ЭКОЛОГИЯ, 2023, № 4, с. 302–310

УДК 595.142.34:57.084.2:543.545.2

ВЛИЯНИЕ ИНВАЗИВНОГО ДОЖДЕВОГО ЧЕРВЯ *EISENIA NANA* (LUMBRICIDAE) НА СОДЕРЖАНИЕ ВОДОРАСТВОРИМЫХ ФОРМ КАТИОНОВ (NH_4^+, K^+, Na^+, Mg^{2+}, Ca^{2+}) В ПОЧВЕ

© 2023 г. К. А. Бабий[a, *], С. Ю. Князев[a], Д. В. Соломатин[a], Е. В. Голованова[a]

[a] *Омский государственный педагогический университет, Россия 644043 Омск, наб. Тухачевского, 14*

**e-mail: labinvert@omgpu.ru*

Поступила в редакцию 14.10.2022 г.
После доработки 21.02.2023 г.
Принята к публикации 05.03.2023 г.

С помощью полевого имитационного эксперимента в мезокосмах оценивали влияние почвенно-подстилочных дождевых червей – инвазивного *E. nana* и аборигенного *E. nordenskioldi* (в монопопуляциях и при совместном содержании) – на доступность катионов (NH_4^+, K^+, Na^+, Mg^{2+}, Ca^{2+}) в почве. Установлены достоверное влияние обоих видов на рост содержания ионов натрия в слое почвы 10–15 см относительно контроля без червей, различия между моновариантами *E. nana* и *E. nordenskioldi* по содержанию ионов магния и кальция в слое 0–5 см и значимое влияние взаимодействия видов на рост доступности аммония в слое 20–30 см.

Ключевые слова: дождевые черви, почвенные макроэлементы, инвазивные виды, полевые мезокосмы, Западная Сибирь

DOI: 10.31857/S0367059723040030, **EDN:** RQARAP

Дождевые черви являются экосистемными инженерами [1], регулирующими такие важнейшие процессы, как почвообразование, инфильтрация воды, эмиссия парниковых газов, продуктивность растений и круговорот питательных веществ [2] за счет переработки опада, биотурбации и выделения копролитной массы. Распространение экзотических видов дождевых червей на новых территориях способно изменить физические, геохимические и биологические свойства почв [3–5].

Одним из последствий внедрения экзотических червей является изменение доступности и распределения макроэлементов в почве [6]. Эти процессы зарегистрированы в лиственных лесах северо-востока США, где инвазии европейских люмбрицид *Lumbricus rubellus* Hoffmeister, 1843 и *L. terrestris* L., 1758 способствовали повышению доступности макроэлементов – кальция, магния и калия в верхних слоях почвы [7], а инвазии мегасколецид *Amynthas tokioensis* (Beddard, 1892) и *A. agrestis* (Goto & Hatai, 1899) – доступности Ca, Mg, K, P [6]. В полевом эксперименте вид *Metaphire* (*Amynthas*) *hilgendorfi* (Michaelsen, 1892) увеличивал содержание минерального азота в почве, причем сильнее, чем *L. rubellus* [9]. Напротив, экзотический *Pontoscolex corethrurus* (Müller, 1857) в Колумбии [10] уменьшал доступность кальция и магния по сравнению с почвами, где обитали аборигенные виды дождевых червей.

Совместное обитание аборигенных и экзотических видов может привести к изменениям их влияния на доступность биогенов, как было отмечено в работе [11] на примере содержания азота и углерода, а также изменить пространственную доступность элементов из-за изменения вертикальной локализации видов [12] и, следовательно, интенсивность их воздействия на слой почвы, в котором они обитали [13].

На территории юга Западной Сибири, уже заселенной европейскими видами-вселенцами *Aporrectodea caliginosa* (Savigny, 1826) и *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826) [14, 15], также обнаружен новый экзотический вид *Eisenia nana* Perel, 1985, который пришел с Рудного Алтая (Восточный Казахстан) [16]. Аборигенным видом для территории Западной Сибири является *Eisenia nordenskioldi nordenskioldi* (Eisen, 1879). Как и *E. nana*, он относится к почвенно-подстилочным видам люмбрицид. Оба вида встречаются в слое почвы 0–20 см и являются возможными конкурентами за пространство и ресурсы [16]. Используемая в эксперименте нашей работы *Eisenia n. nordenskioldi* относится к шестой генетической линии [17].

Нами ранее был проведен лабораторный эксперимент, в результате которого установлено, что

Таблица 1. Гидрометеорологические данные (в числителе – температура воздуха, °С, в знаменателе – сумма выпавших осадков, мм) за вегетационные периоды 2000–2019 гг. (на основе данных ресурса ВНИИГМИ-МЦД [22])

Годы	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
2019	12.2/38.0	15.5/85.0	20.5/29.0	17.9/41.0	10.8/48.0	5.9/23.0
2000–2018:						
средняя	12.7/35.8	18.4/58.4	19.0/66.8	17.0/56.5	11.1/24.6	3.2/37.6
минимальная	7.7/5.0	15.8/13.0	16.4/8.0	14.8/14.0	8.5/4.0	–1.1/13.0
максимальная	17/106.0	21.4/136.0	22.8/162.0	19.2/144.0	13.4/63.0	6.0/87.0

E. nana изменяет доступность аммония и калия по сравнению с контрольными почвами [18], а также его воздействие отличалось от воздействия нативного *E. n. nordenskioldi*. Для лучшего понимания процессов изменения доступности макроэлементов с учетом совместного обитания видов мы заложили серию полевых экспериментов, которые наиболее приближены к естественным условиям [19] и дают возможность экстраполировать полученные результаты на условия природных экосистем [20].

