

## Холодоустойчивость и ареал дождевого червя *Eisenia sibirica* (Oligochaeta, Lumbricidae)

Д. И. БЕРМАН<sup>1</sup>, Н. А. БУЛАХОВА<sup>1,2</sup>, Е. Н. МЕЩЕРЯКОВА<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт биологических проблем Севера ДВО РАН  
685000, Магадан, ул. Портовая, 18  
E-mail: aborigen@ibpn.ru

<sup>2</sup> Научно-исследовательский институт биологии и биофизики  
Томского государственного университета  
634050, Томск, ул. Ленина, 36

Статья поступила 20.04.2015

Принята к печати 22.06.2015

### АННОТАЦИЯ

Предложена гипотеза формирования ареала дождевого червя *Eisenia sibirica* Perel et Graphodatsky, 1984, эндемика Алтае-Саянской горной системы, проникающего к северу на прилегающие территории по долинам рек. Его ограниченное распространение может быть связано с недостаточной холодоустойчивостью стадии червя (–10...–12 °С). Равнины Западной Сибири лежат в области изотерм минимальных температур почвы на глубине 3 см –12...–14 °С, т. е. в среднем на 2–4 °С ниже переносимых данным видом. Почвы в горах и предгорьях теплее, так как получают много больше твердых осадков. Низкие почвенные температуры равнин, по-видимому, “запирают” этот вид в пределах Алтае-Саянской системы. В то же время есть основания рассматривать самые северные местонахождения *E. sibirica* как реликтовые.

**Ключевые слова:** дождевые черви, Lumbricidae, *Eisenia sibirica*, холодоустойчивость, ареал, эндемизм, Алтае-Саянская горная система.

Проблема естественного поддержания границ ареалов узко распространенных видов исследована недостаточно, лимитирующие факторы в большинстве случаев остаются неизвестными. Между тем ее разработка крайне важна во многих отношениях, прежде всего, в фауногенетическом и природоохранном.

Основные очаги эндемизма дождевых червей связаны с горными районами, и один из них находится в Алтае-Саянской горной системе [Светлов, 1936; Поп, 1948; Перель, 1979].

Отсюда известен ряд их видов с ареалами разного размера: от *Eisenia salairica* Perel, 1968, найденного пока только в Салаирском кряже, до более широко распространенного *Eisenia sibirica*, по долинам рек неглубоко проникающего за пределы горной страны на прилегающие равнины (рис. 1).

*E. sibirica* в Западной Сибири не был известен западнее отрогов Салаира (окрестности Новосибирска, около 83° в. д.) и севернее северо-западной оконечности Кузнецко-

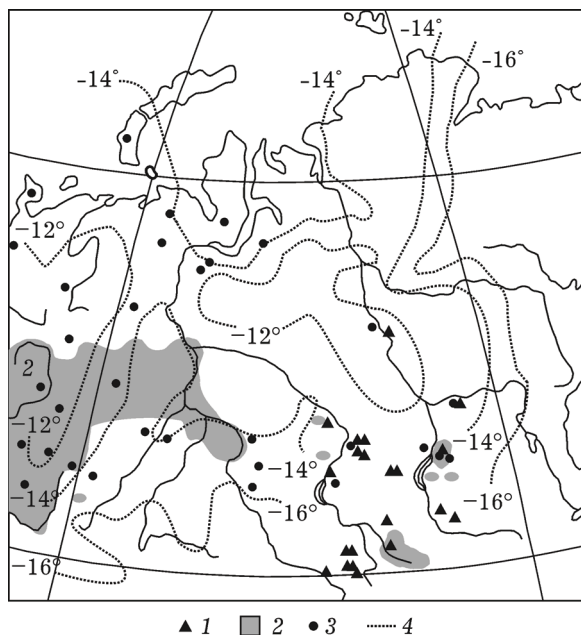


Рис. 1. Распространение *Eisenia sibirica* (1), лип в Сибири (2), восточная часть ареала *Dendrobaena octaedra* (3) и изотермы минимальных температур (°C) почвы на глубине 3 см (4).

Точки находок *E. sibirica* и *D. octaedra* приведены по литературным источникам [Перель, Графодатский, 1984; Всеволодова-Перель, 1988, 1997; Перель, 1994; Рыбалов, Воробьева, 2002; Стриганова, Порядина, 2005; Голованова, 2010; Голованова, Ершова, 2010; Бессолицына, 2013; Shekhovtsov et al., 2013], сообщениям С. В. Шеховцова и авторским материалам. Распространение лип показано по П. Л. Горчаковскому [1968], И. Ю. Коропачинскому и Т. Н. Встовской [2002], Красной книге [2013]. Почвенные изотермы приведены по А. В. Алфимову [2005]

го Алатау (окрестности Томска, около 56° с. ш.) [Перель, Графодатский, 1984; Всеволодова-Перель, 1988; Shekhovtsov et al., 2013]. Заметим, что в указанной работе С. В. Шеховцова этот вид обозначен как генетическая “линия 2” *Eisenia nordenskioldi* (Eisen, 1879). В Восточной Сибири *E. sibirica* встречен много севернее (около 62° с. ш.), но только в долине Енисея на правом берегу в окрестностях пос. Мирное [Рыбалов, Воробьева, 2002]. Наиболее восточная точка обнаружения – Нижнее Приангарье (около 97° в. д.) [Всеволодова-Перель, 1997; Бессолицына, 2013].

