletti M. G. The role of earthworms for assessment of sustainability and as bioindicators. *Agric. Ecosyst. Environ.* 1999;74:137–155. doi: 10.1016/S0167-8809(99)00034-1

Perel' T. S. Distribution and patterns of earthworms fauna of the USSR. Moscow: Nauka; 1979. 275 p. (In Russ.)

Perel' T. S. Morpho-ecological forms of lumbricidae. *Zhurnal obshchei biologii = Biology Bulletin Reviews*. 1975;36(2):189–202. (In Russ.)

Phillips H. R. P., Bennett J. M., Beugnon R. et al. Global data on earthworm abundance, biomass, diversity and corresponding environmental properties. *Scientific Data*. 2021;8(1):136. doi: 10.1038/s41597-021-00912-z

Phillips H. R. P., Guerra C. A., Bartz M. L. et al. Global distribution of earthworm diversity. *Science*. 2019;366(6464):480–485. doi: 10.1126/science.aax4851

Rapoport I. B. High-altitude distribution of earthworms in the central part of Northern Caucasus. *Zool. zhurnal = Russian Journal of Zoology*. 2013;92(1):3–10. doi: 10.7868/S0044513413010108 (In Russ.)

Rapoport I. B., Zenkova I. V., Tsepikova N. L. Earthworms of the basin of the Karasu river (Central Caucasus). *Zool. zh.* 2017;96(2):172–183. doi: 10.7868/S0044513416120126 (In Russ.)

Reynolds J. W. The distribution of earthworms (Annelida, Oligochaeta) in North America. *Advances in Ecology and Environmental Sciences*. New Delhi: Ashish Publ. House; 1995. P. 133–153.

Roshchevskii M. P. (ed.). Komi Republic. Vol. 1. Syktyvkar: Komi kn. izd-vo; 1997. 187 p. (In Russ.)

Semyashkina T. M. Soil fauna of Komi ASSR. *Biologiya pochv Severnoi Evropy = Biology of soils of Northern Europe*. Moscow: Nauka; 1988. P. 133–141. (In Russ.)

Shashkov M. P., Kamaev I. O. Earthworms of coniferous forests of the low part of the river dasin Bolshaja Porozhnyia. *Tr. Pechoro-Ilychskogo zapovednika = Proceedings of Pechoro-Ilych Reserve*. Iss. 16. Syktyvkar; 2010. P. 204–208. (In Russ.)

Striganova B. R., Poryadina N. M. Soil fauna of boreal forests in West-Siberian plain. Moscow: KMK; 2005. 238 p. (In Russ.)

Terhivuo J. The Finnish Lumbricidae (Oligochaeta) fauna and its formation. *Ann. Zool. Fenn.* 1988;25:529–547.

Tiunov A. V., Hale C. M., Holdsworth A. R., Vsevolodova-Perel' T. S. Invasion patterns of Lumbricidae into previously earthworm-free areas of northeastern Europe and the western Great Lakes region of North America. *Biological Invasions*. 2006;8:1223–1234. doi: 10.1007/978-1-4020-5429-7_4

Ustinov I. D. To earthworms fauna of the Komi ASSR. *Izvestiya Komi filiala VGO = Bulletin of Komi Department of RGS*. 1967;2(1-11): 139–141. (In Russ.)

Vsevolodova-Perel' T. S. Earthworms of Russia. Catalogue and Key. Moscow: Nauka; 1997. 92 p. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 21.02.2022; принята к публикации / accepted: 19.04.2022.
Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов / The author declares no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Колесникова Алла Анатольевна

канд. биол. наук, доцент, старший научный сотрудник

e-mail: kolesnikova@ib.komisc.ru

Долгин Модест Михайлович

д-р биол. наук, профессор

e-mail: modestdolgin@yandex.ru

Акулова Любовь Ивановна

канд. биол. наук, доцент, заведующая кафедрой

e-mail: akulova_lyuba@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Kolesnikova, Alla

Cand. Sci. (Biol.), Associate Professor, Senior Researcher

Dolgin, Modest

Dr. Sci. (Biol.), Professor

Akulova, Lyubov

Cand. Sci. (Biol.), Associate Professor, Head of the Department