

DOI 10.31509/2658-607X-2021-44-93
УДК: 574.3+595.14

ОБЗОР ПОДХОДОВ К ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ

© 2021 г.

С. А. Ермолов

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН
Россия, 117997, Москва, ул. Профсоюзная, 84/32, стр. 14

E-mail: ermserg96@gmail.com

Поступила в редакцию: 07.07.2021

После рецензирования: 01.12.2021

Принята к печати: 07.12.2021

Дождевые черви, являясь важнейшими компонентами природных сообществ, привлекали внимание исследователей из разных областей биологии и сельского хозяйства. Начиная с наблюдений древнейших времен и до нашего времени, исследования дождевых червей не утратили своей актуальности. Одной из интереснейших задач стало создание экологической классификации дождевых червей и ее последующее использование. Цель данного обзора — рассмотреть различные подходы к выделению экологических групп дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) и их применение в научных исследованиях. В статье приводятся основные варианты отечественной и зарубежной экологических классификаций дождевых червей и некоторые современные дополнения к ним. Особое внимание уделено научным исследованиям с разными подходами к изучению экологических групп дождевых червей.

Ключевые слова: дождевые черви, жизненные формы, экологические группы, почвенная экология, классификация

В большинстве наземных экосистем дождевые черви являются одними из основных организмов-почвообразователей. Они обеспечивают трансформацию органического вещества почвы: разлагают растительные остатки, формируя гумусовый горизонт и перенося органические соединения в глубокие слои почвы, а также потребляют гумус, обеспечивая процессы минерализации и перемещения соединений

С и N в почве (Гиляров 1951; Курчева, 1971; Holdsworth et al., 2008). Также дождевые черви обеспечивают аэрацию почвы и равномерное распределение влаги: ходы червей позволяют растениям достигать корнями грунтовых вод, а слизь, выделяемая через покровы тела, увлажняет стенки ходов, предотвращает растрескивание и последующее пересыхание почвы. Таким образом в почве создаются благопри-

ятные условия не только для растений, но и для микроорганизмов, участвующих в почвообразовательных процессах (Гапонов, Хицова, 2005; Lemtiri et al., 2014). Дождевые черви обитают не только в минеральных горизонтах почвы. Они также населяют лесную подстилку, обильно встречаются в лесном валежнике и скоплениях экскрементов животных, участвуя в их разложении, а также могут обитать в болотах или на дне мелководных водоемов (Чекановская, 1962; Перель, 1975). При этом в большинстве местообитаний, например в речных поймах и влажных лесах, дождевые черви в основном изобилуют в почве. Но в лесных экосистемах видовое и функциональное разнообразие дождевых червей может в большей степени обеспечиваться за счет валежника (Гераськина, 2016б, 2016в; Salomé et al., 2011; Ashwood et al., 2019; Ермолов, 2020а, 2020б).

Дождевые черви стали интереснейшим объектом для широкого круга исследователей. Для систематиков это по-прежнему сложная группа, в которой очень велика изменчивость многих морфологических признаков, а ряду видов присущи полиморфизм, партеногенетические и полиплоидные расы, из-за чего возникла необходимость применять к изучению дождевых червей методы цитологии, генетики и молекулярной биологии (Briones, 1996; Шеховцов и др., 2016; Шеховцов и др.,

2020а, б). Экологами и зоологами дождевые черви рассматриваются как зооиндикаторы для биологической диагностики различных типов почв (Атламините, 1960; Paoletti, 1999; Ivask et al., 2006; Zhang et al., 2015). Результаты многих исследований наглядно показали перспективность так называемого «люмбрицидологического метода» при мониторинге почвенно-экологических условий окружающей среды, оценке режима влажности и кислотности почв, интенсивности разложения растительных остатков (Боескоров, 2004; Жуков, 2004; Уваров, 2019). Также дождевые черви оказывают значительное влияние на другие компоненты почвенной биоты (Тиунов, 2008). Особое место в подобных исследованиях занимает изучение комплексов жизненных форм или экологических групп дождевых червей. Представители каждой группы в этом комплексе выполняют определенные функции, а ее отсутствие свидетельствует об изменении свойств почвы или их нарушении (Перель, 1975; Гераськина 2016а, 2016г). Поэтому наличие в биотопе тех или иных видов и жизненных форм дождевых червей, а также плотность их населения стали своеобразными индикаторами состояния почвы (Чекановская, 1960; Гиляров, 1965; Paoletti, 1999; Аккумуляция..., 2018). Изучение экологии дождевых червей получило значительное прикладное применение. Например,

дождевые черви используются человеком для восстановления нарушенных почв, в частности на заброшенных карьерах и отвалах посредством интродукции (Dunger, Voigtländer, 2002; Гераськина, 2016 г; Geraskina, 2019). В сельском хозяйстве дождевые черви применяются для повышения плодородия почв и производства компостов, которые способны поддерживать биологическую активность почвы в течение длительного времени (Игонин, 1995; Титов, 2012; Воробьева, Иванова, 2018). Следует упомянуть, что для сельского хозяйства иногда выводятся особые породы червей с учетом экологических и физиологических особенностей, например, на основе вида *Eisenia fetida*, который в большинстве регионов не способен выживать в природных биотопах и поэтому населяет там только антропогенно преобразованные территории (Мещерякова, 2011; Титов, 2012).

В настоящее время всесторонние исследования биологии дождевых червей проводятся как во многих регионах России, так и за рубежом. Одним из наиболее популярных аспектов является изучение экологии дождевых червей, в частности, создание их экологической классификации. Цель данного обзора: рассмотреть различные подходы к выделению экологических групп дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) и их применение в научных исследованиях.

1. ВОЗНИКНОВЕНИЕ НАУЧНОГО ИНТЕРЕСА К ЭКОЛОГИИ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ

Еще со времен глубокой древности дождевые черви (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) стали привлекать внимание первых исследователей природы. Так, Аристотель обратил внимание на важную роль дождевых червей в повышении плодородия почвы и называл их «кишечником земли», а в древнем Китае червей за это прозвали «ангелами почвы» (Гераськина, 2016 г). Во времена Средневековья и Нового времени дождевые черви нередко описывались в трудах философов-натуралистов, пытавшихся составить систему животного мира. Но тогда дождевых червей долгое время считали насекомыми с особенными анатомическими чертами, пока К. Линней в 1735 году не выделил их в отдельный класс своей системы животных (6-й класс – «черви») (Чеснова, Стриганова, 1999).

Научное обоснование образа жизни дождевых червей и их почвообразовательной деятельности одним из первых дал Ч. Дарвин в своей известной книге «Образование растительного слоя земли деятельностью дождевых червей и наблюдение над их образом жизни», изданной в 1881 году. До этого в течение 50 лет им было проведено множество лабораторных экспериментов и наблюдений в природе, которые позволили выявить особенности рою-

щей деятельности, поведения, физиологии, пищевых предпочтений дождевых червей и продемонстрировали их экологическую функцию как организмов-редуцентов и гумусообразователей (Чарльз Дарвин..., 1936). Именно Дарвин указал, что дождевые черви, по сути, изменяют природные условия своей среды обитания, так как преобразуют растительный опад не только механически, но и химически, создавая гумусовые вещества. В свою очередь почва за все время своего существования могла много раз проходить через кишечник червей, что доказывает роль и значение дождевых червей в генезисе почв (Чарльз Дарвин..., 1936).

Подобное исследование проводил и современник Дарвина – немецкий зоолог В. Гензен, который подробно описал процессы разложения листовенной подстилки, осуществляемые дождевыми червями, изучил строение их ходов. Также он установил, что в среднем один червь (*Lumbricus terrestris*) за сутки выделяет 0.5 г богатых азотом копролитов, обеспечивая равномерное распределение органических веществ на разных глубинах почвы (Чеснова, Стриганова, 1999).

Эти исследования положили начало дальнейшим работам, посвященным роли дождевых червей в разложении растительных останков и гумификации, в том числе и в России. Одной из первых отечественных работ по

данной теме было сочинение почвоведом А. И. Полимпсестова (1882), но также он утверждал, что в почвообразовательных процессах помимо дождевых червей важную роль играют и другие беспозвоночные, например, мокрицы и личинки насекомых. Эта точка зрения позже была развита другими отечественными учеными, а новые исследования почвообразовательной деятельности дождевых червей были отражены в работах П. Е. Мюллера (Muller, 1887), П. А. Костычева (1889), Н. А. Димо (1938) и других исследователей. Весьма примечательны результаты наблюдений Г. Н. Высоцкого за интенсивной деятельностью и распространением дождевых червей в черноземах юга России (Высоцкий, 1900).

Особо следует упомянуть М. С. Гилярова (1912–1985), под руководством которого проводились исследования взаимодействия дождевых червей с комплексами других почвенных беспозвоночных. Было установлено, что механическое разрушение растительного материала в почве осуществляется только животными и не дублируется никакими другими группами почвенных организмов (Гиляров, 1951; Гиляров, Стриганова, 1978). Объединив морфологические и статистические данные о дождевых червях и других беспозвоночных с данными о почвенных условиях, Гиляров и его ученики создали универсальные методы зооло-

гической диагностики почв, который по сей день применяется в почвенно-зоологических исследованиях (Методы..., 1975).

2. СТАНОВЛЕНИЕ КЛАССИФИКАЦИИ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП И ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ

До второй половины XX века дождевые черви считались экологически однородной группой. Ранее исследователей больше интересовали вопросы таксономии описанных видов дождевых червей, главным образом создание родовой системы для *Lumbricidae* и других семейств.

Кратко упомянем, что составление таксономической классификации дождевых червей берет свое начало в конце XIX — начале XX века и продолжается до настоящего времени. Изначально при разграничении родов использовались признаки внешнего и внутреннего строения дождевых червей: положение щетинок, форма (сечение) и окраска тела, расположение пояска и пубертатных валиков, число семенных пузырей, положение семяприемников, строение мышечных волокон. В разное время существовало несколько родových систем, созданных на основе сочетаний этих признаков, которые постепенно сменяли друг друга. Среди авторов особо выделялись Г. Эйзен, Д. Роза, В. Михаэльсен, В. Поп, П. Омо-

део, М. Буше (Перель, Семенова, 1968; Перель, 1979). Среди отечественных исследователей в этот период морфологией и таксономией дождевых червей занимались П. Г. Светлов, И. И. Малевич. На тот момент почти все предложенные классификации имели общий принцип: рода разграничивались по особенностям строения половой системы, а виды по внешним морфологическим признакам (Малевич, 1950; Чекановская, 1960). При дальнейшем пересмотре родовые системы упомянутых авторов были упразднены. Весьма удачный вариант родовой системы дождевых червей был предложен в 1970-х годах. Американским исследователем Г. Гейтсом впервые в качестве таксономического признака была использована форма нефридиальных пузырей, а выдающийся советский и российский люмбриколог-систематик Т. С. Всеволодова-Перель дополнила его идеи данными об ориентации нефридиальных пузырей относительно головного конца червя и изменением их формы в разных сегментах тела у некоторых видов (Перель, 1979; Всеволодова-Перель, 1997). Следует также упомянуть значительный вклад в систематику дождевых червей венгерского зоолога Ч. Чузди. Он неоднократно проводил ее пересмотр на основании морфо-анатомических особенностей (что, например, привело к появлению эндемичного монотипи-

ческого рода *Rhiphaeodrilus*, выделенного из рода *Perelia*) и использовал в систематике данные исследований молекулярной биологии (в результате род *Dendrodrilus* был включен в род *Bimastos*) (Csuzdi, Pavlíček, 2005; Csuzdi et al., 2017). Несмотря на универсальность предложенной родовой системы, систематика дождевых червей продолжает изменяться и в настоящее время.

Но со временем накопленные данные об особенностях образа жизни дождевых червей и неоднородности их роли в почвообразовательных процессах привели к выводу, что и экологических групп среди дождевых червей несколько.

Первые, не очень удачные попытки выделить экологические группы видов дождевых червей были предприняты В. К. Балуевым и Д. Вильке, которые главным образом учитывали вертикальное распределение червей в почве, а также их пигментацию и способность к диапаузе (Балуев, 1950; Wilcke, 1953). Дальнейшие исследования показали, что дождевые черви различаются и по характеру питания: среди них можно выделить так называемых «гумусообразователей», питающихся слабо-разложившимся растительным материалом на поверхности почвы, и «гумусопотребителей», которые питаются почвенным перегноем (Franz, 1950, цит. по: Перель, 1975).

Наиболее полную морфо-экологическую классификацию семейства *Lumbricidae*, которая в мировой литературе используется и в настоящее время, предложил М. Буше в 1972 году. Он разделил дождевых червей на три группы по их экологическим стратегиям: *epigeic* – черви, обитающие в подстилке и питающиеся ей; *apetic* – крупные черви, проникающие глубоко в почву по вертикальным ходам, но питающиеся подстилкой на поверхности; *endogeic* – черви, обитающие непосредственно в почве и питающиеся перегноем в гумусовом горизонте (Bouche, 1972; Fründ et al., 2010; Fierer, 2019).

