

СООБЩЕСТВА ЭНХИТРЕИД БЕРЕЗОВЫХ ЛЕСОВ В ОКРЕСТНОСТЯХ СРЕДНЕУРАЛЬСКОГО МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ЗАВОДА¹

© 2025 г. А. В. Нестерков^a, *, М. И. Дегтярев^b, **, Д. В. Нестеркова^a

^a Институт экологии растений и животных УрО РАН,
Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

^b Институт проблем экологии и эволюции РАН им. А.Н. Северцова,
Россия 119071 Москва, Ленинский просп., 33, стр. 1

*e-mail: nesterkov@ipae.uran.ru

**e-mail: degtyarevmi@gmail.com

Поступила в редакцию 03.05.2025 г.

После доработки 05.08.2025 г.

Принята к публикации 15.09.2025 г.

Сообщества энхитреид исследованы в верхней части почвы березовых лесов на территориях в составе градиента загрязнения выбросами Среднеуральского медеплавильного завода. На незагрязненной территории выявлено 17 видов (от 6 до 13 на разных пробных площадях), средняя плотность составила 13 666–44 903 экз./м², средняя (сырая) биомасса 1357–3699 мг/м². Вблизи завода плотность населения, биомасса и видовое богатство были снижены в 80, 20 и 2.4 раза соответственно. Тем не менее структура разнообразия сообществ изменилась незначительно, а разнообразие энхитреид в импактной зоне потенциально сопоставимо с фоновым. В фоновой зоне наибольшие значения плотности и биомассы были сосредоточены в верхнем слое (0–2 см) почвы, соответствующем лесной подстилке (61 и 63% соответственно). В импактной зоне вертикальное распределение энхитреид отличалось: плотность (59%) и биомасса (61%) перераспределены в нижележащий (2.1–4 см) слой (нижняя часть подстилки), содержащий наибольшие концентрации металлов. Изменения в вертикальном распределении энхитреид предположительно не связаны с влиянием загрязнения.

Ключевые слова: Enchytraeidae, олигохеты, обилие, биомасса, видовое богатство, разнообразие, вертикальное распределение, промышленное загрязнение, тяжелые металлы

DOI: 10.7868/S3034543X25050023

Энхитреиды — мелкие олигохеты, играющие важную роль в круговороте питательных веществ и деструкции органики в наземных лесных экосистемах [1–4]. С позиции экологии энхитреиды служат удобным организмом-индикатором [5, 6], пригодным для оценки качества почвы. Энхитреиды хорошо подходят для мониторинга химического стресса, поскольку различная чувствительность видов к поллютантам должна приводить к быстрым и выраженным изменениям в составе и структуре сообществ [6].

Полевые исследования энхитреид в условиях загрязнения металлами относительно немногочисленны, а работы, связанные с точечными источниками загрязнения, единичны [7–14]. Почти во всех рассмотренных случаях было отмечено снижение плотности населения и биомассы на загрязненной территории, а в ряде примеров — также и уменьшение разнообразия.

Важно отметить, что все доступные к настоящему времени данные об энхитреидах импактных регионов были получены относительно локально (Европа), почти все — в биоценозах одного типа (хвойные леса) и в сходных условиях загрязнения (нейтрализация pH окружающих почв). Очевидно, что для формирования целостного представления о реакции сообществ энхитреид на промышленное загрязнение этого недостаточно.

Отдельный слабоизученный вопрос — влияние загрязнения на вертикальное распределение энхитреид. В ненарушенных экосистемах наибольшая плотность населения отмечена в верхних 2–3 см почвы и выражено уменьшается с глубиной [15–17]. Сведения об изменениях, происходящих с вертикальным распределением энхитреид вблизи точечных источников загрязнения, практически отсутствуют. Для зоны действия медеплавильного

¹Дополнительные материалы размещены в электронном виде по DOI статьи: DOI: 10.7868/S3034543X25050023

завода в Швеции описано смещение значительной доли от общей численности энхитреид из верхнего слоя почвы (0–3 см) в нижележащий (3–6 см) [14]. Другие аналогичные исследования нам не известны, однако имеющиеся данные позволили сформулировать проверяемую гипотезу. В нашей работе представлены первые для России данные о составе и структуре сообществ энхитреид в импактном регионе, что позволяет говорить об ее актуальности.