Цель настоящей работы – сравнительная оценка влияния экзотического *E. nana* и аборигенного *E. nordenskioldi* – в монопопуляциях и при их совместном обитании – на изменение доступности водорастворимых форм катионов NH_4^+, K^+, Na^+, Mg^{2+}, Ca^{2+} в почве, выполненная в полевом эксперименте методом почвенных мезокосмов.

Как наиболее вероятные проверяли следующие гипотезы: 1) инвазивный вид *E. nana* будет изменять доступность катионов в почве по сравнению с контролем (без червей); 2) доступность катионов в почве под влиянием нативного *E. nordenskioldi* и экзотического *E. nana* будет различаться; 3) взаимодействие видов окажет иное влияние на состав катионов в почве, чем отдельные виды в моновариантах; 4) активность дождевых червей окажет влияние на перераспределение катионов между слоями почвы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве площадки для проведения исследования использовали территорию полевого стационара Омского государственного педагогического университета (г. Омск). Тип почвы – лугово-черноземные (Calcic CHERNOZEMS по WRB, 2006 [21]). На площадке доминировал *A. caliginosa* (25–113 особей/м^2), встречался *L. rubellus* (1–5 особей/м^2). В почве сопредельного лесного участка обитали *D. octaedra*, *A. caliginosa* и 6-я генетическая линия *E. nordenskioldi*. В данном типе почвы *E. nana* и 6-я генетическая линия *E. nordenskioldi* встречаются преимущественно в экотонах – на границе леса и луга с большим количеством опада широколиственных пород деревьев.

Эксперимент длился 92 дня – с 10 июля по 10 октября 2019 г. (в вегетационный период) и имел блочный рандомизированный дизайн с пятью повторностями. Климатические условия в период проведения эксперимента были типичными по сравнению со среднемноголетней нормой (табл. 1). Немного отличались средние количества осадков по месяцам, что нивелировалось искусственным поддержанием оптимального уровня влажности почв в мезокосмах. В качестве вариантов эксперимента использовали монокультуры двух видов дождевых червей, двухвидовые ассоциации (совместное обитание обоих видов), а также контроль (без червей). Всего было 20 мезокосмов.

Сбор дождевых червей проводился на территории Омской области на двух участках: инвазивный почвенно-подстилочный *E. nana* был отобран в окрестностях с. Чернолучье (55°16′ с.ш., 73°01′ в.д.), а нативный почвенно-подстилочный *E. nordenskioldi* в г. Омске на территории Парка культуры и отдыха им. 30-летия Победы (54°57′ с.ш., 73°21′ в.д.). В каждом варианте эксперимента, кроме контроля, было заложено по 12 половозрелых особей в монокультурах и по 6 особей каждого вида в двухвидовых ассоциациях.

Мезокосмы представляли собой трубы из ПВХ длиной 0.5 м и диаметром 0.25 м, дно которых было запечатано мельничным газом. Каждый мезокосм наполняли заранее просеянной почвой (размер ячейки 4 мм) с сохранением естественного профиля почвы на площадке исследования. Просеивание необходимо для удаления макрофауны. Подстилку закладывали из сухих листьев *Populus tremula* (L., 1753), массой 12.0 ± 0.1 г на каждый мезокосм. После установки в почву верх трубы также был запечатан мельничным газом. Для исключения перехода дождевых червей в диапаузу производился полив объемом 450 мл дистиллированной воды каждого мезокосма раз в неделю при условии, что средняя влажность почвы была ниже 40% на глубине слоя 15 см.

После экспозиции мезокосмы были извлечены из грунта и разобраны с отбором почвенных проб послойно. Шаг отбора проб составлял 5 см до глубины 20 и 10 см – до оставшихся 50 см. Для анализа использовали верхние 30 см почвы, так как эта глубина является основным жизненным

Таблица 2. Двухфакторный тест ANOVA для оценки влияния вида люмбрицид и слоя почвы на изменение состава почвенных катионов

Фактор	df	NH_4^+	K^+	Na^+	Mg^{2+}	Ca^{2+}
Вид	3	2.01	1.5	3.97*	1.29	1.72
Слой	4	4.48**	12.6***	49.0***	94.2***	100.8***
Вид + слой	12	3.01**	0.593	1.49	1.79	1.91*

Примечание. Уровень значимости результатов исследований: * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.001$.

Таблица 3. Однофакторный тест ANOVA для оценки влияния фактора "вид" на изменение состава катионов в отдельных слоях почвы

Слой, см	df	NH_4^+	K^+	Na^+	Mg^{2+}	Ca^{2+}
0–5	3	0.87	0.49	0.23	6.89**	9.74***
5–10	3	1.98	0.21	1.14	0.76	0.73
10–15	3	0.87	2.12	4.75*	0.69	0.99
15–20	3	4.02*	1.39	0.63	1.43	1.87
20–30	3	5.00*	0.72	3.58*	1.82	1.01

Примечание. Уровень значимости результатов исследований: * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.001$.

пространством для видов, питающихся остатками неразложившейся растительности на поверхности почвы [23].

Общая численность половозрелых особей обоих видов в мезокосмах значимо снизилась ($p = 0.05$), а выживаемость половозрелых составила для *E. nana* 74 ± 18%, а для *E. n. nordenskioldi* – 83 ± 9%. Биомассы обоих видов также значимо уменьшились ($p = 0.05$): *E. nana* потеряла 24 ± 23%, а *E. n. nordenskioldi* – 60 ± 6%. При этом значимых различий по выживаемости и изменению биомассы между видами не обнаружено.

Содержание водорастворимых форм катионов аммония, калия, натрия, магния и кальция в высушенных пробах почв определяли в соответствии с методикой ПНД Ф 16.1:2:2.2:2.3.74-2012 с помощью системы капиллярного электрофореза "Капель-104Т" (Люмэкс, Россия).