Судя по диапазону местообитаний [Перель, 1994; Всеволодова-Перель, 1997; Рыбалов, Воробьева, 2002; Бессолицына, 2013], *E. sibirica* не олигобионт, и его узкое распространение не может быть связано с не-

достатком каких-либо специфических биотопов. Однако экологические и биологические особенности этого вида почти не изучены, что затрудняет выявление ограничивающих факторов. Можно предположить, что распространение *E. sibirica* на равнинах Сибири, как и многих других люмбрицид [Мещерякова, Берман, 2014], в основном лимитирует недостаточная холодоустойчивость.

Цель работы состоит в решении альтернативы: современный ареал *E. sibirica* сложился как следствие палеогеографической истории территории или же актуального соотношения температур зимовки и недостаточной холодоустойчивости вида. Для достижения поставленной цели необходимо определить параметры криорезистентности *E. sibirica* и сравнить их с зимними почвенными температурами его наиболее северных местообитаний в Западной Сибири.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Биотопическое распределение *E. sibirica* изучено в 2008–2011 гг. в Чаинском р-не Томской обл. (окрестности с. Подгорное и с. Чаинск, 57°47′ с. ш., 82°39′ в. д.) как на модельной территории для северного предела ареала в Западной Сибири. С помощью почвенных прикопок обследованы некраевые части 28 биотопов на различных элементах мезо- и микрорельефа в долине р. Чая и вне ее. В одном из них, на берегу старицы, расположенной на правом берегу реки юго-западнее с. Подгорное у подножия горы Кулайка (<http://www.sati.archaeology.nsc.ru>), наблюдения проводили в различные сроки с начала мая до начала ноября, что позволило выяснить некоторые экологические черты вида.

Для выявления предельной холодоустойчивости червей в начале ноября 2013 г. здесь собраны около 350 половозрелых особей. Животных в термостатированном контейнере, поддерживающем температуру 1–3 °C, перевезли в Магадан для проведения экспериментов. Кокконы в большом числе собрать в природе невозможно, поэтому они получены (около 150 шт.) от червей, содержащихся в лаборатории.

Температурные условия в горизонтах зимовки червей, а также на аналогичной глу-

бине в биотопах, где они не обнаружены, определены с помощью логгеров – автономных самописцев (DS1922L iButton Temperature Loggers), фиксировавших температуры 8 раз в сутки с октября по май в 2008–2009 и 2009–2010 гг.

Температура максимального переохлаждения ( $T_n$ ), пороги переносимых температур и содержание воды в червях и коконах определены стандартными методами [Берман и др., 2002; Лейрих и др., 2005]. Величина выборков червей во всех экспериментах составила 15–45 особей, коконов – 8–20 шт.  $T_n$  и содержание воды в червях определяли при 18 и  $-1$  °С, коконов – при 18 и  $-10$  °С. Для выяснения предельной холодоустойчивости червей тестировали в термостатах с температурами  $-1$ ,  $-3$ ,  $-6$ ,  $-8$ ,  $-10$ ,  $-12$ ,  $-14$  °С, коконы – с  $-5$ ,  $-20$ ,  $-25$ ,  $-30$ ,  $-35$ ,  $-40$  °С. Скорость снижения температуры при определении  $T_n$  червей составила 0,1, коконов – 1 °С/мин; при выявлении пороговых температур – 0,1 и 0,5 °С/ч соответственно, а время экспозиции в них – 3 сут.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

**Черты экологии вида.** В Алтае-Саянской горной системе *E. sibirica* относится к числу наиболее распространенных видов Lumbricidae [Перель, Графодатский, 1984; Всеволодова-Перель, 1997]. Вид занимает здесь широкий спектр биотопов от предгорий до высокогорий [Всеволодова-Перель, 1997; Голованова, Ершова, 2010]. Помимо упоминаемых в литературе пунктов, мы нашли этот вид в восточной части Кузнецкого Алатау (Ширинский р-н Республики Хакасия): на горе Подоблачная (окрестности пос. Коммунар, около 1100 м над ур. м.) в хвойно-мелколиственном лесу, где *E. sibirica* обитает совместно с *Eisenia nordenskioldi nordenskioldi* (Eisen, 1879), и в долине р. Белый Июс на берегах водоемов в окрестностях пос. Малая Сья (около 500 м над ур. м.) вместе с *Eisenia atlavinyteae* Perel et Graphodatsky, 1984 и *E. n. nordenskioldi*. В первом пункте *E. sibirica* встречался единично, во втором – чаще остальных видов.