В отечественной литературе используется морфо-экологическая классификация дождевых червей семейства *Lumbricidae*, разработанная Т. С. Перель в 1975 году после продолжительных лабораторных исследований и полевых наблюдений. Данная классификация построена на основе сопоставления анатомо-морфологических и физиологических признаков (строение тифлозоля, форма головной лопасти, сечение тела и др.) с экологическими особенностями. Также именно в этой классификации морфо-экологическая группа дождевых червей, образованная видами из разных родов, которые обитают в одинаковой среде и имеют признаки глубокого конвергентного сходства, была обозначена как *жизненная форма*

(Перель, 1975). Все представители семейства были разделены на два больших морфо-экологических типа в зависимости от характера питания (на поверхности или в гумусовом горизонте), в каждом из которых выделяется несколько морфо-экологических групп согласно их вертикальному распределению в почве (подстилочные, почвенно-подстилочные, собственно-почвенные разных ярусов), а также подгруппы амфибиотических форм, включающие виды, жизненный цикл которых связан с водной средой (Перель, 1975, 1979).

По сравнению с зарубежными вариантами, морфо-экологическая классификация Т. С. Перель более подробная. В ней впервые была обособлена группа почвенно-подстилочных дождевых червей, которую до этого объединяли с подстилочными червями. В отличие от последних, эта жизненная форма хоть и питается на поверхности, но обитает преимущественно в верхних слоях почвы, редко уходя на глубину более 15-20 см. По своей экологической функции почвенно-подстилочные формы дождевых червей иногда рассматривают как аналог норных, но они отличаются от таковых по глубинам обитания в почве и степени адаптации к разным режимам влажности: почвенно-подстилочные виды более влаголюбивы и встречаются даже в заболоченных почвах, норные черви лучше приспособлены к перенесению периодиче-

ской засухи (Перель, 1979; Lemtiri et al., 2014; Аккумуляция..., 2018). Также эта классификация нашла применение в оценке зонального распределения дождевых червей (тундру и северную тайгу населяют только подстилочные и почвенно-подстилочные черви, степи — собственно-почвенные черви, смешанные и широколиственные леса — почти все жизненные формы) и позволила выделить основные направления эволюции семейства *Lumbricidae* (Перель, 1975). В 2016 году А. П. Гераськиной было введено понятие *полночленный комплекс дождевых червей*, обозначающее присутствие дождевых червей всех жизненных форм в конкретном биотопе (Гераськина, 2016 г).

Со временем в зарубежных классификациях также были предприняты попытки «раздробить» крупные экологические группы червей на узкоспециализированные. В 1977 году М. Буше, основываясь на собственных наблюдениях и экспериментах, выделил промежуточные экологические группы дождевых червей: *epi-endogeic*, *epi-anecic*, *endo-anecic*, *intermediate* (Bouche, 1977). В конце 1990-х и начале 2000-х годов возникла идея выделить «подкатегории» в трех основных экологических группах, например, в группе *endogeic* были выделены подкатегории *polyhumic*, *mesohumic*, *oligohumic*, *endo-anecic* (Barois et al., 1999; Chan, 2001). В данном случае выделение подкате-

горий основано на способности червей обитать в почвенном горизонте, в той или иной степени обогащенном органическим веществом, которым они питаются. В 2020 году все варианты классификации Буше были пересмотрены оригинальным методом (Bottinelli et al., 2020): сначала был проведен обзор литературы, где упоминались экологические группы дождевых червей, предложенные Буше, как основные, так и промежуточные. Выяснилось, что разные исследователи могли относить конкретный вид дождевых червей к разным экологическим группам: например, *Lumbricus terrestris* был обозначен как *anecic*, так и *epi-anecic*, а *Lumbricus rubellus* — как *epigeic*, так и *epi-endogeic* и даже *epi-anecic*. Далее, основываясь на 13 морфо-анатомических признаках, с помощью математического моделирования была составлена схема, в которой червей распределили по экологическим группам. В итоге получилась новая версия классификации экологических групп дождевых червей: так, *Octolasion lacteum* (обычно упоминается как *endogeic*) был отнесен к группе *endo-anecic*, *Lumbricus terrestris* (*anecic*) обозначен как *epi-anecic*, а *Allolobophora chlorotica* — как *epi-endo-anecic* (Bottinelli et al., 2020). Эта работа в очередной раз доказала, что вопрос об экологических группах и жизненных формах дождевых червей до сих пор остается открытым.

3. ПРИМЕНЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ В ИССЛЕДОВАНИЯХ

3.1. Жизненные формы дождевых червей в экологических исследованиях

После создания таксономической и морфо-экологической классификаций дождевых червей стали разрабатываться новые подходы к их изучению. В ранних экологических работах в основном изучалось влияние дождевых червей на свойства почвы. Например, Г. Ф. Курчева экспериментировала со скоростью нейтрализации опада дождевыми червями на контрольных площадках (Курчева, 1971); П. У. Бахтин и М. Н. Польский исследовали деятельность червей в дерново-подзолистых почвах (Бахтин, Польский, 1950); К. И. Гаврилов изучал роль дождевых червей в обогащении почвы биологически активными веществами (Гаврилов, 1963). При этом участие определенных видов и жизненных форм дождевых червей в этих процессах отдельно не оценивалось.

В дальнейших исследованиях данные о соотношении жизненных форм дождевых червей стали использовать для характеристики экологических условий биотопов. Одна из последователей Т. С. Всеволодовой-Перель — И. Б. Рапопорт — в своих работах по изучению ландшафтного распределе-

ния дождевых червей Кавказа демонстрирует, как изменяется разнообразие жизненных форм дождевых червей разных биотопов в зависимости от высотной поясности (Рапопорт, 2010, 2015). Также она приводит сопоставление хорологических и морфо-экологических групп дождевых червей (Рапопорт, 2015).

Исследования, проведенные в Республике Коми с 1970-х по 2000-е годы, показали, как изменяются видовой состав и комплексы жизненных форм дождевых червей в зональном направлении от южной до крайнесеверной тайги. В поздне южной и средней тайги были отмечены около девяти видов, относящихся к трем жизненным формам, в то время как в подзоне крайнесеверной тайги обитают только два вида, представляющие одну жизненную форму (Крылова и др., 2011). В таежной зоне М. Я. Войтеховым была исследована почвообразовательная деятельность дождевых червей путем проведения ряда экспериментов с пищевыми предпочтениями. Было установлено, что в кислых почвах и подстилке, формируемой таежной растительностью, дождевые черви разных жизненных форм поддерживают существование друг друга: например, собственно-почвенные черви могут употреблять продукты разложения опада хвойных только в том случае, когда они

обогащены копролитами почвенно-подстилочных червей (Войтехов, 2018).

Несмотря на взаимовыгодное существование, в ряде экспериментов было показано, что между дождевыми червями разных видов возможна конкуренция в пределах одной жизненной формы. Например, при содержании в мезокосмах почвенно-подстилочных видов наблюдалась конкуренция между *L. rubellus* и *Eisenia nordenskioldi nordenskioldi* за пищевые ресурсы (Голованова и др., 2018). У собственно-почвенных видов конкуренция происходит главным образом при высокой плотности населения в ограниченном пространстве. Показано, что *Al. chlorotica* и *Aporrectodea caliginosa* при достижении определенной плотности населения перестают размножаться и теряют массу (Уваров, 2019). Однако данные наблюдения отмечены только для экспериментов в специально созданных условиях, вероятность возникновения конкуренции у дождевых червей в природной среде может быть крайне низкой.

В свою очередь, дождевые черви могут обеспечивать существование и других представителей почвенной фауны. В ряде экспериментов было показано, что копролиты норных и собственно-почвенных дождевых червей являются доступной пищей для энхитреид (*Enchytraeidae*), которые таким образом высво-

бождают соединения С и N и обеспечивают их перенос в почве. Также только в комплексе с дождевыми червями они способны значительно влиять на плодородие почв и увеличивать в них микробную биомассу (Sandor, Schrader, 2012). Желудочно-кишечный тракт дождевого червя, по сути, схож с био-реактором, в котором происходят сложные химические и микробиологические процессы (Brown et al., 2000). В каждом отделе осуществляются конкретные этапы круговорота азота и углерода. Одни почвенные бактерии, простейшие и споры грибов перевариваются, другие проходят через кишечник без повреждений и таким образом расселяются в почве, а некоторые способны проявлять активность только после прохождения через кишечник дождевого червя, получив необходимые условия для дальнейшего развития (Moody et al., 1995; Lemtiri et al., 2014).

Помимо переноса микроорганизмов и разложения органических остатков, дождевые черви в процессе питания способны накапливать различные химические элементы, в частности тяжелые металлы (Usmani, Kumar, 2015). Это свойство позволило использовать дождевых червей в качестве организмов-биоиндикаторов для оценки почвенных загрязнений. Например, почвенно-подстилочный червь *E. nordenskioldi* и собственно-почвен-

ный *O. lacteum* оказались подходящими индикаторами при исследовании содержания тяжелых металлов, особенно Pb, в почвах возле придорожных полос, наглядно показав пагубное влияние последних на почвенную биоту (Голованова, 2003). Подобные работы проводились и при оценке влияния выбросов металлургических заводов: на примере уральского почвенно-подстилочного эндемика *Rhiphaeodrilus diplotetratheca* (ранее *Perelia diplotetratheca*) были выявлены достоверные различия в размерно-весовых характеристиках дождевых червей в зависимости от степени загрязнения почвы (Резниченко, 2017). Также установлено, что норный червь *L. terrestris* способен не только накапливать в своем организме соединения As, Cu, Pb и Zn, но и включать их в свои копролиты, выбрасываемые на поверхность почвы, обеспечивая тем самым вынос тяжелых металлов из почвы (Sizmur et al., 2011). Некоторые исследователи планируют использовать *L. terrestris* и *E. fetida* для индикации и устранения нефтяных загрязнений из-за способности червей накапливать и выводить разные поллютанты (Hanna, Weaver, 2002).

Одним из современных методов, применяемых при изучении экологических функций животных, является изотопный анализ. Этот метод часто используется при изучении трофиче-

ских связей различных беспозвоночных и позволяет выявить их пищевую специфику и принадлежность к определенной экологической группе (Тиунов, 2007; Гончаров, 2016). Использование метода изотопного анализа при изучении экологии дождевых червей позволили оценить особенности их питания и пищевые предпочтения. Например, при преобразовании пастбища в кукурузное поле одни и те же виды подстилочных и почвенно-подстилочных дождевых червей предпочитают употреблять более «свежие» органические остатки растений C₄, нежели старое органическое вещество почвы, образованное преимущественно растениями C₃, которым они питались ранее (Briones et al., 1999). Также изотопный анализ позволяет выявить трофические особенности дождевых червей при разложении органического вещества: содержание накопленного азота в тканях червей доказало, что при питании подстилочные и норные черви предпочитают употреблять органический материал, менее подверженный микробному разложению, нежели собственно-почвенные. А при добавлении в кормовые субстраты измельченных овсяных хлопьев с изотопными метками установили, что собственно-почвенные черви *A. caliginosa* более склонны поглощать мелкие пищевые частицы в большом количестве в противопоставление норным *L. terrestris* (Heiner et al., 2011).

Методы изотопного анализа также применимы и к изучению химического состава копролитов дождевых червей, которые представляют собой сложные устойчивые комплексы органоминерального вещества и микробных сообществ. На примере норного *L. terrestris* такие исследования позволяют проследить «путь копролитов»: из каких съеденных элементов подстилки они состоят, какие микробные сообщества развивались в них с течением времени, как происходит дальнейшее потребление копролитов растениями или другими почвенными животными (Vidal et al., 2019). Предполагается, что с помощью изотопного анализа возможен дальнейший пересмотр экологической классификации дождевых червей (Briones et al., 1999).