Нормальность данных оценивали с помощью теста Шапиро-Уилка в программном пакете Statistica 13.0. Анализ методом главных компонент (PCA) был выполнен в программном пакете R (package "FactoMinerR") [24]. Оценку влияния дождевых червей на состав катионов провели с помощью двух- и однофакторного ANOVA, а также попарного критерия Тьюки (Tukey HSD test) в программном пакете Statistica 13.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Согласно двухфакторному ANOVA (табл. 2), фактор "слой почвы" повлиял на содержание всех измеренных катионов ($p < 0.05$), а фактор "вид" дождевых червей только на содержание ионов натрия ($p < 0.05$). Взаимодействие факторов оказывало влияние на содержание ионов аммония и кальция.

На факторных плоскостях PCA наблюдаются тенденции к разделению инвазивного и нативного видов в верхних трех слоях почвы (рис. 1) по содержанию ионов кальция и магния, а также ионов калия в слое 5–10 см. В более глубоких слоях данные тенденции выражены меньше (рис. 2).

Обнаружены четкие тренды увеличения доступности Ca^{2+} и Mg^{2+} и снижения доступности Na^+ с глубиной почвы в большинстве вариантов эксперимента (рис. 3а, б и 4б): *E. nordenskioldi* в слое 0–5 см приближает степень доступности Ca^{2+} и Mg^{2+} к уровню, наблюдаемому в более глубоких слоях; напротив, доступность Na^+ в слоях 10–15 и 20–30 см под влиянием червей приближается к уровню, наблюдаемому в слое 0–5 см.

Согласно ANOVA, в верхних 5 см почвы выражены значимые различия между вариантами по содержанию магния и кальция (табл. 3). Доступность этих катионов увеличилась в вариантах, где обитал один вид *E. nordenskioldi*, по сравнению с контролем и вариантами с инвазивным *E. nana* (рис. 3). При совместном обитании такой эффект не наблюдался. В слое 5–10 см значимых различий по доступности катионов не обнаружено (см. табл. 3). В слое 10–15 см и нативный, и экзотический виды значимо увеличили содержание доступного натрия относительно контрольной почвы (см. табл. 3, рис. 4).

Значимых отличий от контроля по содержанию катионов в слое 15–20 см не отмечено, тем не

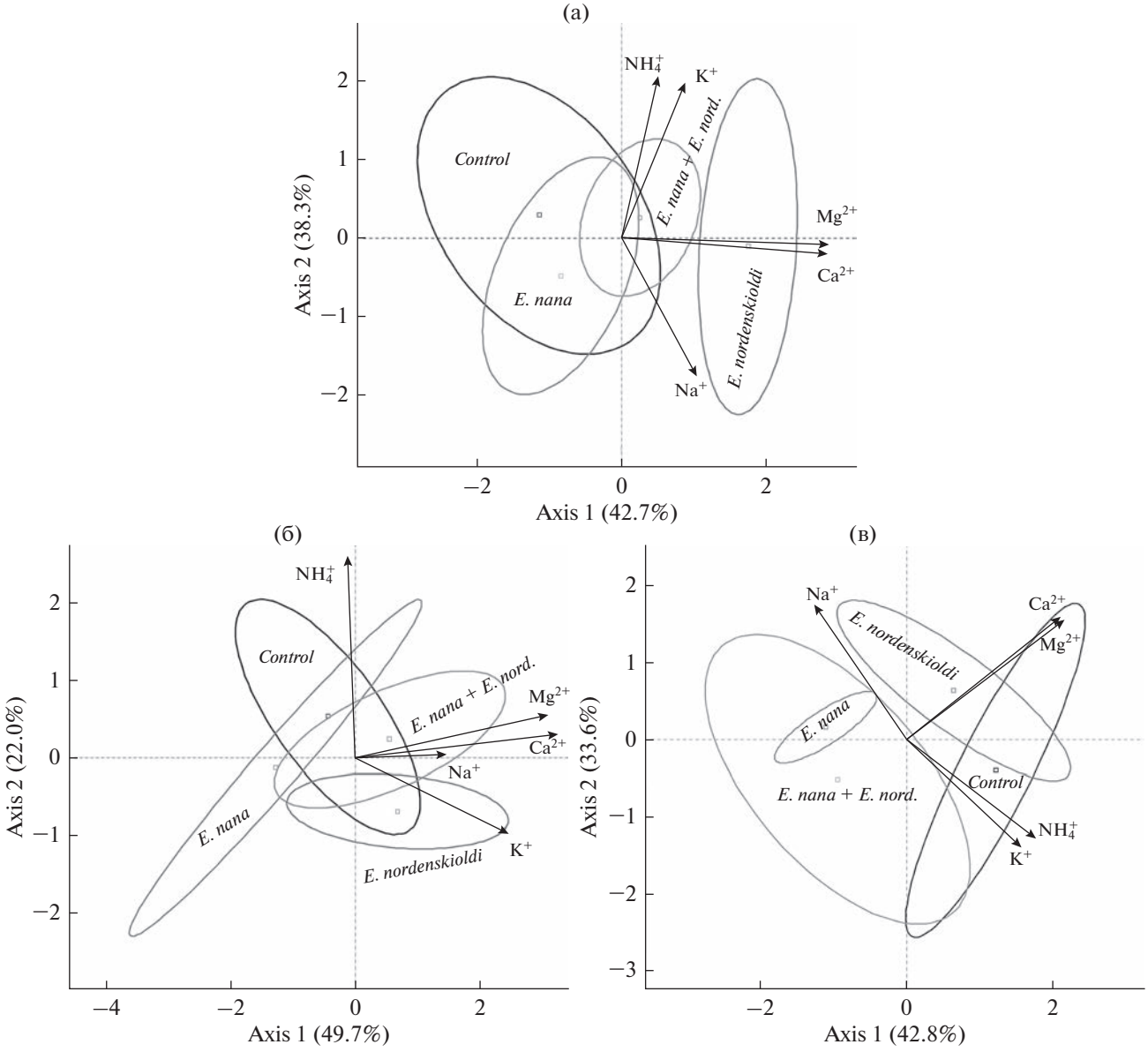

Рис. 1. Факторные плоскости и соответствующие корреляционные векторы оценки методом PCA влияния нативного и инвазивного видов дождевых червей на изменение состава почвенных катионов методом PCA в слоях 0–5 (а), 5–10 (б) и 10–15 (в) см.