В 2009 г. *E. sibirica* обнаружен также севернее г. Томска – в Чаинском р-не ( $57^{\circ}47'$  с. ш.,  $82^{\circ}39'$  в. д.), более чем в 200 км от границ

почти повсеместного распространения – северо-западной оконечности Кузнецкого Алатау. Этот вид здесь найден в 15 из 16 обследованных пойменных местообитаний, нередко совместно с *E. n. nordenskioldi*, в основном на берегах водоемов, занятых лугами или лесами из осины, черемухи и ив (см. таблицу). Из 12 внепойменных биотопов *E. sibirica* обнаружен только в трех (25 %), в том числе в значительном количестве (до 20 ос./м<sup>2</sup>) в необрабатываемой почве на приусадебном участке у компостной ямы вместе с *Eisenia fetida* (Savigny, 1826), *Aporrectodea caliginosa* (Savigny, 1826) и *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826).

Вероятно, широкое распространение *E. sibirica* в поймах связано с высокой требовательностью к уровню влажности почв. На Северо-Восточном Алтае этот вид обнаружен в почвах заболоченного луга на берегу Телецкого озера; на Северном Алтае – в окрестностях с. Черга, у ручья; около новосибирского Академгородка – по берегу реки в намытом листовом опаде [Перель, Графодатский, 1984]; в окрестностях Томска у дер. Кандинка – у пруда (личное сообщение С. В. Шеховцова). В Ширинском р-не Республики Хакасия в окрестностях пос. Коммунар в хвойно-мелколиственном лесу вид малочислен, а на берегах водоемов у пос. Малая Сья – обычен (более 20 ос./м<sup>2</sup>). В последнем пункте он оказался еще более, чем в окрестностях с. Подгорного, толерантным к высокой обводненности: черви обитали на мелководье пойменного озера под небольшими валунами. Кроме того, в горах *E. sibirica* широко распространен в черневой тайге [Перель, 1994], как известно, получающей значительное количество осадков [Поликарпов и др., 1986].

Связь *E. sibirica* с влажными биотопами подтверждается наблюдениями, проведенными на берегу правобережной старицы р. Чая. Здесь, кроме *E. sibirica*, обитают *Eisenia balatonica* (Pop, 1943), *E. n. nordenskioldi* и *A. caliginosa*. На протяжении почти пятиметрового крутого берега от уреза воды к террасе уменьшается влажность почвы и происходит четкая смена заселяющих ее видов люмбрицид (рис. 2). В прибрежной части водоема и на его берегу в илистом сильно обводненном грунте многочислен *E. balatonica* (более 50 ос./м

**Распределение *Eisenia sibirica* и минимальные за зиму температуры почвы  
в исследованных биотопах Чаинского р-на Томской обл.**

Биотоп	Обилие	Минимальная температура (°C) на глубине	
		3 см	10 см
Местообитания на пойменных террасах			
Берега озер на левобережье р. Чая у пос. Черемушки	++	–	–
Сырой лес в пойме р. Чая у пос. Чаинск	++	–	–
Береговой вал с елью и кедром в пойме р. Икса	+	–15,0	–12,7
Правобережная старица р. Чая:			
осушенное дно	++	–	–3,9
нижний уровень крутого берега	++	–8,5	–
средний уровень крутого берега	–	–18,8	–13,0
береговой вал с мелколиственным лесом	+	–8,2	–6,1
влажное понижение с мелколиственным лесом у берегового вала	++	–	–5,7
Осоково-кочкарное болото в пос. Кирпичный:			
сырой кочкарник у берега	+	–14,8	–6,9
край болота у крутого берега	+++	–1,1	–1,1
средний уровень крутого берега	++	–5,6	–3,2
переход болота во влажный луг	+	–2,0	–3,6
Старица в пос. Кирпичный у устья р. Икса:			
нижний уровень близ уреза воды	+++	–8,5	–
средний уровень крутого берега	+	–5,1	–4,0
пологий берег	+	–4,0	–1,7
сухой луг на берегу	+	–9,3	–7,9
Местообитания на надпойменных террасах			
Молодые посадки сосны	–	–7,3	–6,2
Старые посадки сосны	–	–13,5	–
Зрелый березово-сосновый лес	+	–9,5	–7,1
Опушка мелколиственного молодого леса	–	–12,7	–1,8
Березовый лес на восточном склоне холма	–	–10,9	–5,6
Березовый лес на западном склоне холма	–	–7,6	–5,6
Осиновый лес по краю рямового болота	–	–	–
Елово-мелколиственный лес на западном склоне холма	+	–8,4	–4,0
Днище оврага в березовом лесу	–	–8,5	–6,0
Сухой луг	–	–5,5	–7,6
Рямовое болото	–	–	–
Край компостной ямы в огороде	+++	–	–0,6*

П р и м е ч а н и е. + – 1–2 ос./м<sup>2</sup>, ++ – 3–10 ос./м<sup>2</sup>, +++ – более 10 ос./м<sup>2</sup>, прочерк – вид не найден.  
\* – глубина 15 см.