При проведении большого количества исследований было обнаружено, что в некоторых биотопах видовое разнообразие дождевых червей обеспечивается за счет определенной жизненной формы. Так, в течение длительного времени северные темнохвойные леса считались практически непригодным местообитанием для дождевых червей и крайне бедным с точки зрения их видового состава (Перель, 1958, 1979). Позже было установлено, что в темнохвойных лесах (в особенности зеленомошных и чернично-зеленомошных) средней и северной тайги большая часть населения дождевых

червей может быть сосредоточена не в почве, а в валежнике (Гераськина, 2016 б, 2016 в). Основными обитателями валежника являются подстилочные и почвенно-подстилочные черви со сравнительно богатым видовым разнообразием; в то же время валежник иногда заселяют и собственно-почвенные черви как временное местообитание для переживания неблагоприятных условий. Подобные выводы были сделаны и для других типов леса. Первоначально эти исследования ограничивались только разбором валежника, случайно обнаруженного в лесных местообитаниях. Но затем начались количественные расчеты плотности населения червей на единицу объема, и валежник стали выделять в качестве своеобразного микросайта, населенного дождевыми червями (Koosh, 2012; Гераськина, 2016в; Ермолов, 2018 а, 2018 б, 2020 а; Воробейчик и др., 2020). В местообитаниях с нарушением или сильным загрязнением почвы валежник зачастую становится единственным местообитанием дождевых червей (Воробейчик и др., 2018, 2020). В 2019 году был разработан новый метод площадочного учета дождевых червей в лесных сообществах, который позволил дать наиболее точную оценку при сравнении населения червей в почве и валежнике (Ashwood et al., 2019). В свою очередь, в антропогенных местообитаниях, в частности на сельско-

хозяйственных угодьях и на залежах, основная доля населения приходится на собственно-почвенных червей, особенно среднеярусных, которые могут составлять до 100% от всей популяции (Гераськина, 2009; Шашков и др., 2016). По мере зарастания заброшенные поля постепенно заселяются сначала почвенно-подстилочными, а затем подстилочными червями, в то время как собственно-почвенные черви, например *A. caliginosa*, обитают даже на активно используемых в сельском хозяйстве полях (Гераськина, 2009, 2016 г). Поэтому интродукцию дождевых червей на различные антропогенные территории, где дождевые черви полностью отсутствуют, начинают именно с представителей этой жизненной формы ввиду их выживаемости и экологической пластичности относительно различных факторов среды (Ansari, Ismail, 2012; Geraskina, 2019).

3.2. Полиморфизм и молекулярно-биологические исследования жизненных форм дождевых червей

Важно отметить, что представители различных жизненных форм дождевых червей могут встречаться не только в пределах одного рода, но также в пределах вида или подвида. В настоящее время при изучении полиморфизма у дождевых червей помимо морфометрического анализа начали активно использовать методы

молекулярной биологии, один из которых — анализ изменчивости гена цитохромоксидазы I (*cox1*) (Воронова и др., 2012).

Г. Н. Ганин (1959–2019) при изучении дальневосточного эндемика *Drawida ghilarovi* Gates, 1969 (сем. *Moniligastridae*) установил, что особи этого вида представлены двумя морфо-экологическими группами, различающимися цветом пигментации и особенностями экологии. Черви, обитающие на лугах и болотах, являются почвенно-подстилочными, имеют черную окраску и факультативную диапаузу; лесные черви — это норная форма с коричневатой окраской и облигатной диапаузой (Ганин, 2013 а, б; Ганин, 2014). Однако при дальнейшем исследовании выделенных форм, особенно при изучении их филогении с помощью методов молекулярной биологии, выяснилось, что лесные норные черви *Drawida ghilarovi* подразделяются на десять отдельных генетических линий, которые гипотетически могут являться разными видами, а черная почвенно-подстилочная лугово-болотная морфа представляет собой новый вид (Zhang et al., 2020).

Неоднократно высказывались и предположения о наличии двух жизненных форм у азиатского подвида *E. n. nordenskioldi*, для которого характерен выраженный полиморфизм (Перель, Графодатский, 1983).

В. С. Боескоров, изучавший экологию *E. n. nordenskioldi* в мерзлотных почвах Якутии, установил две морфо-экологические группы этих червей (почвенно-подстилочные и норные) и определил их ареал (Боескоров, 2004). К червям-норникам крупных представителей *E. n. nordenskioldi* относил и Т. С. Всеволодова-Перель при изучении дождевых червей в лесах Западного Саяна (Перель, 1994). Ю. Б. Бызова, проводившая эксперименты с интенсивностью дыхания олигохет в почве, нередко при описании собранного материала из разных регионов России отмечала различия в размерно-весовых характеристиках и физиологических особенностях у особей данного подвида, относя их к разным жизненным формам (Бызова, 1965, 2007). Крупных особей *E. n. nordenskioldi*, собранных на территории Западной Сибири (в частности, в Новосибирской области), она обозначала как норных червей (Бызова, 2007). Это утверждение подтверждает исследование, недавно проведенное в лесах лесостепного Приобья на территории Новосибирской области, в ходе которого с помощью морфометрического анализа были выделены размерные группы *E. n. nordenskioldi*, черви в которых отличаются по условиям обитания (Ермолов, 2020 б). Была сделана попытка обосновать принадлежность крупной размерной формы *E. n. nordenskioldi* к норным

червям на основании ее морфологического сходства с типичным представителем норных червей *L. terrestris* (Ермолов, 2020б). В плане молекулярной биологии большая часть работ, посвященная *E. n. nordenskioldi*, была проделана С. В. Шеховцовым. В пределах этого подвида на территории России ему удалось выделить девять разных генетических линий (Шеховцов и др., 2016; Shekhovtsov et al., 2018). Но при этом не было проведено анализа взаимосвязи между морфо-анатомическими и молекулярно-генетическими различиями особей подвида, что планируется осуществить в дальнейших работах (Шеховцов, Берман, 2018). Тем не менее, было установлено, что черви некоторых генетических линий различаются по холодоустойчивости: выделяют умеренно устойчивые линии (-10... -12 °С) и линии, переносящие низкие температуры (-28... -34 °С) (Берман и др., 2019).

Полиморфным также является и кавказский вид *Dendrobaena schmidtii* Michaelsen, 1907. Существует предположение, что внутри вида выделяются подстилочные, почвенно-подстилочные и собственно-почвенные жизненные формы (Rapoport, 2009), так как особи данного вида, собранные в разных местах Кавказа, достоверно различаются по размерам тела, интенсивности пигментации, степени развитости железистых полей и верти-

кальному распределению в почве (Шеховцов и др., 2020 б). Для *D. schmidtii* также было выделено две генетических линии, особи в которых достоверно различаются по размеру и степени пигментации. Однако, в ряде случаев эти различия могут перекрываться, а основные таксономические признаки вида в пределах линий не различаются (Шеховцов и др., 2020 б).

Полиморфизм отмечен и у собственно-почвенного *O. lacteum* (синоним *O. tyrtaeum*). Исследования, проведенные в Беларуси и Западной Сибири, показали, что в пределах данного вида существует одна мелкая и две крупных размерных формы, которые различаются по экологическим условиям местообитания. Крупные формы чаще встречаются в более влажных почвах с хорошо развитым гумусовым горизонтом, мелкие преобладают в сухих почвах с небольшим содержанием гумуса (Шеховцов и др., 2020 а; Ермолов, неопубл. данные). Примечательно, что ранее крупная форма в Западной Сибири обнаружена не была (Shekhovtsov et al., 2014). На территории Беларуси и в Новосибирской области в пределах вида была обнаружена взаимосвязь между принадлежностью особей к определенной генетической линии и их размерными характеристиками (Шеховцов и др., 2020 а).

Неожиданным было обнаружение ярко выраженного полиморфизма

у собственно-почвенного космополита *A. caliginosa* при исследовании популяций данного вида на территориях Украины и Беларуси. Выяснилось, что у червей из разных популяций наблюдаются значимые различия в размерах взрослых особей, а также разнообразные вариации пигментации тела и пояса: от светло-серой и розовой до бурой и желто-оранжевой (Межжерин и др., 2018). Примечательно, что на территории России в Сибири и на Урале полиморфизма у *A. caliginosa* не наблюдалось, он был частично отмечен лишь в некоторых регионах Центральной России (Шеховцов и др., 2016; Ермолов, неопубл. данные). С. В. Шеховцовым и коллегами было также изучено генетическое разнообразие *A. caliginosa* на территории России и Республики Беларусь (Shekhovtsov et al., 2016; Шеховцов и др., 2017). В ходе данного исследования в России были отмечены несколько генетических линий данного вида, а морфологическое разнообразие белорусских червей частично объясняется принадлежностью к определенной генетической линии. Однако по различиям внешней морфологии четко разграничить генетические линии не удается, так как некоторые признаки перекрываются и могут быть связаны с особенностями экологии среды обитания вида (Shekhovtsov et al., 2021).

Иногда выясняется, что в пределах одного вида может быть несколько

генетических линий, а морфологические различия между ними выражены слабо или отсутствуют вовсе. Например, когда в Великобритании изучали генетику европейских космополитов *Aporrectodea longa*, *Aporrectodea rosea*, *Al. chlorotica*, и *L. rubellus*, то у некоторых из них была обнаружена высокая дивергенция (более 14%) нуклеотидных последовательностей митохондриального гена *cox1*. У вида *Al. chlorotica*, представленного двумя различающимися по окраске формами, было выделено 35 гаплотипов для формы с розовой пигментацией и 20 для формы с зеленой пигментацией (King et al., 2008). Впоследствии возникла необходимость использовать не только митохондриальные, но и ядерные маркеры, так как по гену 16S р-РНК в пределах данного вида было выявлено только пять сильно расходящихся линий (King et al., 2008). Похожие результаты в различии данных по разным генам были обнаружены польскими исследователями и у *L. rubellus* (Giska et al., 2015). При этом на территории бывшего СССР данные виды представлены только одной линией (Шеховцов, устное сообщ.).

3.3. Классификация дождевых червей по условиям обитания

Помимо классификации жизненных форм *Lumbricidae*, упомянутой

выше, исследователями также были предложены другие варианты выделения экологических групп дождевых червей, основанные на их взаимосвязи с каким-либо абиотическим фактором.

Одним из удачных примеров является классификация дождевых червей по холодоустойчивости, разработанная Д. И. Берманом, А. Н. Лейрих и Е. Н. Мещеряковой (Мещерякова, 2011; Лейрих, 2012). Исследованные черви (из разных регионов России) были разделены на три группы: виды, устойчивые к отрицательным температурам в фазе червя и кокона; виды, устойчивые к отрицательным температурам только в фазе кокона; виды, неустойчивые к температурам ниже -1°C ни на одной из фаз онтогенеза. Но в каждую группу входят представители различных жизненных форм, поэтому связи между холодоустойчивостью дождевых червей и их принадлежностью к жизненной форме обнаружено не было, так как все зависит от физиологических особенностей конкретного вида (Берман, Лейрих, 1985; Мещерякова, 2011).

Весьма интересна классификация дождевых червей по их отношению к влажности почвы, впервые предложенная О. В. Жуковым и коллегами, в которой были выделены группы мезофилов, гигрофилов и ультрагигрофилов (Жуков и др., 2007; Кунах и др., 2010). Однако данная классификация

тоже лишь отчасти совпадает с системой жизненных форм Всеволодовой-Перель или Буше: например, к ультрагигрофилам можно отнести все подгруппы амфибиотических червей, а виды, относящиеся к остальным жизненным формам, распределяются между гигрофилами и мезофилами. Тем не менее, Жуков показал возможность применения предложенной им системы в зооиндикации, при оценке степени увлажнения почвы с помощью комплекса дождевых червей (Жуков, 2004).

Наиболее часто дождевых червей используют в качестве индикаторов при исследовании кислотности почв (Зоологический метод..., 1965). Так, в экспериментах А. И. Зражевского было доказано влияние на дождевых червей аниона определенной кислоты, формирующей рН почвы (Зражевский, 1957). В работах О. П. Атлавините было проведено сопоставление численности и встречаемости отдельных видов дождевых червей с величиной рН почвы (Атлавините, 1960). Показано, что некоторые виды дождевых червей весьма устойчивы к широкому диапазону рН, например, *A. caliginosa*, в то время как другие наиболее массово встречаются в кислых почвах (*D. octaedra*) или предпочитают нейтральные и слабощелочные почвы (*E. fetida*). Ранее исследования Р. Бальцер показали, что почвы разных типов с разным значением рН населены определенными видами и комплек-

сами жизненных форм дождевых червей (Baltzer, 1955). Это исследование подразумевало, что в зависимости от преобладания конкретного вида дождевых червей можно определить реакцию почвы: например, *L. rubellus* населяет кислые и слабокислые почвы, *A. caliginosa* и *A. rosea* – слабокислые и нейтральные, *O. lacteum* – нейтральные и щелочные. Однако величина pH является далеко не единственной характеристикой, определяющей пригодность почвы для обитания дождевых червей. Существует и множество других физико-химических свойств почвы, значительно влияющих на дождевых червей помимо pH: при исследовании дождевых червей в Западной Сибири *L. rubellus* был обнаружен в кислых (pH = 5.42), слабокислых (pH = 5.72) и нейтральных почвах (pH = 7.49), но наибольшей численности достигал в нейтральных пойменных почвах (149 ± 31 особей/м²) ввиду их большей увлажненности (Ермолов, 2020б). Поэтому при исследовании взаимосвязи дождевых червей с кислотностью почв важно принимать во внимание и другие почвенные факторы: влажность, содержание органического вещества, азота, кальция и других макро- и микроэлементов (Ivask et al., 2006). Однако pH почвы, измененный антропогенным воздействием, нередко становится лимитирующим

фактором для дождевых червей. Так, эксперименты, проведенные в Китае, показали, что в районах с частыми кислотными дождями популяции дождевых червей находятся под угрозой полного вымирания, так как черви не способны выживать в почве с pH = 2 и ниже (Zhang et al., 2015).