Цель работы — анализ изменения плотности населения, биомассы, видовой структуры и вертикального распределения почвенных энхитреид в березовых лесах территории, подверженной загрязнению выбросами СУМЗа. Тестировали гипотезы, что в березовых лесах загрязненной территории: 1) плотность населения и биомасса энхитреид сильно снижены; 2) видовое богатство уменьшено, а структура сообществ изменена; 3) плотность энхитреид смещена из верхнего слоя почвы в нижележащие.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Характеристика исследуемой территории

Исследование проведено в наименее возвышенной части Уральского хребта (150–400 м над ур. м.) в подзоне южной тайги, в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ, 56.8515° с.ш., 59.9069° в.д.), действующего с 1940 г. Основные компоненты выбросов — диоксид серы, соединения фтора, оксиды азота, металлы и металлоиды (Cu, Pb, Zn, Cd, Fe и As). Ежегодный объем выбросов в 1980 г. достигал 225 тыс. т, после чего начал снижаться: до 148 тыс. т — в 1990 г., 63 тыс. т — в 2000 г., 28 тыс. т — в 2004 г. и до 3–5 тыс. т — после 2010 г. [18]. Деятельность завода привела к формированию техногенной геохимической аномалии со значительным накоплением тяжелых металлов в исходных дерново-подзолистых почвах тяжелосуглинистого состава. В почвах загрязненной территории усилился элювиально-глеевый процесс, снизилось содержание обменных Са и Mg, замедлились процессы деструкции органики, изменилось гумусное состояние [18, 19]. Вблизи завода выражено угнетение всех ярусов растительности — древесного (снижен запас древостоя, его густота и сомкнутость крон, увеличена доля сухостоя), травяно-кустарничкового и травяного (уменьшены видовое богатство и обилие) [20, 21]. В животном населении также произошли значительные изменения; в частности, в сообществе педобионтов импактной зоны отмечено резкое

снижение обилия большинства групп, а также преобладание фито- и зоофагов над сапрофагами [22].

Пробные площади расположены в березовых лесах, производных от исходных темнохвойных. Ранее (в 2022 г.) на пробных площадях были описаны состояние растительности и ряд почвенных параметров. В древесном ярусе доминирует береза повислая (*Betula pendula* Roth), единично встречаются сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) и осина (*Populus tremula* L.). Диаметр деревьев в фоновой зоне составляет 6–30 см, в импактной — 2–30 см. В травяно-кустарничковом ярусе фоновой зоны преобладают *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Aegopodium podagraria* L., *Rubus saxatilis* L., *Oxalis acetosella* L., *Asarum europaeum* L. и *Stellaria holostea* L. В импактной зоне на ПП 3.7 км доминируют *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv., *Veratrum lobelianum* Bernh. и *Equisetum sylvaticum* L., на остальных площадях — *Agrostis tenuis* Sibth. и *D. cespitosa*. Содержание металлов в почве пробных площадей (Приложение, табл. S1) соответствует значениям, указанным для фоновой и импактной зон [18].

Сбор образцов

Энхитреиды собраны на 10 пробных площадях (ПП) (рис. 1), расположенных к западу от завода: 5 — в импактной зоне (удаление от 1.9 до 3.7 км) и 5 — в фоновой (15.9–20.3 км) в течение одного дня (27.09.2024 г.).

На каждой ПП (20 × 20 м) было изъято по 6 проб, удаленных друг от друга не менее чем на 2 м. Пробы отобраны разборным почвенным буром (диаметр 5 см, площадь сечения 19.6 см²). Извлеченный из почвы бур раскрывали на две продольные половины, получая доступ к почвенному керну (рис. 2), после чего измеряли мощность лесной подстилки с точностью 0.1 см. Далее с помощью 2 скругленных шпателей и линейки керн разделяли на слои по 2 см, и 4 верхних слоя (0–2, 2.1–4, 4.1–6 и 6.1–8 см) упаковывали в отдельные zip-пакеты каждый. Сразу после сбора почвенные образцы были помещены в сумки-холодильники, в которых с помощью водяного льда (чтобы избежать “перемораживания” проб) поддерживали температуру в пределах 10–15 °С. Всего собрано 60 почвенных проб (240 слоев).