береговой линии). Влажные участки узкого (не более 1 м) и пологого берега, лишённого травянистой растительности, но с древесными ивами, занимал *E. sibirica*. В сухой почве на крутом, поросшем осинкой и черемухой склоне под зарослями хмеля, папоротников и крапивы встречался *E. n. nordenskiöldi*, а в верхней его части у заброшенного огорода – *A. caliginosa*. Весной берега этой старицы заливают паводковые воды, что, однако, не сказывается на существовании популяции *E. sibirica*. В середине лета черви разных возрастов найдены на тех же местах, что и ранней весной до разлива.

*di*, а в верхней его части у заброшенного огорода – *A. caliginosa*. Весной берега этой старицы заливают паводковые воды, что, однако, не сказывается на существовании популяции *E. sibirica*. В середине лета черви разных возрастов найдены на тех же местах, что и ранней весной до разлива.

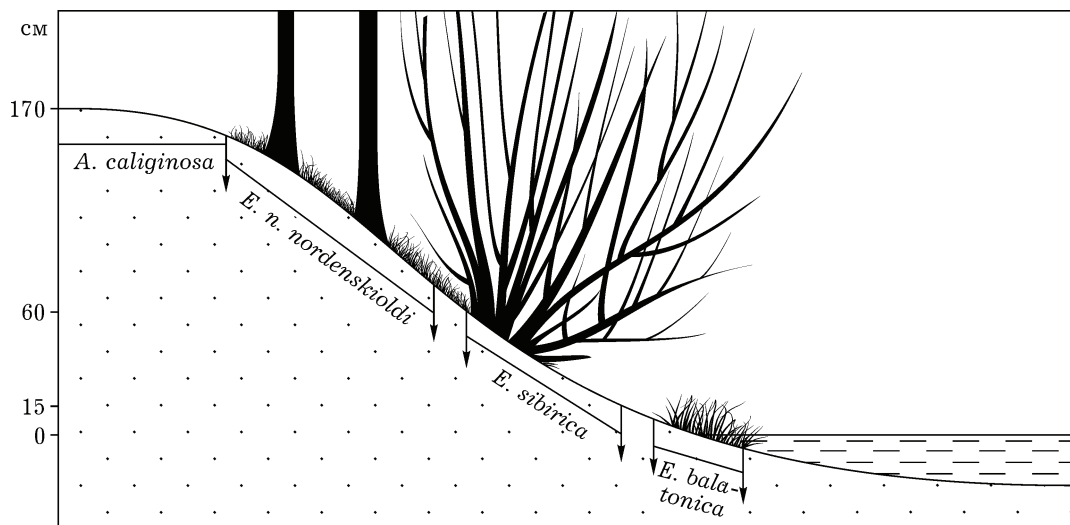


Рис. 2. Схема распределения дождевых червей на берегу старицы близ с. Подгорное

В почве всех исследованных в Чаинском р-не биотопов *E. sibirica* обитал на глубине до 10 см (чаще всего от 3 до 8 см), подстилка не превышала 2 см. На берегу правобережной старицы р. Чая с мая по ноябрь черви не перемещались вглубь, оставаясь вблизи поверхности даже после формирования снежного покрова на еще не замёрзшей почве. Это позволяет отнести *E. sibirica* скорее к почвенно-подстилочным червям [Голованова, 2010], нежели к подстилочным [Перель, 1994].

В начале ноября черви сохраняли активность даже при малых положительных температурах грунтов: кишечный тракт большей части особей в это время был заполнен почвой, т. е. они продолжали питаться. У половозрелых особей пояска зимой, видимо, сохраняются: черви имели их после формирования устойчивого снежного покрова в начале ноября до заморозания почвы и весной в первой декаде мая. Поздней осенью, как и в теплый сезон, в почве встречены коконы и черви разных возрастов. Вероятно, развитие от яйца до яйца не успевает завершиться за один сезон, и вид зимует на разных стадиях жизненного цикла.

**Холодоустойчивость червей.** Ко времени сбора особей для экспериментов (начало ноября) уже сформировался снежный покров в 10 см, температура почвы понизилась до 1–3 °С, т. е. черви прошли осеннюю акклиматизацию (подготовку к зимовке) в естественных условиях.

В экспериментах по изучению холодоустойчивости установлено, что активность червей полностью прекращается только после заморозания почвы. Их тела, как и у других видов люмбрицид [Мещерякова, Берман, 2014], теряли тургор, становились почти плоскими, а влажные и упругие покровы – сухими и жесткими. Это происходило из-за обезвоживания: потери составили почти 15 % от исходного содержания воды (с  $87,7 \pm 0,6 \%$ ,  $n = 14$  при 15 °С до  $72,4 \pm 1,2 \%$ ,  $n = 14$  при –1 °С). Заметим, что при –1 °С животные оставались незамёрзшими, мягкими на ощупь.