менее в вариантах с экзотическим *E. nana* (и моновариантны, и при совместном обитании с *E. nordenskioldi*) содержание аммония было значимо меньше, чем в вариантах, где обитал один нативный вид (рис. 4). В слое 20–30 см наблюдалось значимое увеличение доступного аммония в вариантах, где обитали оба вида, относительно моновариантов. В этом же слое в вариантах, где присутствовал нативный вид *E. nordenskioldi*, отмечалось увеличение доступности натрия относительно контрольных мезокосмов, а в варианте, где обитал только экзотический *E. nana*, различий с контролем не обнаружено.

ОБСУЖДЕНИЕ

Учитывая слабую изученность экологии вида *E. nordenskioldi* и практически отсутствие информации об экологии *E. nana,* за исключением наших исследований в лабораторных условиях [18, 25], ответы на поставленные гипотезы в данной статье предоставляют первые данные о влиянии указанных видов на доступность макроэлементов почвы в полевых условиях.

Первая гипотеза подтвердилась частично в отношении ионов натрия, содержание которых в присутствии *E. nana* увеличилось в слое 10–15 см (см. рис. 4). В лабораторных экспериментах, про-

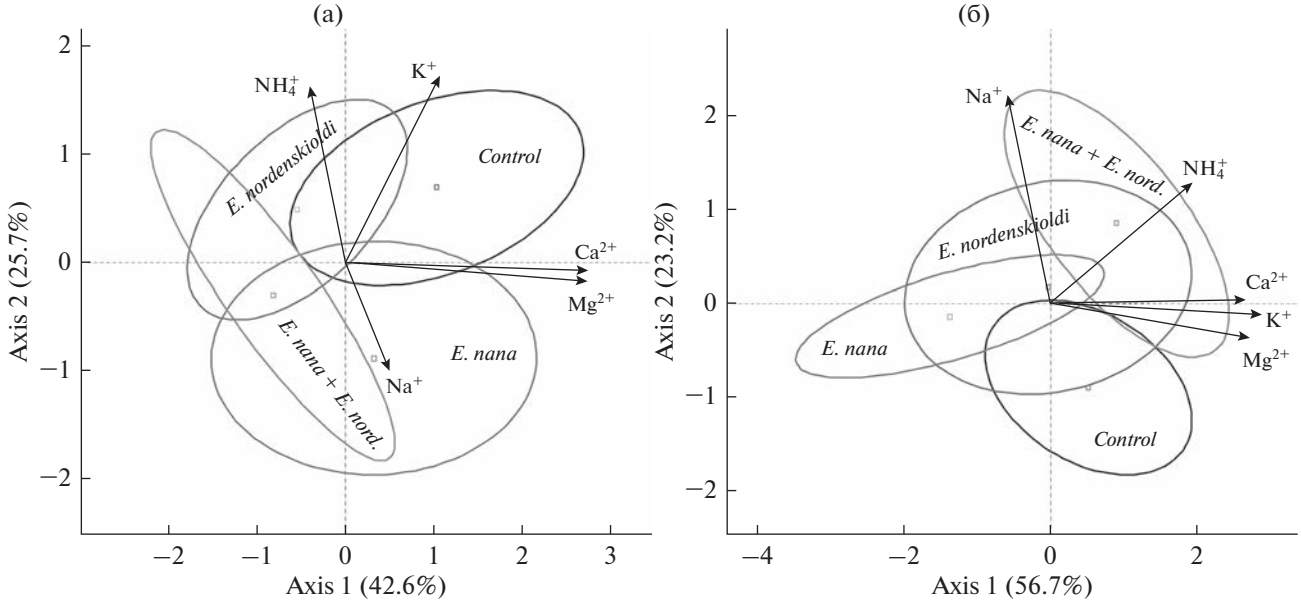

Рис. 2. Факторные плоскости и соответствующие корреляционные векторы оценки методом PCA влияния нативного и инвазивного видов дождевых червей на изменение состава почвенных катионов в слоях 15–20 (а) и 20–30 (б) см.

веденных в небольших микрокосмах с той же почвой и подстилкой, присутствие *E. nana* сильнее влияло на состав катионов: в почве увеличилась доступность NH_4^+ и K^+ [18], в копролитах увеличилась доступность NH_4^+, K^+, Mg^{2+}, а Na^+ уменьшилась [25].

Вторая гипотеза, т.е. различия в доступности катионов (Ca^{2+}, Mg^{2+} и NH_4^+) между моновариантами *E. nana* и *E. nordenskioldi* (см. рис. 3, 4), подтвердилась. Возможным объяснением этого результата могли быть различия в модификации *E. nana* и *E. nordenskioldi* микробного сообщества почвы, влияющего на доступность катионов. Видоспецифичность микробиома [27] и трансформации структуры почвы [26] выявлены для разных видов дождевых червей [27], хотя еще не изучены для *E. nana* и *E. nordenskioldi.* Например, показано, что состав бактериальных сообществ кишечника у родственных видов *Aporrectodea caliginosa* – *A. tuberculata* (Eisen, 1874) [28] и *Amynthas tokioensis* – *A. agrestis* различается [29]. При этом известно, что виды во второй паре по-разному влияли на доступность обменных макроэлементов Ca^{2+} и Mg^{2+} в почве [6].