Экстракция энхитреид

Энхитреид извлекали методом влажной экстракции без нагревания [23] в климатической комнате при постоянной температуре (+15 °С). Каждый

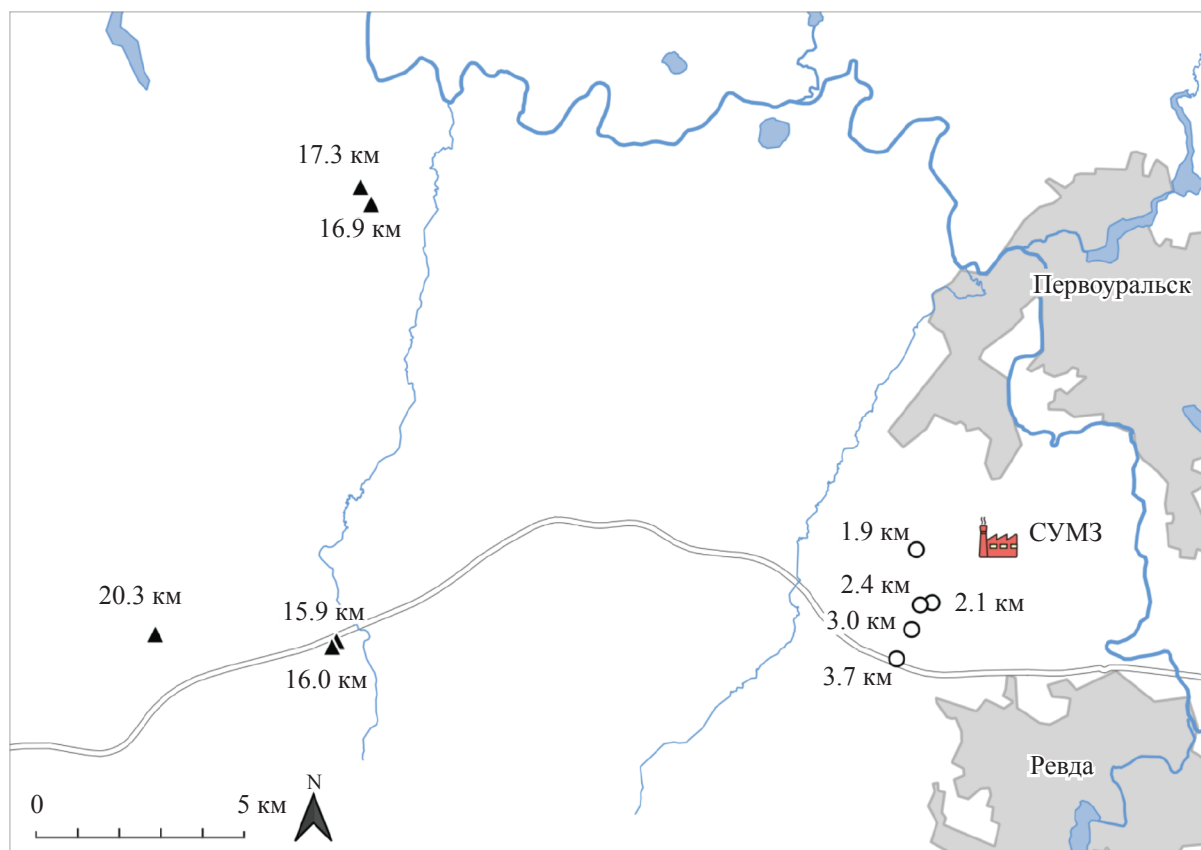


Рис. 1. Схема расположения пробных площадей относительно источника загрязнения – Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ).