Как известно, дождевые черви являются калькофильными организмами, у которых имеются особые органы для подщелачивания кислой пищи – известковые железы (Чекановская, 1960; Всеволодова-Перель, 1997; Гапонов, Хицова, 2005). Ранее считалось, что известковые железы бывают только трех типов и не имеют весомой значимости как таксономический признак (Всеволодова-Перель, 1997). Но недавние исследования показали, что анатомия известковых желез весьма разнообразна: при детальном анализе 13 родов дождевых червей было выделено семь групп видов с различными вариантами строения известковых желез (Briones, Pearce, 2011; цит. по: Biology of Earthworms, 2011). Причем одинаковые типы строения желез нередко встречались среди разных родов. Это приводит к выводу, что таксономическое положение некоторых видов до сих пор остается неоднозначным. Также по строению известковых желез возможно косвенно оценить кислотность среды обитания дождевых

червей и их пищевые предпочтения (Briones, Pearce, 2011; цит. по: Biology of Earthworms, 2011).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования экологии дождевых червей берут свое начало еще с древнейших времен и до сих пор не теряют своей актуальности. Первые простые наблюдения античных мыслителей и средневековых натуралистов постепенно стали обобщаться естествоиспытателями нового времени, которые смогли дать им научное обоснование и тем самым доказать значительную роль дождевых червей в почвообразовании.

В дальнейшем возникали вопросы о классификации дождевых червей. На протяжении многих десятилетий разрабатывались разнообразные таксономические системы дождевых червей, но и в наше время вопрос систематики остается открытым. Помимо таксономии, большой интерес вызвала экологическая классификация дождевых червей, «классические варианты» которой были созданы в 1970-х годах во Франции и России. Начиная с конца прошлого столетия, разные исследователи пытаются расширить предложенные классификации, дополняя основные экологические группы промежуточными и подкатегориями.

Экологическая классификация дождевых червей нашла большое при-

менение в различных исследованиях. Анализируя структуру и видовой состав комплексов жизненных форм дождевых червей и способность отдельных представителей обитать в определенных условиях среды, исследователи получили своеобразный инструмент для диагностики почв в разных биотопах. Между дождевыми червями разных жизненных форм и другими педобионтами были выявлены трофические и функциональные связи, обеспечивающие потоки веществ и поддержание биоразнообразия в экосистемах. А при изучении полиморфизма дождевых червей было установлено, что даже в пределах одного вида возможно выделить разные жизненные формы, которые, в свою очередь, с помощью доказательств молекулярной биологии нередко становились новыми видами.

Однако открытых вопросов, возникающих при изучении экологии дождевых червей, по-прежнему остается очень много. Например, можно ли считать все разные генетические линии разными видами и как это обосновать с точки зрения экологических и генетических концепций? Являются ли некоторые виды дождевых червей инвазионными для ряда регионов или же они обитали там всегда? Каковы лимитирующие факторы для эндемичных видов и космополитов, возможно ли их совместное обитание? Какими эко-

логическими факторами может быть обусловлен полиморфизм у дождевых червей и с чем связан переход к парте-ногенезу?

Эти и другие вопросы требуют дальнейшего развития методов изучения особенностей экологии дождевых червей, а главным образом усиления экспериментальной составляющей. Особенно важно применять комплексные исследования, возникающие на стыке экологии и генетики, систематики и зоогеографии, климатологии

и почвоведения. Таким образом можно будет найти ответы на поставленные вопросы и положить основу для новых дальнейших исследований.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках темы ГЗ ЦЭПЛ РАН «Методические подходы к оценке структурной организации и функционирования лесных экосистем» (номер государственной регистрации АААА-А18-118052400130-7).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аккумуляция углерода в лесных почвах и сукцессионный статус лесов / Под ред. Н. В. Лукиной. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 232 с.
- Атлашвили О. П. Экология олигохет в почвах Литовской ССР // Автореф. дисс. канд. биол. наук. Вильнюс: Вильнюсский гос. ун-т., 1960. 30 с.
- Балуев В. К. Дождевые черви основных почвенных разностей Ивановской области // Почвоведение. 1950. № 4. С. 219–227.
- Бахтин П. У., Польский М. Н. О роли дождевых червей в оструктурировании дерново-подзолистых почв // Почвоведение. 1950. № 8. С. 487–491.
- Берман Д. И., Булахова Н. А., Мещерякова Е. Н., Шеховцов С. В. Холодоустойчивость и распространение генетических линий дождевого червя *Eisenia nordenskioldi* (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) // Известия РАН. Серия биологическая. 2019. № 5. С. 457–465.
- Берман Д. И., Лейрих А. Н. О способности дождевого червя *Eisenia nordenskioldi* (Eisen) (*Lumbricidae*, *Oligochaeta*) переносить отрицательные температуры // Докл. АН СССР. 1985. Т. 285. № 5. С. 1252–1261.
- Боескоров В. С. Экологические условия обитания дождевого червя *Eisenia nordenskioldi*, Eisen в мерзлотных

- почвах Якутии // Автореф. ... дисс. канд. биол. наук. Улан-Удэ: ИОиЭБ СО РАН, 2004. 24 с.
- Бызова Ю. Б. Дыхание почвенных беспозвоночных. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2007. 328 с.
- Бызова Ю. Б. Зависимость потребления кислорода от образа жизни и размера тела на примере дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) // Журнал общей биологии. 1965. Т. 26. № 5. С. 555–562.
- Войтехов М. Я. О некоторых факторах, лимитирующих почвообразовательную роль дождевых червей в европейской части таежной зоны России // Почвы и окружающая среда. 2018. Т. 1. № 4. С. 267–276.
- Воробейчик Е. Л., Ермаков А. И., Нестеркова Д. В., Гребенников М. Е., Нестерков А. В. Восстановление сообществ почвенной мезофауны после прекращения промышленных выбросов // Материалы XVIII Всероссийского совещания по почвенной зоологии: Тез. докл. 22–26 октября 2018 г. М., 2018. С. 54–55.
- Воробейчик Е. Л., Ермаков А. И., Нестеркова Д. В., Гребенников М. Е. Крупные древесные остатки как микростации обитания почвенной мезофауны на загрязненных территориях // Известия РАН. Серия биологическая. 2020. № 1. С. 85–95.
- Воробьева Т. Г., Иванова К. В. Влияние популяции *Eisenia fetida*, интродуцированной в почву пшеничного поля, на ее физико-химический состав // Евразийский союз ученых (ЕСУ), Биологические науки. 2018. № 3. С. 4–7.
- Воронова Н. В., Буга С. В., Курченко В. П. Последовательность гена субъединицы I цитохромоксидазы С в молекулярной таксономии животных: принципы, результаты и проблемы использования // Труды БГУ. 2012. Т. 7. Часть 1–2. С. 22–42.
- Всеволодова-Перель Т. С. Дождевые черви фауны России. Кадастр и определитель. М.: Наука, 1997. 102 с.
- Высоцкий Г. Н. Дождевой червь // Полная энциклопедия русского сельского хозяйства. 1900. Т. 2. С. 12–39.
- Гаврилов К. И. Дождевые черви – продуценты биологически активных веществ // Журнал общей биологии. 1963. Т. 24. С. 149–154.
- Ганин Г. Н. Дальневосточный эндемик *Drawida ghilarovi* (*Moniligastriidae*, *Oligochaeta*): полиморфизм, особенности экологии и кариотип // Зоологический журнал. 2014. Т. 93. № 9. С. 1070–1079.
- Ганин Г. Н. Земляные черви *Drawida ghilarovi* Gates, 1969 (*Moniligastriidae*, *Oligochaeta*): 1. Полиморфизм, распространение, особенности экологии // Амурский зоологический журнал. 2013а. № 4. С. 401–404.
- Ганин Г. Н. Структурно-функциональная организация сообществ мезо-

- педобионтов юга Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2013б. 380 с.
- Гапонов С. П., Хицова Л. Н. Почвенная зоология. Воронеж: Воронежский государственный университет, 2005. 143 с.
- Гераськина А. П. Население дождевых червей (*Lumbricidae*) на зарастающих полях // Зоологический журнал. 2009. Т. 88. № 8. С. 901–906.
- Гераськина А. П. Дождевые черви (*Oligochaeta, Lumbricidae*) окрестностей пос. Домбай Тебердинского заповедника (Северо-западный Кавказ, Карачаево-Черкессия) // Труды Зоологического института РАН. 2016а. Т. 320. № 4. С. 450–466.
- Гераськина А. П. Население дождевых червей (*Lumbricidae*) в основных типах темнохвойных лесов Печоро-Илычского заповедника // Зоологический журнал. 2016б. Т. 95. № 4. С. 394–405.
- Гераськина А. П. Проблемы количественной оценки и учета фаунистического разнообразия дождевых червей в лесных сообществах // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2016в. Т. 2. № 2. Р. 1–9.
- Гераськина А. П. Экологическая оценка динамики комплекса дождевых червей (*Lumbricidae*) в ходе восстановительных сукцессий: монография. Смоленск: Изд. СГМУ, 2016г. 149 с.
- Гиляров М. С. Роль почвенных животных в формировании гумусового слоя почвы // Успехи современной биологии. 1951. Т. 31. № 2. С. 161–169.
- Гиляров М. С. Зоологический метод диагностики почв. М.: Наука, 1965. 280 с.
- Гиляров М. С., Стриганова Б. Р. Роль почвенных беспозвоночных в разложении растительных остатков и круговороте веществ // В кн.: Почвенная зоология (Итоги науки, зоол. беспозвон.). Вып. 5. М.: 1978. С. 8–69.
- Голованова Е. В. Популяции дождевых червей придорожных полос в условиях загрязнения свинцом // Автореф. ... дисс. канд. биол. наук. Омск: ОмГПУ., 2003. 23 с.
- Голованова Е. В., Князев С. Ю., Карaban К. Есть ли преимущества у аборигенного вида дождевых червей по сравнению с видами вселенцами в Западной Сибири? // Материалы XVIII Всероссийского совещания по почвенной зоологии: Тез. докл. 22–26 октября 2018 г. Москва, 2018. С. 60–61.
- Гончаров А. А. Структура трофических ниш в сообществах почвенных беспозвоночных (мезофауна) лесных экосистем // Дисс. канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 2016. 177 с.
- Димо Н. А. Земляные черви в почвах Средней Азии // Почвоведение. 1938. № 4. С. 42–47.

- Ермолов С. А. Особенности распределения жизненных форм дождевых червей (*Lumbricidae*) лесостепного Приобья // Научные основы устойчивого управления лесами: Материалы Всероссийской научной конференции. М.: ЦЭПЛ РАН, 2018 а. С. 43–45.
- Ермолов С. А. Фаунистическое разнообразие и экология дождевых червей в биотопах речных долин лесостепного Приобья // Материалы XVIII Всероссийского совещания по почвенной зоологии 22–26 октября 2018 г. М., 2018 б. С. 78–79.
- Ермолов С. А. Валежник как специфическое местообитание дождевых червей // 58-я Международная научная студенческая конференция МНСК-2020 10–13 апреля 2020 г. Новосибирск, 2020 а. С. 75.
- Ермолов С. А. Сообщества дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) хвойных и мелколиственных лесов лесостепного Приобья // Вопросы лесной науки. 2020 б. Т. 3. № 2. С. 1–24.
- Жуков О. В. Дождевые черви как компонент биогеоценоза и их роль в зооиндикации // Грунтознавство. 2004. Т. 5. № 1–2. С. 44–57.
- Жуков О. В., Пахомов О. Е., Кунах О. М. Биологическое разнообразие Украины. Днепропетровская область. Дождевые черви (*Lumbricidae*): монография / Под общ. ред. проф. А. Е. Пахомова. Днепропетровск: Изд-во Днепропетр. нац. ун-та, 2007. 371 с.
- Зражевский А. И. Дождевые черви как фактор плодородия лесных почв. Киев: Изд-во АН СССР, 1957. 271 с.
- Игонин А. М. Разведение и использование дождевых червей. М.: НИИ школьных технологий, 1995. 192 с.
- Костычев П. А. Образование и свойства перегноя (статья первая) // Тр. Сиб-ского общ-ва естествоиспыт. 1889. Т. 120. Отдел ботаники. С. 123–168.
- Крылова Л. П., Акулова Л. И., Долгин М. М. Дождевые черви (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) Таежной зоны республики Коми — Сыктывкар, 2011. 104 с.
- Кунах О. М., Жуков О. В., Пахомов О. Е. Морфология дощових черв'яків (*Lumbricidae*): навч.-метод. посіб. — Дніпропетровськ: ФОП Дрига Т. В., 2010. 52 с.
- Курчева Г. Ф. Роль почвенных животных в разложении и гумификации растительных остатков. М.: Наука, 1971. 155 с.
- Лейрих А. Н. Холодоустойчивость почвообитающих беспозвоночных на северо-востоке Азии // Автореф. ... дисс. д. биол. наук. СПб.: СПбГУ., 2012. 35 с.
- Малевиц И. И. Собираание и изучение дождевых червей-почвообразователей. М., Л.: Изд. АН СССР, 1950. 39 с.