Температура максимального переохлаждения червей в результате акклиматации не менялась. При 15 °С она составляла  $-4,5 \pm 0,2$  °С ( $n = 14$ ) и осталась примерно на том же уровне при –1 °С:  $-4,2 \pm 0,2$  °С ( $n = 12$ ).

Предельные отрицательные температуры, в которых черви *E. sibirica* выживают, значительно ниже, чем их  $T_n$ , что однозначно свидетельствует о том, что они переносят замораживание. Небольшая часть животных (5 %) перенесла –12 °С; при –14 °С погибли все (рис. 3).

Активность червей восстановилась при содержании их в малых положительных температурах (5 °С) в течение примерно двух суток. Почти 60 % особей, охлаждавшихся до значений, близких к пороговым (–10... –12 °С), имели следы повреждающего действия низких температур: гематомы и “пере-

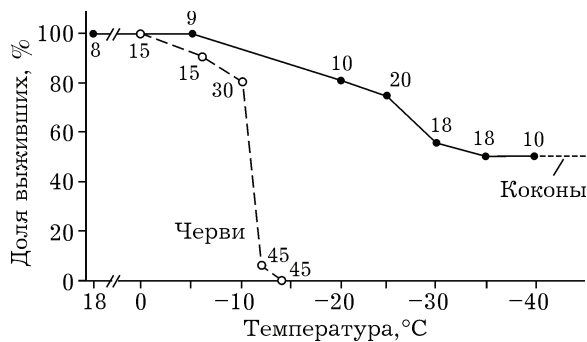


Рис. 3. Отношение онтогенетических стадий дождевого червя *Eisenia sibirica* к отрицательным температурам во время зимовки. Цифры у точек — величина выборок

тяжки” на теле. Незначительные повреждения исчезали в течение 3–4-дневного пребывания червей в почве с температурой 10–15 °C; животные с обширными повреждениями, как правило, погибали.

Таким образом, *E. sibirica* — пятый вид дождевых червей из 15 изученных к настоящему времени, устойчивый к замерзанию на стадии червя. Диапазон переносимых ими температур варьирует от –5 °C (*A. caliginosa*) до –35 °C (*E. n. nordenskioldi*) [Мещерякова, Берман, 2014]. Обладая криорезистентностью в –12 °C, черви *E. sibirica* в этом ряду расположены между *A. caliginosa* и *D. octaedra* (–14 °C), т. е. их можно отнести к ограниченно холодоустойчивым.

**Холодоустойчивость коконов.** Коконы *E. sibirica*, как и других видов дождевых червей, переносят низкие температуры в состоянии защитной дегидратации [Мещерякова, Берман, 2014]. Содержание воды в процессе акклимации и охлаждения до –10 °C снижается в них почти на 31 %: с  $72,7 \pm 1,0$  % ( $n = 10$ ) при 15 °C до  $41,8 \pm 1,7$  % ( $n = 10$ ). Степень дегидратации коконов *E. sibirica* сравнима с таковой коконов видов, холодоустойчивость которых ниже –15 °C. Они теряют от 22 % (*Lumbricus rubellus* (Hoffmeister, 1843)) до 37 % воды (*Dendrodrilus rubidus tenuis* (Eisen, 1874) и *Dendrobaena octaedra*) [Мещерякова, Берман, 2014].

Температура максимального переохлаждения не прошедших акклимацию коконов составляла  $-4,8 \pm 0,4$  °C ( $n = 18$ ). При –10 °C зарегистрировать замерзание коконов не удалось, что свидетельствует об успешно пройденной акклимации [Берман и др., 2010].

Коконы *E. sibirica* оказались чрезвычайно устойчивы к отрицательным температурам. После охлаждения до –5 °C все эмбрионы благополучно развились; только при –40 °C доля выживших снизилась до 50 % (см. рис. 3). К сожалению, протестировать холодоустойчивость коконов при температурах ниже –40 °C не удалось из-за недостаточности материала.

Коконы всех видов дождевых червей (за исключением *Eisenia fetida*), отношение которых к отрицательным температурам исследовано, холодоустойчивы в той или иной степени [Holmstrup, 1994; Мещерякова, Берман, 2014]. Диапазон переносимых ими температур варьирует от –5 °C (*Aporrectodea rosea* (Savigny, 1826) и *Eiseniella tetraedra* (Savigny, 1826)) до –196 °C (*D. rubidus tenuis*). Однако только у трех видов (*Lumbricus castaneus* (Savigny, 1826), *D. rubidus tenuis* и *Dendrobaena octaedra*) выплод червей из коконов, прошедших охлаждение при –40 °C, превышал 50 %. Поэтому криорезистентность эмбриональных стадий *E. sibirica* можно считать выдающейся.