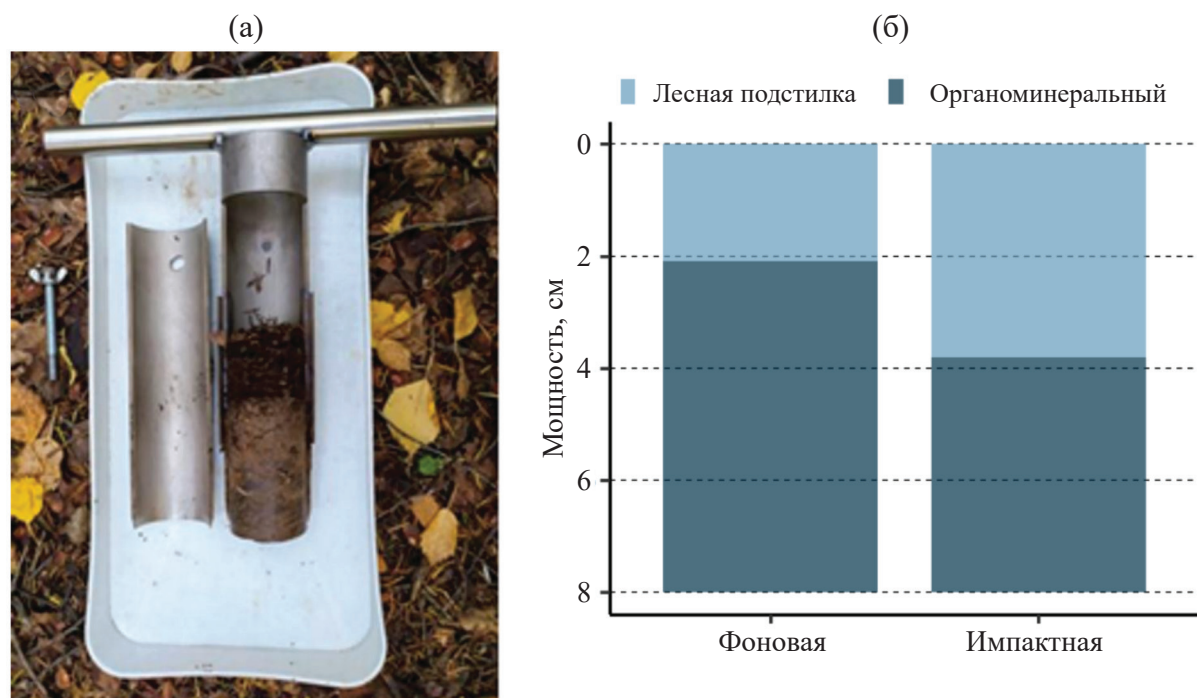


Рис. 2. Общий вид почвенного керна в разборном почвенном буре (а) и схема соотношения слоев почвенного керна со средней мощностью лесной подстилки и органоминерального горизонта в березовых лесах фоновой и импактной зон загрязнения (б).

слой керна обрабатывали отдельно: аккуратно измельчали вручную и переносили в сито с диаметром ячеей 0.7 мм. Сито с образцом помещали в пластиковую воронку, предварительно заполненную холодной водопроводной водой. Снизу к воронке с помощью эластичной силиконовой трубки была присоединена пробирка, служащая накопителем для покидающих почву червей. Экстракцию осуществляли в течение 24 ч, поскольку этого периода достаточно для учета большей части энхитреид [24]. После завершения выгонки пробирку отсоединяли и хранили в штативе при +15 °С. В каждом цикле экстракции участвовало по одной полной пробе (все 4 слоя керна) с каждой ПП; таким образом, каждый раз одновременно экстрагировали 4 слоя \times 10 ПП = 40 образцов (слоев). Общая продолжительность экстракции собранного материала составила 6 дней.

Обработка материала

Для большей части материала (30 проб из импактной зоны и 20 из фоновой) была определена видовая принадлежность энхитреид, а также подсчитано обилие каждого вида (экз.). Для оставшихся 10 проб из фоновой зоны была подсчитана общая плотность населения энхитреид (экз/м²).