Другой причиной различий в доступности Ca^{2+} в верхнем слое почвы между потребителями подстилки *E. nordenskioldi* и *E. nana* могла стать разная интенсивность продукции карбоната кальция их известковыми железами, которая также видоспецифична [30]. Магний является сопутствующим кальцию элементом в почвенных процессах [31], что выражается в сходных тенденциях по изменению доступности их ионов в почве. В нашем лабораторном эксперименте копролиты *E. nana* и *E. nordenskioldi* также различались по доступности Ca^{2+} и Mg^{2+} [25].

Третья гипотеза частично подтвердилась (только в отношении ионов аммония в глубоких горизонтах почвенного профиля) и нуждается в дальнейшей верификации. В монокультуре в слое 15–20 см *E. nordenskioldi* способствовал увеличению доступности NH_4^+, что, видимо, связано с более глубокими вертикальными миграциями вида по сравнению с *E. nana* [16]. В двухвидовом варианте взаимодействие с *E. nana*, видимо, вынудило *E. nordenskioldi* уходить глубже, что привело к повышению доступности NH_4^+ в слое 20–30 см по сравнению с моновариантами обоих видов (см. рис. 4а). Известно, что при совместном обитании по сравнению с монопопуляциями возникает конкуренция за жизненное пространство, изменяются локализация видов дождевых червей в почвенном слое [32] и соответственно интенсивность их влияния на характеристики почвы [12].

Наличие коконов и ювенильных особей в нижних слоях в вариантах с *E. nordenskioldi,* наравне с описанным выше влиянием половозрелых особей, могло также стать возможной причиной повышения доступности NH_4^+ за счет создания дополнительных горячих точек микробной активности [33] и непосредственно за счет смертности молодых особей, когда разложение коконов и тканей тел дождевых червей могло также служить источником NH_4^+ [34]. По нашим дан-

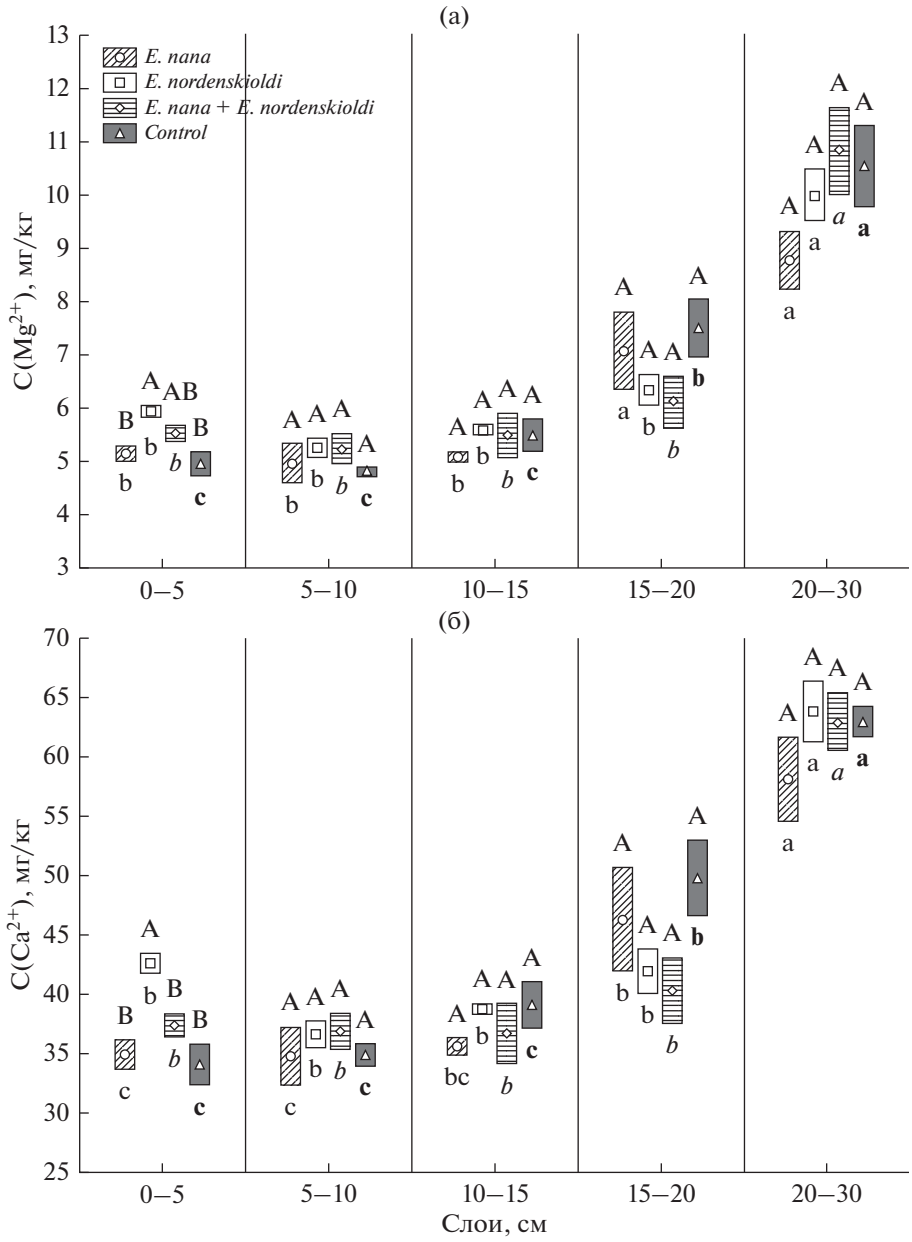

Рис. 3. Содержание катионов магния (а) и кальция (б) в разных слоях почвы в мезокосмах с монокультурами *E. nana* и *E. nordenskioldi* и при их совместном содержании. Здесь и на рис. 4 варианты с разными буквами значимо различаются ($p < 0.05$); заглавные буквы показывают сравнение между видами в каждом слое, строчные – сравнение между слоями для каждого вида; вертикальные столбцы обозначают +/– стандартную ошибку.