**Температурные условия зимовки и ограничение ареала *Eisenia sibirica*.** Минимальные температуры верхнего горизонта почвы зимой в исследованных биотопах окрестностей с. Подгорное варьируют значительно: от –18,8 до –1,1 °C у поверхности и от –13 до –1,1 °C на глубине 10 см (см. таблицу). Учитывая, что *E. sibirica* обитает в основном на глубине 3–8 см, почти все измеренные температуры находятся в переносимых червями пределах: –10...–12 °C. Между тем, *E. sibirica* отсутствует в большинстве обследованных внепойменных биотопов, в почвах которых зимой температуры нередко выше, чем в пойменных. Здесь встречены черви других, даже менее холодоустойчивых видов (например, *A. caliginosa* и *D. rubidus tenuis*).

В подавляющем большинстве исследованных пойменных местообитаний *E. sibirica* найден. Вероятно, широкое распространение вида в поймах связано с большей влажностью почв, а его отсутствие на внепойменных пространствах, наоборот, с отсутствием сильно увлажненных, но не застойными водами почв.

В целом полученная в районе с. Подгорное картина зимнего температурного фона и распределения *E. sibirica* может быть эк-

страполирована на значительные пространства. Характер территории определяет относительную равномерность распределения снега, а тем самым и температурных условий в верхнем горизонте почвы, который по А. В. Алфимову [2005] на равнинах Западной Сибири в среднем теплее, чем в Алтае-Саянской системе (см. рис. 1). Однако северные предгорья и кряжи (Салаирский и Кузнецкий Алатау) получают существенно большее количество осадков по сравнению с прилегающими территориями [Атлас..., 1997]. Мощный снежный покров, достигающий в Кузнецком Алатау местами 3 м, смягчает термические условия в почвах [Атлас..., 1997]. Из-за ветрового переноса снег здесь залегает неравномерно [Орлова, 1962], в результате чего мозаика мощности снежного покрова и, соответственно, почвенных температур зимой в горах не укладывается в масштаб схемы А. В. Алфимова [2005]. Поэтому верхние горизонты почв предгорий теплее, чем на равнинах Западной Сибири.

Значительная часть равнин Западной Сибири находится в области изотерм минимальных температур почвы на глубине 3 см  $-12...-14$  °C [Атлас..., 1997; Алфимов, 2005]. На 10 см (максимальной глубине зимовки *E. sibirica*) этот показатель несколько выше (см. таблицу). Однако, даже с учетом этого, температуры близки к предельным относительно криорезистентности *E. sibirica*, и вид может существовать здесь только в особенно теплых зимой местах, которые летом должны быть достаточно увлажнены. Кроме того, необходимо, чтобы такие территории еще и прилегали к основному ареалу как источнику расселения. Сочетание этих условий маловероятно везде, кроме отдельных участков долин рек, по которым обсуждаемый дождевой червь, как видно, способен проникать на север.

Некоторую аналогию ограничения ареала *E. sibirica* зимними почвенными температурами можно видеть в распространении подстилочного дождевого червя *Dendrobaena octaedra*. Этот вид-космополит распространен в Европе по лесной и тундровой зонам, и дальше других европейских люмбрицид проникает в Западную Сибирь по природным местообитаниям. Черви *D. octaedra* переносят  $-14$  °C, коконы –  $-45$  °C. Восточная граница

ареала вида, в соответствии с холодоустойчивостью, лежит в пределах изотерм минимальных температур почвы на глубине 3 см  $-12...-14$  °C (см. рис. 1). Летние температуры не позволяют *D. octaedra* пройти жизненный цикл от яйца до яйца за один сезон, но устойчивость к замерзанию всех онтогенетических стадий дает возможность растягивать развитие более чем на год, что и обеспечивает существование вида в таких условиях. Усиливающаяся с запада на восток суровость зим препятствует продвижению *D. octaedra* по равнинам, вероятно, далее междуречий правых притоков Оби. В долине Енисея это вид известен только в одном месте – пос. Салехардиха [Ude, 1902, цит. по: Всеволодова-Перель, 1997]; позже, при детальном исследовании почвенной фауны таежных экосистем среднего течения Енисея, он не обнаружен [Рыбалов, Воробьева, 2002].

Таким образом, на равнины *D. octaedra* проникает на восток не далее западной части Западно-Сибирской, а *E. sibirica* по долинам рек – в южную тайгу Западной Сибири и среднюю тайгу Восточной. Равнинная часть междуречий Оби и Енисея (как и междуречий притоков названных рек) оказывается, вероятно, не заселенной этими видами люмбрицид.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Имеющиеся данные о распространении и биотопическом распределении *E. sibirica* позволяют заключить, что этот червь отнюдь не олигобионт, и его узкое распространение в Западной Сибири не может быть связано с недостатком специфичных местообитаний. Однако он, вероятно, весьма требователен к высокой влажности почвы, и именно поэтому на северной периферии ареала чаще встречается на берегах водоемов.