Определение энхитреид произведено *in vivo* с помощью светового микроскопа согласно [25]. Виды, описанные позже выхода указанного источника или отсутствующие в нем, были определены при помощи сравнения с оригинальным описанием. Таксономия приведена в соответствие с базой данных World Register of Marine Species [26]. Для живых половозрелых особей установлена видовая принадлежность; неполовозрелые в большинстве случаев были определены до уровня рода. Мертвые энхитреиды составили группу Enchytraeidae indet.

После определения и подсчета все энхитреиды были сохранены в 95%-ном растворе этанола. Для каждого экземпляра с помощью бинокулярной лупы и цифровой камеры получено масштабированное изображение. В программе ImageJ [27] на изображениях были измерены длина (мм) и площадь тела (мм²), на основании которых рассчитали среднюю ширину тела каждого экземпляра. Объем тела (мм³) рассчитали по стандартной формуле цилиндра, приняв ширину тела за диаметр. Сырую массу (мг) получили, умножив объем на среднее для всех энхитреид значение плотности тела (1.051 мг/мм³). Показано, что для разных видов отклонение плотности от среднего не превышает 1% [28]. Описанный нами метод позволяет установить

массу каждого экземпляра энхитреид, включая неопределенных до вида или погибших. Альтернативные методы вычисления массы используют видоспецифические регрессионные отношения длины и массы тела [29, 30] и применимы только для ограниченного списка видов. Для получения значений сухой биомассы из приведенных нами данных достаточно применить коэффициент 0.18 — стандартное для всех энхитреид отношение сухой массы к сырой [31].

Анализ данных

Данные проанализированы в программной среде R [32]. Для плотности и биомассы энхитреид рассчитаны средние \pm ошибка для зон загрязнения по 5 ПП (для всех 60 проб), а также встречаемости каждого вида в пробах (для 20 проб в фоновой зоне и 30 в импактной) и на пробных площадях (по 5 ПП). Встречаемость оценивали как отношение количества проб (или ПП), в которых встречен вид, к общему количеству проб (или ПП). Данные о мощности подстилки, полученные для каждой пробы, позволили оценить распределение плотности и биомассы энхитреид в лесной подстилке и верхней части органоминерального горизонта. Компоновка и обработка данных выполнены с помощью пакета dplyr [33], а визуализация — пакета ggplot2 [34], входящих в набор библиотек tidyverse. Доли, которые составляла плотность энхитреид в каждом слое почвы и почвенном горизонте по отношению к общей плотности, сравнивали между зонами загрязнения посредством теста равенства пропорций с поправкой Йейтса на непрерывность (функция prop.test базового пакета R).

Размерные классы были рассчитаны для логарифмированных данных о массе энхитреид, представленных в виде вариационного ряда. Границы размерных классов, а также взвешенные средние классовых интервалов приведены в Приложении, табл. S2. Профили разнообразия (числа Хилла) построены для фоновой и импактной зон на базе видовых списков с суммированными значениями плотности и биомассы (функция CommunityProfile пакета entropart [35]). Профили потенциального разнообразия (разрежения и экстраполяции) для фоновой и импактной зон, а также оценка полноты объемов выборок в них рассчитаны с помощью функции iNEXT одноименного пакета [36]. Границы доверительных интервалов оценены перестановочным тестом (999 перестановок).

Ординация плотности и биомассы видов энхитреид относительно фактора “зона загрязнения”

выполнена методом главных компонент в пакете ggord [37]; параметры модели (характеристические числа и расстояния до центроидов) рассчитаны при помощи пакета pairwiseAdonis [38]. Перед выполнением ординации значения плотности и биомассы для видового списка в каждой пробе были нормированы преобразованием Хеллингера в пакете labdsv [39]. Размер эффекта (логарифм отношения откликов, log response ratio) для нескольких вариантов компоновки плотности, биомассы и видового богатства энхитреид на уровне отдельных проб был оценен с помощью функции LRRd пакета SingleCaseES [40].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Плотность населения энхитреид

Плотность населения энхитреид сильно различалась между зонами загрязнения. В фоновой зоне на разных ПП средняя плотность варьировала от 13 666 до 44 903 экз/м² (Приложение, табл. S3). Наибольшая плотность (61% от общей) энхитреид отмечена в верхних 2 см почвенного керна (рис. 3а; Приложение, табл. S4), хотя в лесной подстилке и органоминеральном горизонте плотность была сопоставима (рис. 3б).