ным, в большинстве исследуемых коконов *E. nordenskioldi* ($n = 27$) обнаруживалось по одной особи дождевых червей (67%), но встречались единичные коконы с двумя особями (7%), а количество обнаруженных ювенильных особей было меньше количества пустых вскрытых коконов, т.е. смертность ювенильных особей могла быть значительной.

Следует отметить, что в моноварианте с *E. nana* ювенильные особи и коконы отсутствовали и не могли вносить свой вклад в изменение доступности NH_4^+, а выживаемость и потеря массы у половозрелых *E. nordenskioldi* и *E. nana* в моно- и дикультуре значимо не различались.

Четвертая гипотеза подтвердилась: содержание NH_4^+, Na^+, Mg^{2+}, Ca^{2+} значимо различалось между слоями (см. табл. 2, 3 и рис. 3, 4). Изучаемые нами почвенно-подстилочные виды изменили доступность больше в верхних слоях почвы (см. рис. 1), где *E. nana* [16] и *E. nordenskioldi* [35] в основном и обитают.

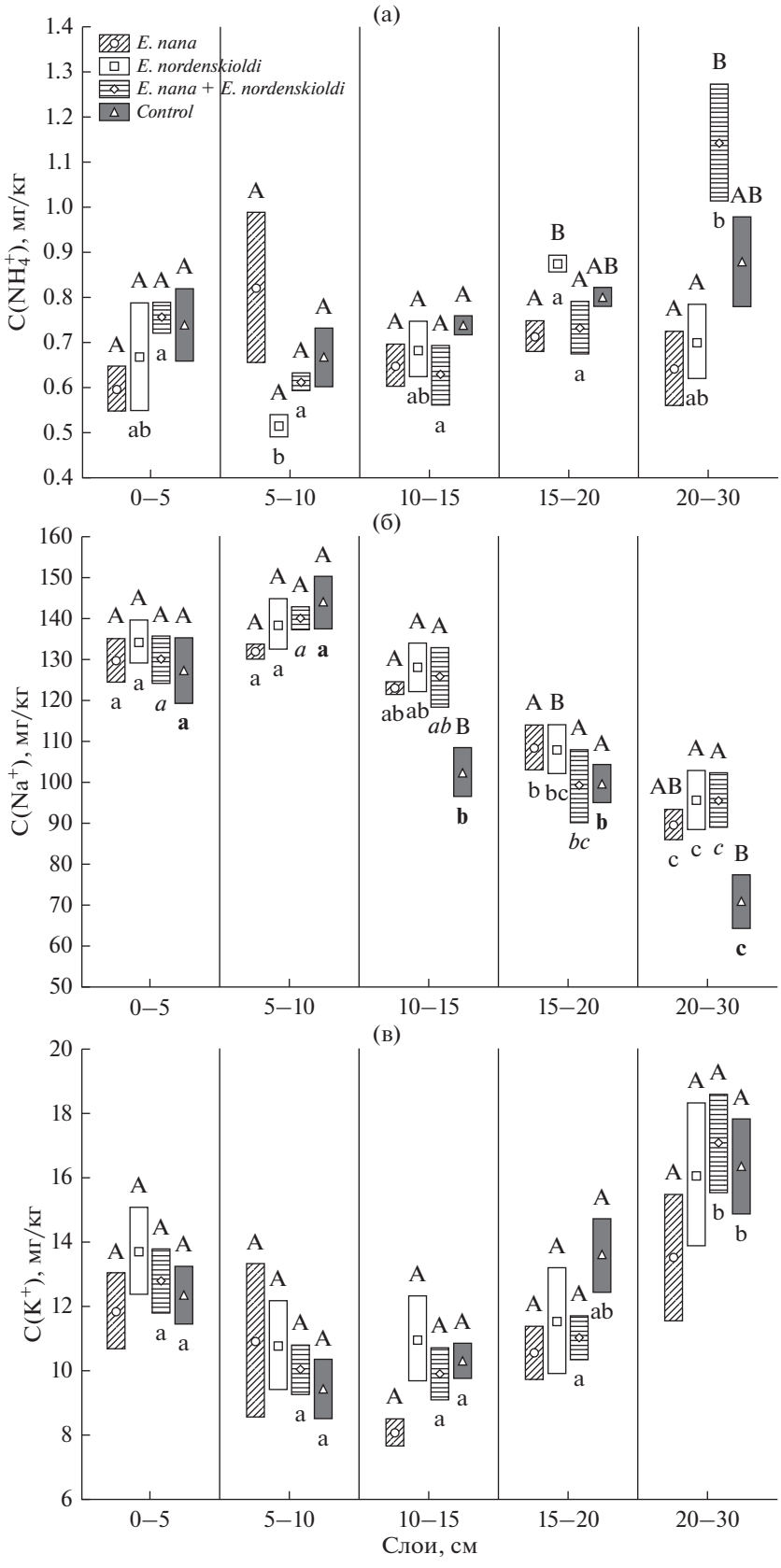

Рис. 4. Содержание катионов аммония (а), натрия (б) и калия (в) в разных слоях почвы в мезокосмах с монокультурами *E. nana* и *E. nordenskioldi* и при их совместном содержании. Варианты с разными буквами значимо различаются ($p < 0.05$).