- Межжерин С. В., Гарбар А. В., Власенко Р. П., Онищук И. П., Коцюба И. Ю., Жалай Е. И. Эволюционный парадокс партеногенетических дождевых червей. Киев: Наукова Думка, 2018. 232 с.
- Методы почвенно-зоологических исследований / Под ред. М. С. Гилярова. М.: Наука, 1975. 281 с.
- Мещерякова Е. Н. Устойчивость дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*, *Moniligastridae*) к отрицательным температурам // Автореф. ... дисс. канд. биол. наук. СПб.: СПбГУ., 2011. 19 с.
- Перель Т. С. Зависимость численности и видового состава дождевых червей от породного состава лесонасаждений // Зоологический журнал. 1958. Т. 37. № 9. С. 1307–1314.
- Перель Т. С. Жизненные формы дождевых червей (*Lumbricidae*) // Журнал общей биологии. 1975. Т. 36. № 2. С. 189–202.
- Перель Т. С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. М.: Наука, 1979. 272 с.
- Перель Т. С. Дождевые черви (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) в лесах Западного Саяна (с описанием нового вида) // Зоологический журнал. 1994. Т. 73. № 2. С. 18–22.
- Перель Т. С., Графодатский А. С. Полиморфизм *Eisenia nordenskioldi* (Eisen) // Докл. АН СССР. 1983. Т. 269. № 4. С. 1019–1021.
- Перель Т. С., Семенова Л. М. Расположение мышечных волокон у дождевых червей (*Lumbricidae*) как систематический и филогенетический признак // Зоологический журнал. 1968. Т. 47. № 2. С. 200–211.
- Полимнестов А. И. Степи Юга России были ли искони веков степями и можно ли облесить их? // Лесной журнал. 1882. № 2. С. 93–141.
- Резниченко И. С. Влияние выбросов среднеуральского медеплавильного завода на популяции дождевых червей // Дисс. канд. биол. наук. Омск: ОмГПУ, 2017. 120 с.
- Рапопорт И. Б. Сезонная активность дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) пояса широколиственных лесов кабардино-балкарского государственного высокогорного заповедника и прилегающих территорий (Центральный Кавказ) // Известия самарского научного центра Российской академии наук. 2010. Т. 12. № 1–5. С. 1345–1348.
- Рапопорт И. Б. Фауна и особенности ландшафтного распределения дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) пояса остепененных лугов Центрального Кавказа // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2015. Т. 17. № 4–2. С. 381–388.

- Титов И. Н. Дождевые черви. Руководство по вермикультуре в двух частях. М.: МФК Точка Опоры, 2012. 192 с.
- Тиунов А. В. Стабильные изотопы углерода и азота в почвенно-экологических исследованиях // Известия РАН. Серия биологическая. 2007. № 4. С. 475–489.
- Тиунов А. В. Механизмы влияния дождевых червей на другие компоненты почвенной биоты // Чтения памяти академика Меркурия Сергеевича Гилярова. 22 декабря 2006 г. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 87 с.
- Уваров А. В., Илиева-Макулец К., Карaban К., Яковенко Н. С., Ухманский Я. Сравнительное исследование влияния внутри- и межвидовых взаимодействий в группировках дождевых червей // Известия РАН. Серия биологическая. 2019. № 5. С. 505–513.
- Чарльз Дарвин. Дождевые черви / Под ред. В. В. Станчинского. М., Л.: Государственное издательство биологической и медицинской литературы, 1936. 134 с.
- Чекановская О. В. Дождевые черви и почвообразование. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 208 с.
- Чекановская О. В. Водные малощетинковые черви фауны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 411 с.
- Чеснова Л. В., Стриганова Б. Р. Почвенная зоология — наука XX века. М.: Янус-К, 1999. 162 с.
- Шашков М. П., Бобровский М. В., Иванова Н. В. Население дождевых червей на зарастающих полях южного Подмосковья // Научные основы устойчивого управления лесами: Материалы Всероссийской научной конференции 25–27 октября 2016 г. М.: ЦЭПЛ РАН, 2016. С. 65–66.
- Шеховцов С. В., Базарова Н. Э., Берман Д. И., Булахова Н. А., Голованова Е. В., Коняев С. В., Кругова Т. М., Любечанский И. И., Пельтек С. Е. ДНК-штрихкодирование: сколько видов дождевых червей живет на юге Западной Сибири? // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016. Т. 20. № 1. С. 125–130.
- Шеховцов С. В., Берман Д. И. Видовой комплекс *Eisenia nordenskioldi* (*Lumbricidae*, *Oligochaeta*): Филогения, филогеография, экология // Материалы XVIII Всероссийского совещания по почвенной зоологии: Тез. докл. 22–26 октября 2018 г. М., 2018. С. 224–225.
- Шеховцов С. В., Голованова Е. В., Базарова Н. Э., Белова Ю. Н., Берман Д. И., Держинский Е. А., Шашков М. П., Пельтек С. Е. Генетическое разнообразие видов комплекса *Aporrectodea caliginosa* на территории России // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017. Т. 21. № 3. С. 374–379.
- Шеховцов С. В., Ермолов С. А., Держинский Е. А., Полубоярова Т. В., Ла-

- ричева М. С., Пельтек С. Е. Генетическая и размерная изменчивость *Octolasion tyrtaeum* (Lumbricidae, Annelida) // Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции. 2020а. Т. 6. № 1. С. 5–9.
- Шеховцов С. В., Рапопорт И. Б., Полубожарова Т. В., Гераськина А. П., Голованова Е. В., Пельтек С. Е. Морфотипы и генетическая изменчивость *Dendrobaena schmidti* (Lumbricidae, Annelida) // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2020б. Т. 24. № 1. С. 48–54.
- Ansari A. A., Ismail S. A. Earthworms and Vermiculture Biotechnology // Management of Organic Waste. 2012. Vol. 87. P. 87–96.
- Ashwood F., Vanguelova E. I., Benham S., Butt K. R. Developing a systematic sampling method for earthworms in and around deadwood // Forest Ecosystems. 2019. Vol. 6. No 33. P. 1–12.
- Baltzer R. Regenwurmfauna und Bodentyp // Zeitschrift für Pflanzenernährung, Düngung, Bodenkunde. 1955. Vol. 71. P. 246–252.
- Barois I., Lavelle P., Brossard M., Tondoh J., Martinez M., Rossi J. P., Senapati B. K., Angeles A., Fragoso C., Jimenez J. J., Lattaud C., Kanyonyo J., Blanchart E., Chapuis I., Brown G., Moreno A. G. Ecology of earthworms species with large environmental tolerance and/or extended distributions [in:] Earthworm Management in tropical agroecosystems (Eds. P. Lavelle, L. Brusard, P. Hendrix). UK, Wallingford: CAB International Publishing, 1999. P. 57–85.
- Biology of earthworms* / Ed.: A. Karaca. Ankara: Department of Soil Science, 2011. 316 p.
- Bottinelli N., Heddec M., Jouqueta P., Capowiezd Y. An explicit definition of earthworm ecological categories – Marcel Bouché’s triangle revisited // Geoderma. 2020. No 372. P. 1–7.
- Bouche M. B. Lombriciens de France. Ecologie et systematique. Paris: Inst. Recherche Agron, 1972. 762 p.
- Bouche M. B. Stratégies lombriciennes // Ecology Bulletin. 1977. Vol. 25. P. 122–132.
- Briones M. J. I. A taxonomic revision of the *Allolobophora caliginosa* complex (*Oligochaeta*, Lumbricidae): a preliminary study // Canadian Journal of Zoology. 1996. Vol. 74. No 2. P. 240–244.
- Briones M. J. I., Bol R., Sleep D., Sampe-dro L., Allen D. A Dynamic Study of Earthworm Feeding Ecology Using Stable Isotopes // Rapid Communications in Mass Spectrometry. 1999. No 13. P. 1300–1304.
- Brown G. G., Barois I., Lavelle P. Regulation of soil organic matter dynamics and microbial activity in the drilosphere and the role of interactions with other edaphic functional domains // European Journal of Soil Biology. 2000. Vol. 36. No 3–4. P. 177–198.

- Chan K. Y. An overview of some tillage impacts on earthworm population abundance and diversity – implications for functioning in soils // Soil and Tillage Research. 2001. No 57. P. 179–191.
- Csuzdi C., Pavlíček T. Earthworms from Israel. II. Remarks of the genus *Perelia* Easton, 1983 with descriptions of a new genus and two new species // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. 2005. Vol. 51. No 2. P. 75–96.
- Csuzdi C., Chang C.-H., Pavlíček T., Szederjesi T., Esopi D., Szlávecz K. Molecular phylogeny and systematics of native North American lumbricid earthworms (*Clitellata: Megadriili*) // PLoS ONE. 2017. Vol. 12. No 8. P. 1–36.
- Dunger W., Voigtländer K. Wege zur Beurteilung der biologischen odengüte von bewaldeten Kippböden in Abhängigkeit vom Rekultivierungsalter // Mitteilungen der Deutschen Bodenkundlichen Gesellschaft. 2002. Vol. 99. S. 169–172.
- Fierer N. Earthworms' place on Earth. A new study provides a global view of earthworm ecology // Science. 2019. Vol. 366. P. 425–426.
- Fründ H.-C., Butt K., Capowiez Y., Eisenhauer N., Emmerling C., Ernst G., Pothoff M., Schädler M., Schrader S. Using earthworms as model organisms in the laboratory: Recommendations for experimental implementations // Pedobiologia. 2010. Vol. 53. No 2. P. 119–125.
- Geraskina A. P. Restoration of Earthworms Community (*Oligochaeta: Lumbricidae*) at Sand Quarries (Smolensk Oblast, Russia) // Ecological Questions. 2019. Vol. 30. No 3. P. 7–15.
- Giska I., Sechi P., Babik W. Deeply divergent sympatric mitochondrial lineages of the earthworm *Lumbricus rubellus* are not reproductively isolated // BMC Evolutionary Biology. 2015. No 15. P. 1–13.
- Heiner B., Drapela T., Frank T., Zaller J. G. Stable isotope ¹⁵N and ¹³C labelling of different functional groups of earthworms and their casts: A tool for studying trophic links // Pedobiologia. 2011. No 54. P. 169–175.
- Holdsworth A. R., Frelich L. E., Reich P. B. Litter decomposition in earthworm-invaded northern hardwood forests: Role of invasion degree and litter chemistry // Ecoscience. 2008. Vol. 15. No 4. P. 536–544.
- Ivask M., Kuu A., Truu M., Truu J. The effect of soil type and soil moisture on earthworm communities // Agraarteadus. 2006. Vol. 17. No 1. P. 7–11.
- King R. A., Tibble A. L., Symondson, W. O. Opening a can of worms: unprecedented sympatric cryptic diversity within British lumbricid earthworms // Molecular ecology. 2008. No 17. P. 4684–4698.

- Kooch Y.* Response of earthworms' ecological groups to decay degree of dead trees (case study: Sardabrood forest of Chalous, Iran) // *The Journal of Experimental Biology*. 2012. Vol. 2. P. 532–538.
- Lemtiri A., Colinet G., Alabi T., Cluzeau D., Zirbes L., Haubruge É., Francis F.* Impacts of earthworms on soil components and dynamics. A review // *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*. 2014. Vol. 18. P. 121–133.
- Moody S. A., Briones M. J. I., Pierce T. G., Dighton J.* Selective consumption of decomposing wheat straw by earthworms // *Soil Biology and Biochemistry*. 1995. Vol. 27. No 9. P. 533–537.
- Muller P. E.* Studien über die natürlichen Humusformen und der Einwirkung auf Vegetation und Boden. Berlin, 1887. 324 s.
- Paoletti M. G.* Invertebrate biodiversity as bioindicators of sustainable landscapes. Elsevier, Amsterdam, 1999. P. 137–155.
- Rapoport I. B.* Morpho-ecological forms of *Dendrobaena schmidti* Michaelsen, 1907 (*Oligochaeta, Lumbricidae*) of North Caucasus // *Fourth International Oligochaete Taxonomy Meetings: Book of Abstracts*. Diyarbakir, Turkey, 2009. P. 39.
- Salomé C., Guenatb C., Bullinger-Weber G., Gobata J.-M., Le Bayona R.-C.* Earthworm communities in alluvial forests: Influence of altitude, vegetation stages and soil parameters // *Pedobiologia*. 2011. Vol. 54. P. 89–98.
- Sandor M., Schrader S.* Interaction of earthworms and enchytraeids in organically amended soil // *North-western journal of zoology*. 2012. Vol. 8. No 1. P. 46–56.
- Hanna S. S. H., Weaver R. W.* Earthworm survival in oil contaminated soil // *Plant and soil*. 2002. Vol. 240. No 1. P. 127–132.
- Shekhovtsov S. V., Golovanova E. V., Peltek S. E.* Genetic diversity of the earthworm *Octolasion tyrtaeum* (*Lumbricidae, Annelida*) // *Pedobiologia*. 2014. No 57. P. 245–250.
- Shekhovtsov S. V., Golovanova E. V., Peltek S. E.* Different dispersal histories of lineages of the earthworm *Aporrectodea caliginosa* (*Lumbricidae, Annelida*) in the Palearctic // *Biological Invasions*. 2016. Vol. 18. No 3. P. 751–761.
- Shekhovtsov S. V., Berman D. I., Bulakhova N. A., Vinokurov N. N., Peltek S. E.* Phylogeography of *Eisenia nordenskioldi nordenskioldi* (*Lumbricidae, Oligochaeta*) from the north of Asia // *Polar Biology*. 2018. Vol. 41. No 2. P. 237–247.
- Shekhovtsov S. V., Ermolov S. A., Poluboyarova T. V., Kim-Kashmenskaya M. N., Derzhinsky Y. A., Peltek S. E.* Morphological differences between genetic lineages of the peregrine earthworm *Aporrectodea caligino-*

sa (Savigny, 1826) // *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. 2021. Vol. 67. No 3. P. 235–246.