Проведенное исследование позволяет утвердительно ответить на поставленный вопрос: может ли холодоустойчивость лимитировать распространение *E. sibirica*, ограничивая его ареал Алтае-Саянской горной системой и прилегающими участками долин Оби и Енисея и их притоков.

Черви *E. sibirica* переносят замораживание и последующее охлаждение только до

–10...–12 °С. Кокон в состоянии защитной дегидратации выдерживают температуры ниже –40 °С. Однако *E. sibirica* не успевает пройти цикл от яйца до яйца за один сезон, что определяет отсутствие адаптивного значения высокой холодоустойчивости коконов. Таким образом, лимитировать распространение *E. sibirica* может недостаточная криорезистентность стадии червя, а не кокона.

Равнины Западной Сибири лежат в области изотерм минимальных температур почвы на глубине 3 см –12...–14 °С, т. е. температур, в среднем на 2–4 °С ниже переносимых червями данного вида. С учетом более глубокого расположения *E. sibirica* на зимовке (до 10 см) температуры почвы выше и ближе к пороговым для червей обсуждаемого вида (см. таблицу). Для лимитирования распространения *E. sibirica* достаточно, чтобы температуры снижались до предельных хотя бы раз в несколько лет.

В силу ограниченных эколого-физиологических возможностей в отношении низких температур зимовки *E. sibirica* не может значительно расширить свой ареал на равнинах, сохраняясь в горах, как и другие эндемичные, но менее широко распространенные виды [Перель, 1979], вероятно, с позднего плейстоцена.

Вместе с тем места обнаружения обсуждаемого вида в долине р. Чая находятся на расстоянии всего 5–10 км от самого восточного реликтового островка сердцевидной липы (*Tilia cordata* Mill., 1768) – у бывшего пос. Рождественка [Крылов, 1927–1964; цит. по: Горчаковский, 1968; Красная книга..., 2013]. Северная граница распространения липы в Западной Сибири проходит южнее предполагаемой области максимального оледенения [Горчаковский, 1968]. Сказанное не позволяет исключить зависимость распространения и *E. sibirica* от этой границы; в таком случае самые северные местонахождения этого вида нужно рассматривать как реликтовые, а не как результат современного расселения. Обсуждать вероятные скорости расселения червя невозможно, так как неизвестна основная характеристика его экологии: тип адаптивной стратегии (*K* или *r*).

Авторы отдают себе отчет в схематичности выводов, неизбежной при столь слабой изученности распространения дождевых чер-

вей, в том числе и в Западной Сибири. Поэтому предлагаемую трактовку связи ограниченности ареала и невысокой холодоустойчивости фазы червя *E. sibirica* пока следует рассматривать как гипотезу.

Авторы выражают признательность Т. С. Всеволодовой-Перель за уточнение видовой принадлежности червей, Ю. С. и М. А. Коробейниковым за помощь при проведении полевых работ, Е. П. Бессолицыной и С. В. Шеховцову за указания точек находок и биотопов *E. sibirica*, Ю. С. Равкину за просмотр рукописи и ценные замечания.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (13-04-00156-а).

## ЛИТЕРАТУРА

- Алфимов А. В. Распределение минимальных температур в поверхностном слое почвы под снегом в Северной Евразии // Почвоведение. 2005. № 4. С. 438–445.
- Атлас снежно-ледовых ресурсов мира / под ред. В. М. Котлякова. М.: Институт географии РАН, 1997. Т. 1. 392 с.
- Берман Д. И., Мещерякова Е. Н., Алфимов А. В., Лейрих А. Н. Распространение дождевого червя, *Dendrobaena octaedra* (Lumbricidae: Oligochaeta), на севере Голарктики ограничено недостаточной морозостойкостью // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 10. С. 1210–1221.
- Берман Д. И., Мещерякова Е. Н., Лейрих А. Н., Куренчиков Д. К. Ареал и холодоустойчивость дождевого червя *Drawida ghilarovi* (Oligochaeta, Moniligastridae) // Там же. 2010. Т. 89, № 9. С. 1027–1036.
- Бессолицына Е. П. Ландшафтно-экологические закономерности распределения дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) в почвах юга Средней Сибири // Сиб. экол. журн. 2013. № 1. С. 27–36 [Bessolitsyna E. P. Landscape-Ecological Patterns of Earthworms Distribution in the Soils of Southern Part of Middle Siberia // Contemporary Problems of Ecology. 2013. Vol. 6, N 1. P. 20–27].
- Всеволодова-Перель Т. С. Распространение дождевых червей на севере Палеарктики (в пределах СССР) // Биология почв Северной Европы. М.: Наука, 1988. С. 84–99.
- Всеволодова-Перель Т. С. Дождевые черви: Кадастр и определитель. М.: Наука, 1997. 102 с.
- Голованова Е. В. Дождевые черви Омской области // Тр. Том. гос. ун-та. Сер. биологическая. 2010. Т. 275. С. 111–113.
- Голованова Е. В., Ершова Е. А. Мезофауна почв в градиенте концентраций поллютантов “ОАО Русал Саяногорск” // Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее: мат-лы II Междунар. конф. Горно-Алтайск, 20–24 сентября 2010 г. Горно-Алтайск, 2010. С. 163–167.
- Горчаковский П. Л. Растения европейских широколиственных лесов на восточном пределе их ареала /