Приближение в моновариантах *E. nordenskioldi* уровня доступности Ca^{2+} и Mg^{2+} в слое 0–5 см к показателям нижних слоев почвы в отличие от моновариантов с *E. nana* (см. рис. 3а, б) может быть обусловлено концентрацией копролитов *E. nordenskioldi* в верхнем слое. По нашим данным [25] известно, что копролиты *E. nordenskioldi* в той же почве и подстилке, что использовались в настоящем эксперименте, более обогащены Ca^{2+} и Mg^{2+}, чем копролиты *E. nana*.

Причиной отсутствия влияния *E. nana* на доступность катионов калия, магния, кальция по сравнению с контролем может быть небольшая продолжительность вегетационного периода [36], в течение которого дождевые черви не успели трансформировать почву, поэтому дизайн нашего эксперимента предполагает еще две серии длительностью в 1 и 4 года для изучения динамики процесса изменения доступности макроэлементов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В нашем эксперименте *E. nana* не повлиял на доступность в почве большинства почвенных катионов, кроме натрия в слое 10–15 см, по сравнению с контролем. Моновариант с *E. nana* и *E. nordenskioldi* различались по доступности Ca^{2+}, Mg^{2+} в слое 0–5 см и NH_4^+ – в слое 15–20 см. Взаимодействие *E. nana* и *E. nordenskioldi* не повлияло на доступность K^+, Na^+, Mg^{2+}, Ca^{2+}, но способствовало увеличению содержания аммония в слое 20–30 см по сравнению с моновариантами *E. nana* и *E. nordenskioldi*.

Таким образом, инвазивный вид *E. nana* в полевом эксперименте оказал ограниченное влияние на доступность почвенных катионов за вегетационный период, что не исключает вероятности значимых изменений за более длительное время.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 22-14-20034) и Минпрома Омской области (грант № 32-С от 22.06.2022).

В ходе проведения исследования соблюдались все применимые этические нормы обращения с животными.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Lavelle P., Decaens T., Aubert M.* et al. Soil invertebrates and ecosystem services // European J. of Soil Biology. 2006. V. 42. P. 3–15. https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2006.10.002
2. *Blouin M., Hodson M.E., Delgado E.A.* et al. A review of earthworm impact on soil function and ecosystem services // European J. of Soil Science. 2013. V. 64. P. 161–182. https://doi.org/10.1111/ejss.12025
3. *Bohlen P.J., Scheu S., Hale C.M.* et al. Non-native invasive earthworms as agents of change in northern temperate forests // Frontiers in Ecology and the Environment. 2004. V. 2. P. 427–435. https://doi.org/10.2307/3868431
4. *Eisenhauer N.* The action of an animal ecosystem engineer: identification of the main mechanisms of earthworm impacts on soil microarthropods // Pedobiologia. 2010. V. 53. P. 343–352. https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2010.04.003
5. *Ferlian O., Eisenhauer N., Aguirrebengoa M.* et al. Invasive earthworms erode soil biodiversity: a meta-analysis // Journal of Animal Ecology. 2018. V. 87. P. 162–172. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12746
6. *Richardson J.B., Johnston M.R., Herrick B.M.* Invasive earthworms *Amynthas tokioensis* and *Amynthas agrestis* alter macronutrients (Ca, Mg, K, P) in field and laboratory forest soils // Pedobiologia. 2022. V. 91–92. 150804. https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2022.150804
7. *Resner K., Yoo K., Sebestyen S.D.* et al. Invasive earthworms deplete key soil inorganic nutrients (Ca, Mg, K, and P) in a northern hardwood forest // Ecosystems. 2015. V. 18. № 1. P. 89–102. https://doi.org/10.1007/s10021-014-9814-0
8. *Chang C.-H., Marie Bartz L.C., Brown G.* et al. The second wave of earthworm invasions in North America: biology, environmental impacts, management and control of invasive jumping worms // Biological Invasions. 2021. V. 23. P. 3291–3322. https://doi.org/10.1007/s10530-021-02598-1
9. *Greiner H.G., Kashian D.R., Tiegs S.D.* Impacts of invasive Asian (*Amynthas hilgendorfi*) and European (*Lumbricus rubellus*) earthworms in a North American temperate deciduous forest // Biological Invasions. 2012. V. 14. № 10. P. 2017–2027. https://doi.org/10.1007/s10530-012-0208-y
10. *Marichal R., Martinez A.F., Praxedes C.* et al. Invasion of *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta) in landscapes of the Amazonian deforestation arc // Applied Soil Ecology. 2010. V. 46. P. 443–449. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2010.09.001
11. *Huang C.Y., González G., Hendrix P.* Resource utilization by native and invasive earthworms and their effects on soil carbon and nitrogen dynamics in Puerto Rican soils // Forests. 2016. V. 7. 277. https://doi.org/10.3390/f7110277
12. *Felten D., Emmerling C.* Earthworm burrowing behaviour in 2D terraria with single- and multi-species assemblages // Biology and Fertility of Soils. 2009. V. 45. P. 789–797. https://doi.org/10.1007/s00374-009-0393-8
13. *Ferlian O., Thakur M.P., Gonzalez A.* et al. Soil chemistry turned upside down: A meta-analysis of invasive earthworm effects on soil chemical properties // Ecology. 2020.V. 101. № 3. e02936. https://doi.org/10.1002/ecy.2936
14. *Голованова Е.В.* Дождевые черви Омской области // Труды Томского гос. ун-та. Сер. биол. 2010. Т. 275. С. 111–113.
15. *Голованова Е.В., Князев С.Ю., Бабий К.А., Цвирко Е.И.* Распространение чужеродного вида дождевых чер-

вей *Aporrectodea caliginosa* в естественных местообитаниях Омской области // Познание и деятельность: от прошлого к настоящему: Сб. науч. тр. конф. Омск: Изд-во Омск. гос. пед. ун-та, 2020. С. 299–302.