Sizmur T., Palumbo-Roe B., Watts M. J., Hodson M. E. Impact of the earthworm *Lumbricus terrestris* (L.) on As, Cu, Pb and Zn mobility and speciation in contaminated soils // *Environmental Pollution*. 2011. No 159. P. 742–748.

Usmani Z., Kumar V. Role of earthworms against metal contamination: a review // *Journal of Biodiversity and Environmental Sciences*. 2015. Vol. 6. No 5. P. 414–427.

Vidal A., Watteau F., Remusat L., Mueller C. W., Nguyen Tu T.-T., Buegger F., Derenne S., Quenea K. Earthworm Cast Formation and Development: A Shift From Plant Litter to Mineral Associated Organic Matter // *Frontiers in Environmental Science*. 2019. Vol. 55. No 7. P. 1–15.

Wilcke D. E. Über die vertikale Verteilung der Lumbriciden im Boden // *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*. 1953. No 41. S. 372–385.

Zhang J.-E., Yu J., Ouyang Y. Activity of Earthworm in Latosol Under Simulated Acid Rain Stress // *Bulletin of environmental contamination and toxicology*. 2015. Vol. 94. No 1. P. 108–111.

Zhang Y. F., Ganin G. N., Atopkin D. M., Wu D. H. Earthworm *Drawida* (Moniligastridae) Molecular phylogeny and diversity in Far East Russia and

Northeast China // *The European Zoological Journal*. 2020. Vol. 87. No 1. P. 180–191.

REFERENCES

Akkumuljacija ugljeroda v lesnyh pochvah i sukcesionnyj status lesov (Carbon accumulation in forest soils and forest succession status), Moscow: To-varishhestvo nauchnyh izdanij KMK, 2018, 232 p.

Ansari A. A., Ismail S. A., Earthworms and Vermiculture Biotechnology, *Management of Organic Waste*, 2012, Vol. 87, pp. 87–96.

Ashwood F., Vanguelova E. I., Benham S., Butt K. R., Developing a systematic sampling method for earthworms in and around deadwood, *Forest Ecosystems*, 2019, Vol. 6, No 33, P. 1–12.

Atlavinite O. P., *Jekologija oligohet v pochvah Litovskoj SSR. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* (Ecology of oligochaetes in the soils of Lithuanian SSR. Abstract of candidate's thesis), Vil'njus: Vil'njusskij gos. un-t., 1960, 30 p.

Bahtin P. U., Pol'skij M. N., O roli dozhdevykh chervej v ostrukturirovanii dernovo-podzolistykh pochv (About the earthworms role in structuring of sod-podzolic soils), *Pochvovedenie*, 1950, No 8, pp. 487–491.

Baitzer R., Regenwurmfauna und Bodentyp (Earthworm fauna and soil type),

- Zeitschrift für Pflanzenernährung, Düngung, Bodenkunde*, 1955, Vol. 71, pp. 246–252.
- Baluev V. K., Dozhdevye chervi osnovnyh pochvennyh raznostej Ivanovskoj oblasti (Earthworms of the main soil differences of Ivanovo region), *Pochvovedenie*, 1950, No 4, pp. 219–227.
- Barois I., Lavelle P., Brossard M., Tondoh J., Martinez M., Rossi J. P., Senapati B. K., Angeles A., Fragoso C., Jimenez J. J., Lattaud C., Kanyonyo J., Blanchart E., Chapuis I., Brown G., Moreno A. G., Ecology of earthworms' species with large environmental tolerance and/or extended distributions [in:] *Earthworm Management in tropical agroecosystems* (Eds. P. Lavelle, L. Brussard, P. Hendrix), UK, Wallingford: CAB International Publishing, 1999, pp. 57–85.
- Berman D. I., Lejrih A. N., O sposobnosti dozhdevogo chervja *Eisenia nordenskioldi* (Eisen) (*Lumbricidae, Oligochaeta*) perenosit' otricatel'nye temperature (About the ability of earthworm *Eisenia nordenskioldi* (Eisen) (*Lumbricidae, Oligochaeta*) to tolerate negative temperatures, *Dokl. AN SSSR*, 1985, Vol. 285, No 5, pp. 1252–1261.
- Berman D. I., Bulahova N. A., Meshherjakova E. N., Shehovcov S. V., Holodoustojchivost' i rasprostranenie geneticheskikh linij dozhdevogo chervja *Eisenia nordenskioldi* (*Oligochaeta, Lumbricidae*) (Cold resistance and distribution of genetic lines of earthworm *Eisenia nordenskioldi* (*Oligochaeta, Lumbricidae*)), *Izvestija RAN. Serija biologicheskaja*, 2019, No 5, pp. 457–465.
- Biology of earthworms*, Ankara: Department of Soil Science, 2011, 316 p.
- Boeskorov V. S., *Ekologicheskie uslovija obitanija dozhdevogo chervja Eisenia nordenskioldi, Eisen v merzlotnyh pochvah Jakutii. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* (Ecological conditions of the earthworm *Eisenia nordenskioldi*, Eisen in permafrost soils of Yakutia. Abstract of candidate's thesis), Ulan-Udje: IOiEB SO RAN, 2004, 24 p.
- Bottinelli N., Heddec M., Jouqueta P., Capowiezd Y., An explicit definition of earthworm ecological categories – Marcel Bouché's triangle revisited, *Geoderma*, 2020, No 372, pp. 1–7.
- Bouche M. B., *Lombriciens de France. Ecologie et systematique*, Paris: Inst. Recherche Agron, 1972, 762 p.
- Bouche M. B., Stratégies lombriciennes, *Ecology Bulletin*, 1977, Vol. 25, pp. 122–132.
- Briones M. J. I., A taxonomic revision of the *Allolobophora caliginosa* complex (*Oligochaeta, Lumbricidae*): a preliminary study, *Can J Zool*, 1996, No 74 (2), pp. 240–244.
- Briones M. J. I., Bol R., Sleep D., Sampedro L., Allen D., A Dynamic Study of Earthworm Feeding Ecology Using Stable Isotopes, *Rapid Communica-*

- tions in *Mass Spectrometry*, 1999, No 13, pp. 1300–1304.
- Brown G. G., Barois I., Lavelle P., Regulation of soil organic matter dynamics and microbial activity in the drosphere and the role of interactions with other edaphic functional domains, *European Journal of Soil Biology*, 2000, Vol. 36, No 3–4, pp. 177–198.
- Byzova Ju. B., *Dyhanie pochvennyh bespozvonochnyh* (Respiration of soil invertebrates), Moscow: Tovarišhestvo nauchnyh izdanij KMK, 2007, 328 p.
- Byzova Ju. B., Zavisimost' potreblenija kisloroda ot obraza zhizni i razmera tela na primere dozhdevykh chervej (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) (Dependence of oxygen consumption on lifestyle and body size on the example of earthworms (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*)), *Zhurnal obshhej biologii*, 1965, Vol. 26, No 5, pp. 555–562.
- Chan K. Y., An overview of some tillage impacts on earthworm population abundance and diversity – implications for functioning in soils, *Soil and Tillage Research*, 2001, No 57, pp. 179–191.
- Charl'z Darvin. *Dozhdevye chervi* (Charles Darwin. Earthworms), Moscow, Leningrad: Gosudarstvennoe izdatel'stvo biologicheskoy i medicinskoj literatury, 1936, 134 p.
- Chekanovskaja O. V. *Vodnye maloshhettinkovye chervi fauny SSSR* (Aquatic oligochaetes of USSR fauna), Moscow, Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1962, 411 p.
- Chekanovskaja O. V., *Dozhdevye chervi i pochvoobrazovanie* (Earthworms and soil formation), Moscow, Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1960, 208 p.
- Chesnova L. V., Striganova B. R., *Pochvennaja zoologija – nauka XX veka* (Soil zoology – the science of the XX century), Moscow: Janus-K, 1999, 162 p.
- Csuzdi C., Chang C.-H., Pavlíček T., Szederjesi T., Esopi D., Szlávecz K., Molecular phylogeny and systematics of native North American lumbricid earthworms (*Clitellata: Megadrili*), *PLoS ONE*, 2017, Vol. 12, No 8, pp. 1–36.
- Csuzdi C., Pavlíček T., Earthworms from Israel. II. Remarks of the genus *Pereilia* Easton, 1983 with descriptions of a new genus and two new species, *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 2005, Vol. 51, No 2, pp. 75–96.
- Dimo N. A., Zemljanye chervi v pochvah Srednej Azii (Earthworms in the soils of Middle Asia), *Pochvovedenie*, 1938, No 4, pp. 42–47.
- Dunger W., Voigtländer K., Wege zur Beurteilung der biologischen odengüte von bewaldeten Kippböden in Abhängigkeit vom Rekultivierungsalter (Ways to assess the biological soil quality of forested dump soils depending on the age of recultivation), *Mitteilungen der Deutschen Bodenkundlichen Gesellschaft*, 2002, Vol. 99, pp. 169–172.

- Ermolov S. A., Faunisticheskoe raznoobrazie i jekologija dozhdevyh chervej v biotopah rechnyh dolin lesostepnogo Priob'ja (Faunal diversity and ecology of earthworms in the biotopes of river valleys in the forest-steppe Ob), *XVIII Vserossijskoe soveshhanie po pochvennoj zoologii* (XVIII All-Russia Meeting of Soil Zoology), Moscow, 22–26 October 2018, Moscow: 2018 b, pp. 78–79.
- Ermolov S. A., Osobennosti raspredelenija zhiznennyh form dozhdevyh chervej (*Lumbricidae*) lesostepnogo Priob'ja (Features of earthworms living forms distribution (*Lumbricidae*) in the forest-steppe Ob region), *Nauchnye osnovy ustojchivogo upravlenija lesami* (Scientific foundations of sustainable forest management), Moscow: CJePL RAN, 2018 a, pp. 43–45.
- Ermolov S. A., Soobshhestva dozhdevyh chervej (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) hvojnyh i melkolistvennyh lesov lesostepnogo Priob'ja (Earthworm communities (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) of pine and small-foilage forests in the forest-steppe Ob' region), *Voprosy lesnoj nauki*, 2020b, Vol. 3, No 2, pp. 1–24.
- Ermolov S. A., Valezhnik kak specificheskoe mestoobitanie dozhdevyh chervej (Deadwood as a specific habitat of earthworms), *58th International Scientific Student's Conference ISSC* 2020, Novosibirsk, 10–13 April 2020, Novosibirsk, 2020 a, pp. 75.
- Fierer N., Earthworms' place on Earth. A new study provides a global view of earthworm ecology, *Science*, 2019, Vol. 366, pp. 425–426.
- Fründ H.-C., Butt K., Capowiez Y., Eisenhauer N., Emmerling C., Ernst G., Potthoff M., Schädler M., Schrader S., Using earthworms as model organisms in the laboratory: Recommendations for experimental implementations, *Pedobiologia*, 2010, Vol. 53, No 2, pp. 119–125.
- Ganin G. N., Dal'nevostochnyj jendemik *Drawida ghilarovi* (*Monoligasiridae*, *Oligochaeta*): polimorfizm, osobennosti jekologii i kariotip (The Russian Far East endemic *Drawida ghilarovi* (*Oligochaeta*, *Moniligastridae*): polymorphism, ecology specifics and karyotype), *Zoologicheskij zhurnal*, 2014, Vol. 93, No 9, pp. 1070–1079.
- Ganin G. N., *Strukturno-funkcional'naja organizacija soobshhestv mezopedobiontov juga Dal'nego Vostoka Rossii* (Structural and functional organization of mesopedobionts communities in the South of the Russian Far East), Vladivostok: Dal'nauka, 2013b, 380 p.
- Ganin G. N., Zemljanye chervi *Drawida ghilarovi* Gates, 1969 (*Moniligastridae*, *Oligochaeta*): 1. Polimorfizm, rasprostranenie, osobennosti jekologii (Earthworms *Drawida ghilarovi*