- Тр. ин-та экологии растений и животных. Свердловск, 1968. Вып. 59. 207 с.
- Коропачинский И. Ю., Встовская Т. Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал "Гео", 2002. 707 с.
- Красная книга Томской области / изд. 2-е, перераб. и доп. Томск: Изд-во "Печатная мануфактура", 2013. С. 258–259.
- Крылов П. Н. Флора Западной Сибири. Т. 1–12. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1927–1964.
- Лейрих А. Н., Мещерякова Е. Н., Берман Д. И. Механизмы и экологические следствия холодоустойчивости коконов дождевого червя *Dendrobaena octaedra* // Зоол. журн. 2005. Т. 84, № 8. С. 929–936.
- Мещерякова Е. Н., Берман Д. И. Устойчивость к отрицательным температурам и географическое распространение дождевых червей (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*, *Moniligastridae*) // Там же. 2014. Т. 93. № 1. С. 53–64.
- Орлова В. В. Западная Сибирь. Л.: Гидрометеиздат, 1962. 360 с.
- Перель Т. С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР (с определительными таблицами *Lumbricidae* и других *Megadrili*). М.: Наука, 1979. 272 с.
- Перель Т. С. Дождевые черви в лесах Западного Саяна (с описанием нового вида) // Зоол. журн. 1994. Т. 73, № 2. С. 18–22.
- Перель Т. С., Графодатский А. С. Новые виды рода *Eisenia* (*Lumbricidae*, *Oligochaeta*) и их хромосомные наборы // Там же. 1984. Т. 63, № 4. С. 610–612.
- Поликарпов Н. П., Чебакова Н. М., Назимова Д. И. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1986. 225 с.
- Рыбалов Л. Б., Воробьева И. Г. Население почвенных беспозвоночных в таежных экосистемах среднего течения реки Енисей // Изучение биологического разнообразия на Енисейском экологическом трансекте. Животный мир. М.: Наука, 2002. С. 8–42.
- Светлов П. Г. Почвенные малоцетинковые черви *Oligochaeta terricola* // Животный мир СССР. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1936. Т. 1.
- Стриганова Б. Р., Порядина М. Н. Животное население почв бореальных лесов Западно-Сибирской равнины. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2005. 234 с.
- Holmstrup M. Physiology of cold hardiness in cocoons of five earthworm taxa (*Lumbricidae*: *Oligochaeta*) // J. Comp. Physiol. B. 1994. Vol. 164. P. 222–228.
- Pop V. Lumbricidele din Romania // An. Acad. RSR. Ser. A. 1948. Vol. 1, N 9. P. 1–123.
- Shekhovtsov S. V., Golovanova E. V., Peltek S. E. Cryptic diversity within the Nordenskiöld's earthworm, *Eisenia nordenskiöldi* subsp. *nordenskiöldi* (*Lumbricidae*, *Annelida*) // Eur. J. Soil Biol. 2013. Vol. 58. P. 13–18.
- Ude H. Die arktischen Enchytraeiden und Lumbriciden, sowie die geographische Verbreitung dieser Familien // Fauna Arctica. 1902. N 2. S. 1–34.

## Cold Hardiness and Range of the Earthworm *Eisenia sibirica* (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*)

D. I. BERMAN<sup>1</sup>, N. A. BULAKHOVA<sup>1,2</sup>, E. N. MESHCHERYAKOVA<sup>1</sup>

<sup>1</sup> *Institute of Biological Problems of the North, FEB RAS*  
685000, Magadan, Portovaya str., 18  
E-mail: aborigen@ibpn.ru

<sup>2</sup> *Research Institute of Biology and Biophysics Tomsk State University*  
634050, Tomsk, Lenina str., 36

A hypothesis of range formation of the earthworm *Eisenia sibirica* Perel et Graphodatsky, 1984, which is an endemic species of Altai-Sayansk mountain system and is also found on the adjacent plains of Siberia across the valleys of the rivers, was suggested. Limited distribution of the species can be connected with insufficient cold hardiness of the worm stage (–10...–12 °C). Plains of Western Siberia lie in the isotherm area of minimum soil temperatures at a depth of 3 cm – –12...–14 °C, i. e., on average 2–4 °C below tolerable limits for this species. Foothills and mountain soils are warmer, since they obtain much more solid precipitations. Low soil temperatures of the plains apparently "lock up" this species within Altai-Sayansk system. At the same time there is reason to consider the northernmost locations of *E. sibirica* to be relict.

**Key words:** earthworm, *Lumbricidae*, *Eisenia sibirica*, cold hardiness, range, endemism, Altai-Sayansk mountain system.