16. *Golovanova E.V., Kniazev S.Y., Babiy K.A.* et al. Dispersal of earthworms from the Rudny Altai (Kazakhstan) into Western Siberia // Ecologica Montenegrina. 2021. V. 45. P. 48–61. https://doi.org/10.37828/em.2021.45.9

17. *Shekhovtsov S.V., Shipova A.A., Poluboyarova T.V.* et al. Delimitation of the *Eisenia nordenskioldi* complex (Oligochaeta, Lumbricidae) using transcriptomic data // Frontiers in Genetics. 2020. V. 11. e01508. https://doi.org/10.3389/fgene.2020.598196

18. *Бабий К.А., Князев С.Ю., Голованова Е.В., Абраменко А.С.* Влияние экзотического *Eisenia nana* (Opisthopora, Lumbricidae) на катионный состав трех типов почв юга Западной Сибири (эксперимент в микрокосмах) // Russ. J. of Ecosystem Ecology. 2021. V. 6. № 3. https://doi.org/10.21685/2500-0578-2021-3-4

19. *Kampichler C., Bruckner A., Kandeler E.* Use of enclosed model ecosystems in soil ecology: a bias towards laboratory research // Soil Biology and Biochemistry. 2001. V. 33. № 3. P. 269–275. https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00140-1

20. *Ros M.B.H., Hiemstra T., van Groenigen J.W.* et al. Exploring the pathways of earthworm-induced phosphorus availability // Geoderma. 2017. V. 303. P. 99–109. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.05.012

21. IUSS Working Group WRB. World reference base for soil resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Reports. Rome: FAO, 2006. 145 p.

22. *Булыгина О.Н., Разуваев В.Н., Александрова Т.М.* Описание массива данных суточной температуры воздуха и количества осадков на метеорологических станциях России и бывшего СССР (tttr). Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2014620942. URL: http://meteo.ru/data/162-temperature-precipitation#описание-массива-данных (Дата обращения 16.12.2022).

23. *Перель Т.С.* Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. М.: Наука, 1979. 272 с.

24. *Lê S., Josse J., Husson F.* FactoMineR: An R package for multivariate analysis // J. of Statistical Software. 2008. V. 25. № 1. P. 1–18. https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01

25. *Babiy K.A., Kniazev S.Yu., Golovanova E.V.* et al. What determines ion content of Lumbricid casts: soil type, species, or ecological group? // Polish J. of Ecology. 2021. V. 69. № 2. P. 96–110. https://doi.org/10.3161/15052249PJE2021.69.2.003

26. *Frazao J., de Goede R.G.M., Capowiez Y., Pulleman M.M.* Soil structure formation and organic matter distribution as affected by earthworm species interaction and crop residues placement // Geoderma. 2019. V. 338. P. 453–463. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.07.033

27. *Aira M., Pérez-Losada M., Crandall K. A., Domínguez J.* Host taxonomy determines the composition, structure, and diversity of the earthworm cast microbiome under homogenous feeding conditions // FEMS Microbiology Ecology. 2022. V. 98. № 9. fiac093. https://doi.org/10.1093/femsec/fiac093

28. *Sapkota R., Santos S., Farias P.* et al. Insights into the earthworm gut mult-kingdom microbial communities // Science of the Total Environment. 2020. V. 727. e138301. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.138301

29. *Price-Christenson G.J., Johnston M.R., Herrick B.M., Yannarell A.C.* Influence of invasive earthworms (*Amynthas* spp.) on Wisconsin forest soil microbial communities and soil chemistry // Soil Biology and Biochemistry. 2020. V. 149. 107955. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107955

30. *Canti M.G., Piearce T.G.* Morphology and dynamics of calcium carbonate granules produced by different earthworm species // Pedobiologia. 2003. V. 47. P. 511–521. https://doi.org/10.1078/0031-4056-00221

31. *Wu J., Zhang C., Xiao L.* et al. Impacts of earthworm species on soil acidification, Al fractions, and base cation release in a subtropical soil from China // Environmental Science and Pollution Research. 2020. V. 27. № 27. P. 33446–33457. https://doi.org/10.1007/s11356-019-05055-8

32. *Uvarov A.V.* Inter- and intraspecific interactions in lumbricid earthworms: Their role for earthworm performance and ecosystem functioning // Pedobiologia. 2009. V. 53. № 1. P. 1–27. https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2009.05.001

33. *Kuzyakov Y., Blagodatskaya E.* Microbial hotspots and hot moments in soil: Concept & review // Soil Biology Biochemistry. 2015. V. 83. P. 184–199. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.01.025

34. *Ahmed N., Al-Mutairi K.A.* Earthworms effect on microbial population and soil fertility as well as their interaction with agriculture practices // Sustainability. 2022. V. 14. № 13. 7803. https://doi.org/10.3390/su14137803

35. *Kniazev S.Y., Kislyi A.A., Bogomolova I.N.* et al. Territorial heterogeneity of the earthworm population (Opisthopora, Lumbricidae) of Omsk oblast and environmental factors: A quantitative assessment of the relationship // Contemporary Problems of Ecology. 2022. V. 15. P. 484–493. https://doi.org/10.1134/S1995425522050079

36. *Nguyen Tu T., Vidal A., Quénéa K.* et al. Influence of earthworms on apolar lipid features in soils after 1 year of incubation // Biogeochemistry. 2020. V. 147. P. 243–258. https://doi.org/10.1007/s10533-020-00639-w