- Gates, 1969 (*Oligochaeta, Moniligastridae*): 1. Polymorphisms, geographic range, ecology specifics), *Amurskij zoologicheskij zhurnal*, 2013a, No 4, pp. 401-404.
- Gaponov S. P., Hicova L. N., *Pochvennaja zoologija* (Soil zoology), Voronezh: Voronezhskij gosudarstvennyj universitet, 2005, 143 p.
- Gavrilov K. I., Dozhdevye chervi – producenty biologicheski aktivnyh veshhestv (Earthworms are producers of biologically active substances), *Zhurnal obshhej biologii*, 1965, Vol. 24, pp. 149-154.
- Geras'kina A. P., Dozhdevye chervi (*Oligochaeta, Lumbricidae*) okrestnostej pos. Dombaj Teberdinskogo zapovednika (Severo-zapadnyj Kavkaz, Karachaevo-Cherkessija) (Earthworms (*Oligochaeta, Lumbricidae*) the surrounding area of the Dombai of the Teberdinsky reserve (North-Western Caucasus, Karachay-Cherkessia), *Trudy Zoologicheskogo instituta RAN*, 2016 a, Vol. 320, No 4, pp. 450-466.
- Geras'kina A. P., Ekologicheskaja ocenka dinamiki kompleksa dozhdevykh chervej (*Lumbricidae*) v hode vosstanovitel'nyh sukcesij (Ecological assessment of the earthworms (*Lumbricidae*) complex dynamics in the course of regenerative successions), Smolensk: Izd. SGMU, 2016g, 149 p.
- Geras'kina A. P., Naselenie dozhdevykh chervej (*Lumbricidae*) na zarastajushhij poljah (Earthworm populations (*Lumbricidae*) in soils of laylands), *Zoologicheskij zhurnal*, 2009, Vol. 88, No 8, pp. 901-906.
- Geras'kina A. P., Naselenie dozhdevykh chervej (*Lumbricidae*) v osnovnyh tipah temnohvojnykh lesov Pechero-Ilychskogo zapovednika (The population of earthworms (*Lumbricidae*) in the main types of dark coniferous forests of the Pechora-Ilych reserve), *Zoologicheskij zhurnal*, 2016b, Vol. 95, No 4, pp. 394-405.
- Geraskina A. P., Problemy kolichestvennoj ocenki i ucheta faunisticheskogo raznoobrazija dozhdevykh chervej v lesnyh soobshhestvah (Problems of quantification and accounting faunal diversity of earthworms in forest communities), *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2016, Vol. 2, No 2, pp. 1-9.
- Geraskina A. P., Restoration of Earthworms Community (*Oligochaeta: Lumbricidae*) at Sand Quarries (Smolensk Oblast, Russia), *Ecological Questions*, 2019, Vol. 30, No 3, pp. 7-15.
- Giljarov M. S., Rol' pochvennykh zhivotnykh v formirovanii gumusovogo sloja pochvy (The role of soil animals in the formation of humic soil layer), *Uspehi sovremennoj biologii*, 1951, Vol. 31, No 2, pp. 161-169.
- Giljarov M. S., Striganova B. R., Rol' pochvennykh bespozvonochnykh v razlozhenii rastitel'nykh ostatkov i kru-

- govorote veshhestv (The role of soil invertebrates in the decomposition of plant residues and the circulation of nutrients), *Pochvennaja zoologija (Itogi nauki, zool. bespozvon.)*, Moscow: 1978, Vol. 5, pp. 8–69.
- Giljarov M. S., *Zoologicheskij metod diagnostiki pochv (Zoological methods in soil diagnostics)*, Moscow: Nauka, 1965, 280 p.
- Giska I., Sechi P., Babik W., Deeply divergent sympatric mitochondrial lineages of the earthworm *Lumbricus rubellus* are not reproductively isolated, *BMC Evolutionary Biology*, 2015, No 15, pp. 1–13.
- Golovanova E. V., Knjazev S. Ju., Karaban K., Est' li preimushhestva u aborigennogo vida dozhdevykh chervej po sravneniju s vidami-vselenkami v Zapadnoj Sibiri? (Are there advantages of native species of earthworms compared to the types of the invaded species in Western Siberia?), *XVIII Vserossijskoe soveshhanie po pochvennoj zoologii (XVIII All-Russia Meeting of Soil Zoology)*, Moscow, 22–26 October 2018, Moscow: 2018, pp. 60–61.
- Golovanova E. V., *Popujacii dozhdevykh chervej pridorozhnyh polos v usloviyah zagrjaznenija svincom. Avtoref. ... diss. kand. biol. nauk (Earthworm populations of roadside lanes polluted by lead. Abstract of candidate's thesis)*, Omsk: OmGPU, 2003, 23 p.
- Goncharov A. A., *Struktura troficheskikh nish v soobshhestvah pochvennykh bespozvonochnykh (mezofauna) lesnykh jekosistem. Diss. kand. biol. nauk (The structure of trophic niches in the communities of soil invertebrates (mesofauna) of forest ecosystems. Diss. of candidate's sciences)*, Moscow: IPJeJe RAN, 2016, 177 p.
- Heiner B., Drapela T., Frank T., Zaller J. G., Stable isotope ^{15}N and ^{13}C labelling of different functional groups of earthworms and their casts: A tool for studying trophic links, *Pedobiologia*, 2011, No 54, pp. 169–175.
- Holdsworth A. R., Frelich L. E., Reich P. B., Litter decomposition in earthworm-invaded northern hardwood forests: Role of invasion degree and litter chemistry, *Ecoscience*, 2008, Vol. 15, No 4, pp. 536–544.
- Igonin A. M., *Razvedenie i ispol'zovanie dozhdevykh chervej (Cultivation and application of earthworms)*, Moscow: NII shkol'nykh tehnologij, 1995, 192 p.
- Ivask M., Kuu A., Truu M., Truu J., The effect of soil type and soil moisture on earthworm communities, *Agraarteadus*, 2006, Vol. 17, No 1, pp. 7–11.
- King R. A., Tibble A. L., Symondson W. O., Opening a can of worms: unprecedented sympatric cryptic diversity within British lumbricid earthworms, *Molecular ecology*, 2008, No 17, pp. 4684–4698.

- Kooch Y., Response of earthworms' ecological groups to decay degree of dead trees (case study: Sardabrood forest of Chalous, Iran), *The Journal of Experimental Biology*, 2012, Vol. 2, pp. 532–538.
- Kostychev P. A., Obrazovanie i svojstva peregnoja (stat'ja pervaja) (Formation and properties of humus (article one)), *Tr. Sib-skogo obshh-va estestvoispyt.*, 1889, Vol. 120, *Otdel. botaniki*, pp. 123–168.
- Krylova L. P., Akulova L. I., Dolgin M. M., *Dozhdevye chervi (Oligochaeta, Lumbricidae) Tazhnoj zony respubliki Komi* (Earthworms (*Oligochaeta, Lumbricidae*) of the Taiga zone in Komi Republic), Syktyvkar, 2011, 104 p.
- Kunah, O. M., Zhukov O. V., Pahomov O. E., *Morfologija doshhovih cherv'jakiv (Lumbricidae)* (Earthworms morphology (*Lumbricidae*)), Dnipropetrovs'k: FOP Driga T. V., 2010, 52 p.
- Kurcheva G. F., *Rol' pochvennyh zivotnyh v razlozhenii i gumifikacii rastitel'nyh ostatkov* (The role of soil animals in the decomposition and humification of plant residues), Moscow: Nauka, 1971, 155 p.
- Lejrih A. N., *Holodoustojchivost' pochvoobitajushhih bespozvonochnyh na severo-vostoke Azii. Avtoref. ... diss. d. biol. nauk* (Cold resistance of soil-dwelling invertebrates in Northeast Asia. Abstract of doctor's thesis), Saint-Petersburg: SPbGU, 2012, 35 p.
- Lemtiri A., Colinet G., Alabi T., Cluzeau D., Zirbes L., Haubruge É., Francis F., Impacts of earthworms on soil components and dynamics. A review, *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 2014, Vol. 18, pp. 121–133.
- Malevich I. I., *Sobiranie i izuchenie dozhdevykh chervej-pochvoobrazovatelej* (Collecting and studying soil-forming earthworms), Moscow, Leningrad: Izd. AN SSSR, 1950, 39 p.
- Meshherjakova E. N., *Ustojchivost' dozhdevykh chervej (Oligochaeta, Lumbricidae, Moniligastridae) k otricatel'nym temperaturam. Avtoref. ... diss. kand. biol. nauk* (Earthworms resistance (*Oligochaeta, Lumbricidae, Moniligastridae*) to the low temperatures. Abstract of candidate's thesis), Saint-Petersburg: SPbGU, 2011, 19 p.
- Metody pochvenno-zoologicheskikh issledovanij* (Researching methods of soil zoology), Moscow: Nauka, 1975, 281 p.
- Mezhzherin S. V, Garbar A. V., Vlasenko R. P., Onishhuk I. P., Kocjuba I. Ju., Zhalaj E. I., *Evoljucionnyj paradoks partenogeneticheskikh dozhdevykh chervej* (The evolutionary paradox of parthenogenetic earthworms), Kiev: Naukova Dumka, 2018, 232 p.
- Moody S. A., Briones M. J. I., Pierce T. G., Dighton J., Selective consumption of

- decomposing wheat straw by earthworms, *Soil Biol Biochem*, 1995, Vol. 27, No 9, pp. 533–537.
- Muller P. E., *Studien über die natürlichen Humusformen und der Einwirkung auf Vegetation und Boden*, Berlin, 1887, 324 p.
- Paoletti M. G., *Invertebrate biodiversity as bioindicators of sustainable landscapes*, Elsevier, Amsterdam, 1999, pp. 137–155.
- Perel' T. S., Dozhdevye chervi (*Oligochaeta, Lumbricidae*) v lesah Zapadnogo Sajana (s opisaniem novogo vida) (Earthworms (*Oligochaeta, Lumbricidae*) in the forests of Western Sayan (with a description of a new species), *Zoologicheskij zhurnal*, 1994, Vol. 73, No 2, pp. 18–22.
- Perel' T. S., Grafodatskij A. S., Polimorfizm *Eisenia nordenskioldi* (Eisen) (Polymorphism of *Eisenia nordenskioldi* (Eisen)), *Dokl. AN SSSR*, 1983, Vol. 269, No 4, pp. 1019–1021.
- Perel' T. S., *Rasprostranenie i zakonornosti raspredelenija dozhdevyh chervej fauny SSSR* (Distribution and distribution patterns of earthworms' fauna in the USSR), Moscow: Nauka, 1979, 272 p.
- Perel' T. S., Semenova L. M., Raspolozhenie myshechnyh volokon u dozhdevyh chervej (*Lumbricidae*) kak sistemicheskij i filogeneticheskij priznak (The location of earthworms' (*Lumbricidae*) muscle fibers as a systematic and phylogenetic feature), *Zoologicheskij zhurnal*, 1968, Vol. 47, No 2, pp. 200–211.
- Perel' T. S., Zavisimost' chislennosti i vidovogo sostava dozhdevyh chervej ot porodnogo sostava lesonasazhdenij (Dependence of the quantity and earthworm's species composition on the species composition of forest plantations), *Zoologicheskij zhurnal*, 1958, Vol. 37, No 9, pp. 1307–1314.
- Perel' T. S., Zhiznenye formy dozhdevyh chervej (*Lumbricidae*) (Earthworm's (*Lumbricidae*) living forms), *Zhurnal obshhej biologii*, 1975, Vol. 36, No 2, pp. 189–202.
- Polimpsestov A. I., Stepi Juga Rossii bili li iskoni vekov stepjami i možno li oblesit' ih? (Have the steppes of Southern Russia been steppes from immemorial time and can they be forested?), *Lesnoj zhurnal*, 1882, No 2, pp. 93–141.
- Rapoport I. B., Fauna i osobennosti landshaftnogo raspredelenija dozhdevyh chervej (*Oligochaeta, Lumbricidae*) pojasa ostepennyh lugov Central'nogo Kavkaza (Earthworms fauna (*Oligochaeta, Lumbricidae*) and features of their landscape distribution of the Central Caucasus steppe meadows belt), *Izvestija samarskogo nauchnogo centra Rossijskoj akademii nauk*, 2015, Vol. 17, No 4–2, pp. 381–388.
- Rapoport I. B., Morpho-ecological forms of *Dendrobaena schmidtii* Michaelsen,

- 1907 (*Oligochaeta, Lumbricidae*) of North Caucasus, *Fourth International Oligochaete Taxonomy Meetings: Book of Abstracts*, Diyarbakir, Turkey, 2009, p. 39.
- Rapoport I. B., Sezonnaja aktivnost' dozhdevykh chervej (*Oligochaeta, Lumbricidae*) pojasa shirokolistvennyh lesov kabardino-balkarskogo gosudarstvennogo vysokogornogo zapovednika i prilegajushhih territorij (Central'nyj Kavkaz) (Seasonal activity of earthworms (*Oligochaeta, Lumbricidae*) in broad-leaved forests belts of the Kabardino-Balkar state high-mountain reserve and adjacent territories (Central Caucasus), *Izvestija samarskogo nauchnogo centra Rossijskoj akademii nauk*, 2010, Vol. 12, No 1-5, pp. 1345-1348.
- Reznichenko I. S., *Vlijanie vybrosov sredneural'skogo medeplavil'nogo zavoda na populjacii dozhdevykh chervej*. Diss. kand. biol. nauk (Effect of emissions from the Sredneuralsky copper smelter on earthworm populations. Candidate's boil. sci. thesis), Omsk: OmGPU, 2017, 120 p.
- Saloméa C., Guenatb C., Bullinger-Weberc G., Gobata J.-M., Le Bayona R.-C., Earthworm communities in alluvial forests: Influence of altitude, vegetation stages and soil parameters, *Pedobiologia*, 2011, Vol. 54, pp. 89-98.
- Sandor M., Schrader S., Interaction of earthworms and enchytraeids in organically amended soil, *North-western journal of zoology*, 2012, Vol. 8, No 1, pp. 46-56.
- Shakir Hanna S. H., Weaver R. W., Earthworm survival in oil contaminated soil, *Kluwer Academic Publishers*, 2002, Vol. 240, No 1, pp. 127-132.
- Shashkov M. P., Bobrovskij M. V., Ivanova N. V., Naselenie dozhdevykh chervej na zarastajushhih poljah juzhnogo Podmoskov'ja (Earthworm populations in soils of southern Moscow region laylands), *Nauchnye osnovy ustojchivogo upravlenija lesami* (Scientific foundations of sustainable forest management), Moscow: CJePL RAN, 2016, pp. 65-66.
- Shehovcov S. V., Bazarova N. Je., Berman D. I., Bulahova N. A., Golovanova E. V., Konjaev S. V., Krugova T. M., Ljubechanskij I. I., Pel'tek S. E., DNK-shtrihkodirovanie: skol'ko vidov dozhdevykh chervej zhivet na juge Zapadnoj Sibiri? (DNA barcoding: how many earthworm species live in the South of Western Siberia?), *Vavilovskij zhurnal genetiki i selekcii*, 2016, Vol. 20, No 1, pp. 125-130.
- Shehovcov S. V., Berman D. I., Vidovoj kompleks *Eisenia nordenskioldi* (*Lumbricidae, Oligochaeta*): Filogenija, filogeografija, ekologija (Species complex of *Eisenia nordenskioldi* (*Lumbricidae, Oligochaeta*): Phylogeny, phylogeography, ecology), *XVIII Vserossijskoe soveshhanie po pochven-*

- noj zoologii (XVIII All-Russia Meeting of Soil Zoology), Moscow, 22–26 October 2018, Moscow: 2018, pp. 224–225.
- Shehovcov S. V., Ermolov S. A., Derzhinskij E. A., Polubojarova T. V., Laricheva M. S., Pel'tek S. E., Geneticheskaja i razmernaja izmenchivost' *Octolasion tyrtaeum* (*Lumbricidae*, *Annelida*) (The genetic and dimensional variability of *Octolasion tyrtaeum* (*Lumbricidae*, *Annelida*)), *Pis'ma v Vavilovskij zhurnal genetiki i selekcii*, 2020, Vol. 6, No 1, pp. 5–9.
- Shehovcov S. V., Golovanova E. V., Bazarova N. Je., Belova Ju. N., Berman D. I., Derzhinskij E. A., Shashkov M. P., Pel'tek S. E., Geneticheskoe raznoobrazie vidov kompleksa *Aporrectodea caliginosa* na territorii Rossii (Genetic diversity of the *Aporrectodea caliginosa* complex in Russia), *Vavilovskij zhurnal genetiki i selekcii*, 2017, Vol. 21, No 3, pp. 374–379.
- Shehovcov S. V., Rapoport I. B., Polubojarova T. V., Geras'kina A. P., Golovanova E. V., Pel'tek S. E., Morfotipy i geneticheskaja izmenchivost' *Dendrobaena schmidti* (*Lumbricidae*, *Annelida*) (Morphotypes and genetic diversity of *Dendrobaena schmidti* (*Lumbricidae*, *Annelida*)), *Vavilovskij zhurnal genetiki i selekcii*, 2020, Vol. 24, No 1, pp. 48–54.
- Shekhovtsov S. V., Berman D. I., Bulakhova N. A., Vinokurov N. N., Peltek S. E., Phylogeography of *Eisenia nordenskioldi nordenskioldi* (*Lumbricidae*, *Oligochaeta*) from the north of Asia, *Polar Biology*, 2018, Vol. 41, No 2, pp. 237–247.
- Shekhovtsov S. V., Ermolov S. A., Polubojarova T. V., Kim-Kashmenskaya M. N., Derzhinsky Y. A., Peltek S. E., Morphological differences between genetic lineages of the peregrine earthworm *Aporrectodea caliginosa* (Savigny, 1826), *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 2021, Vol. 67, No 3, pp. 235–246.
- Shekhovtsov S. V., Golovanova E. V., Peltek S. E., Different dispersal histories of lineages of the earthworm *Aporrectodea caliginosa* (*Lumbricidae*, *Annelida*) in the Palearctic, *Biological Invasions*, 2016, Vol. 18, No 3, pp. 751–761.
- Shekhovtsov S. V., Golovanova E. V., Peltek S. E., Genetic diversity of the earthworm *Octolasion tyrtaeum* (*Lumbricidae*, *Annelida*), *Pedobiologia*, 2014, No 57, pp. 245–250.
- Sizmur T., Palumbo-Roe B., Watts M. J., Hodson M. E., Impact of the earthworm *Lumbricus terrestris* (L.) on As, Cu, Pb and Zn mobility and speciation in contaminated soils, *Environmental Pollution*, 2011, No 159, pp. 742–748.
- Titov I. N., *Dozhdevye chervi. Rukovodstvo po vermikul'ture v dvuh chastjah* (Earthworms. A guide to vermiculture in two parts), Moscow: MFK Tochka Opory, 2012, 192 p.
- Tiunov A. V., Mehanizmy vlijaniya dozhdevykh chervej na drugie komponen-

- ty pochvennoj bioty (Mechanisms of earthworms influence on other components of soil biota), In: *Chtenija pamjati akademika Merkurija Sergeevicha Giljarova* (Memory readings of academic Merkuri Sergeevich Giljarov), Moscow: Tovarishhestvo nauchnyh izdanij KMK, 2008, 87 p.
- Tiunov A. V., Stabil'nye izotopy ugleroda i azota v pochvenno-jekologicheskikh issledovanijah (Stable isotopes of carbon and nitrogen in soil ecological studies), *Izvestija RAN. Serija biologicheskaja*, 2007, No 4, pp. 475-489.
- Usmani Z., Kumar V., Role of earthworms against metal contamination: a review, *Journal of Biodiversity and Environmental Sciences*, 2015, Vol. 6, No 5, pp. 414-427.
- Uvarov A. V., Ilieva-Makulec K., Karaban K., Jakovenko N. S., Uhman'skij Ja., Sravnitel'noe issledovanie vlijanija vnutri- i mezvidovyh vzaimodejstvij v gruppirovkah dozhdevyh chervej (Effects of intra- and interspecific interactions in earthworm assemblages: a comparative investigation), *Izvestija RAN. Serija biologicheskaja*, 2019, No 5, pp. 505-513.
- Vidal A., Watteau F., Remusat L., Mueller C. W., Nguyen Tu T.-T., Buegger F., Derenne S., Quenea K., Earthworm Cast Formation and Development: A Shift From Plant Litter to Mineral Associated Organic Matter, *Frontiers in Environmental Science*, 2019, Vol. 55, No 7, pp. 1-15.
- Vojtehov M. Ja., O nekotoryh faktorah, limitirujushhih pochvoobrazovatel'nuju rol' dozhdevyh chervej v evropejskoj chasti taezhnoj zony Rossii (About some factors limiting the soil-forming role of earthworms in the European part of Russian taiga zone), *Pochvy i okružhajushhaja sreda*, 2018, Vol. 1, No 4, pp. 267-276.
- Vorobejchik E. L., Ermakov A. I., Nesterkova D. V., Grebennikov M. E., Nesterkov A. V., Vosstanovlenie soobshhestv pochvennoj mezofauny posle prekrashhenija promyshlennyh vybrosov (Restoration of soil mesofauna communities after the cessation of industrial emissions), *XVIII Vserossijskoe soveshhanie po pochvennoj zoologii* (XVIII All-Russia Meeting of Soil Zoology), Moscow, 22-26 October 2018, Moscow: 2018, pp. 54-55.
- Vorobejchik E. L., Ermakov A. I., Nesterkova D. V., Grebennikov M. E. Krupnye drevesnye ostatki kak mikrostatcii obitanija pochvennoj mezofauny na zagrjaznennyh territorijah (Coarse woody debris as microhabitats of soil macrofauna in polluted areas), *Izvestija RAN. Serija biologicheskaja*, 2020, No 1, pp. 85-95.
- Vorob'eva T. G., Ivanova K. V., Vlijanie populjacji *Eisenia fetida*, introdukcirovannoj v pochvu pshenichnogo

- polja, na ee fiziko-himicheskij sostav (Influence of *Eisenia fetida* population introduced into wheat field soil on its physico-chemical composition), *Evrazijskij sojuz uchenyh (ESU), Biologicheskie nauki*, 2018, No 3, pp. 4-7.
- Voronova N. V., Buga S. V., Kurchenko V. P., Posledovatel'nost' gena subedinicy I citohromoksidazy C v molekularnoj taksonomii zhivotnyh: principy, rezul'taty i problemy ispol'zovanija (COI-5 region as a marker for molecular taxonomy of animals: approaches, outcomes and constraints), *Trudy BGU*, 2012, Vol. 7, part 1-2, pp. 22-42.
- Vsevolodova-Perel' T. S., *Dozhdevye chervi fauny Rossii: Kadastr i opredelitel'* (The earthworms of the fauna of Russia: Cadaster and key), Moscow: Nauka, 1997, 102 p.
- Vysockij G. N., Dozhdevoj cherv' (Earthworm), *Polnaja enciklopedija russkogo sel'skogo hozjajstva*, 1900, Vol. 2, pp. 12-39.
- Wilcke D. E. Über die vertikale Verteilung der Lumbriciden im Boden, *Z. Morphol. und Ökol. Tiere*, 1953, No 41, pp. 372-385.
- Zhang J.-E., Yu J., Ouyang Y. Activity of Earthworm in Latosol Under Simulated Acid Rain Stress, *Bulletin of environmental contamination and toxicology*, 2015, Vol. 94, No 1, pp. 108-111.
- Zhang Y. F., Ganin G. N., Atopkin D. M., Wu D. H. Earthworm *Drawida (Moniligastridae)* Molecular phylogeny and diversity in Far East Russia and Northeast China, *The European Zoological Journal*, 2020, Vol. 87, No 1, pp. 180-191.
- Zhukov O. V., Dozhdevye chervi kak komponent biogeocenoza i ih rol' v zooindikacii (Earthworms as a component of biogeocenosis and their role in zooindication), *Gruntoznavstvo*, 2004, Vol. 5, No 1-2, pp. 44-57.
- Zhukov O. V., Pahomov O. E., Kunah O. M., *Biologicheskoe raznoobrazie Ukrainy. Dnepropetrovskaja oblast'. Dozhdevye chervi (Lumbricidae)* (Biological diversity of Ukraine. Dnipropetrovsk region. Earthworms (*Lumbricidae*)), Dnepropetrovsk: Izd-vo Dnepropetr. nac. un-ta, 2007, 371 p.
- Zrazhevskij A. I., *Dozhdevye chervi kak faktor plodorodija lesnyh pochv* (Earthworms as a factor of forest soils fertility), Kiev: Izd-vo AN SSSR, 1957, 271 p.

APPROACHES TO THE ECOLOGICAL CLASSIFICATION OF EARTHWORMS. A REVIEW

S. A. Ermolov

*Center for Forest Ecology and Productivity of the RAS,
Profsoyuznaya st. 84/32 bldg. 14, Moscow, 117997, Russia*

E-mail: ermserg96@gmail.com

Received 07 July 2021

Revised 01 December 2021

Accepted 07 December 2021

Earthworms are the most important component of natural communities, therefore they have attracted the attention of researchers from various fields of biology and agriculture. Studies of earthworms have not lost their relevance from the observations of ancient times to our time. The creation of an ecological classification of earthworms and its subsequent use is one of the most interesting questions. The purpose of this review is to consider various approaches to identifying ecological groups of earthworms (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) and their application in scientific research. The article presents the main variants of the Russian and world ecological classifications of earthworms. Particular attention is paid to scientific research with different approaches to the study of the ecological groups of earthworms.

Key words: *earthworms, living forms, ecological groups, soil ecology, classification*

Рецензенты: к. б. н. Голованова Е. В., к. б. н. Любечанский И. И.