В импактной зоне средняя плотность была снижена в 80 раз по сравнению с фоновой и варьировала от 0 до 1188 экз/м² на разных ПП (Приложение, табл. S3). Наибольшая плотность (59% от общей) была зарегистрирована в слое 2.1–4 см, тогда как в слое 0–2 см она была снижена (рис. 3а; Приложение, табл. S4). Сопоставление распределения энхитреид между слоями почвенного керна (в долях от общей плотности) в фоновой и импактной зонах подтвердило различия между слоями 0–2 см ($p = 0.0007$) и 2.1–4 см ($p = 0.0002$) и отсутствие различий между слоями 4.1–6 см ($p = 0.8818$) и 6.1–8 см ($p = 0.4941$). Доля энхитреид от общей плотности в лесной подстилке увеличилась в импактной зоне по сравнению с фоновой ($p = 0.0059$, рис. 3б); доля в органоминеральном горизонте в обеих зонах была сопоставима ($p = 0.1413$).

Отмечен выраженный эффект фактора “зона загрязнения” для плотности энхитреид во всех рассмотренных почвенных горизонтах, слоях почвенного керна и вариантах объединения слоев (рис. 4).

Биомасса энхитреид

В фоновой зоне средняя биомасса энхитреид изменялась в пределах 1357–3699 мг/м² на разных

ПП (Приложение, табл. S5). Наибольшая биомасса (как и плотность) была отмечена в слое 0–2 см (63% от общей, рис. 3в; Приложение, табл. S6). Биомасса в лесной подстилке была несколько больше, чем в органоминеральном горизонте (рис. 3г). В импактной зоне средняя биомасса оказалась снижена в 20 раз и на разных ПП варьировала от 4 до 424 мг/м² (Приложение, табл. S5). Наибольшая биомасса была отмечена в слое 2.1–4 см (61% от общей, рис. 3в; Приложение, табл. S6). Сравнение между фоновой и импактной зонами долей, которые составляла биомасса энхитреид в слоях почвенного керна по отношению к общей биомассе, установило значимые различия во всех сочетаниях ($p < 0.0001$). Аналогичное сопоставление для почвенных горизонтов выявило увеличение доли биомассы энхитреид в лесной подстилке ($p < 0.0001$) и уменьшение доли биомассы в органоминеральном горизонте ($p < 0.0001$) в импактной зоне по сравнению с фоновой (рис. 3г).

Эффект фактора “зона загрязнения” для биомассы во всех рассмотренных почвенных горизонтах, слоях почвенного керна и вариантах объединения слоев был выраженным и сопоставимым по величине с эффектом для плотности (рис. 4).

Распределение энхитреид по размерным классам близко к логнормальному (см. Приложение, табл. S2; рис. 5): наибольшее количество особей включено в центральные классы (2, 3, 4), наименьшее – в крайние (1, 6, 7). В импактной зоне (рис. 5б), несмотря на отличия в соотношении долей классов, диапазон изменения их значений в целом совпадает с описанным выше (рис. 5а).

Разнообразие энхитреид

Всего на исследуемой территории выявлено 19 видов энхитреид (табл. 1). В фоновой зоне обнаружено 17 видов (от 6 до 13 на разных ПП), в числе доминантов – *Buchholzia appendiculata* (Buchholz, 1862), *Enchytronia parva* Nielsen & Christensen, 1959 s.l. и *Cognettia sphagnetorum* (Veydovsky, 1878) s.l. (см. Приложение, табл. S3). В импактной зоне выявлено 7 видов, причем их количество на ПП увеличивалось по мере удаления от завода: от отсутствия на ближайшей (1.9 км от завода) до 5 видов на самой удаленной (3.7 км). Преобладали *Enchytronia parva* и *Fridericia ratzeli* (Eisen, 1872) (Приложение, табл. S3).

Для большей части зарегистрированных в импактной зоне видов отмечено уменьшение встречаемости. Сходная с фоновой встречаемость

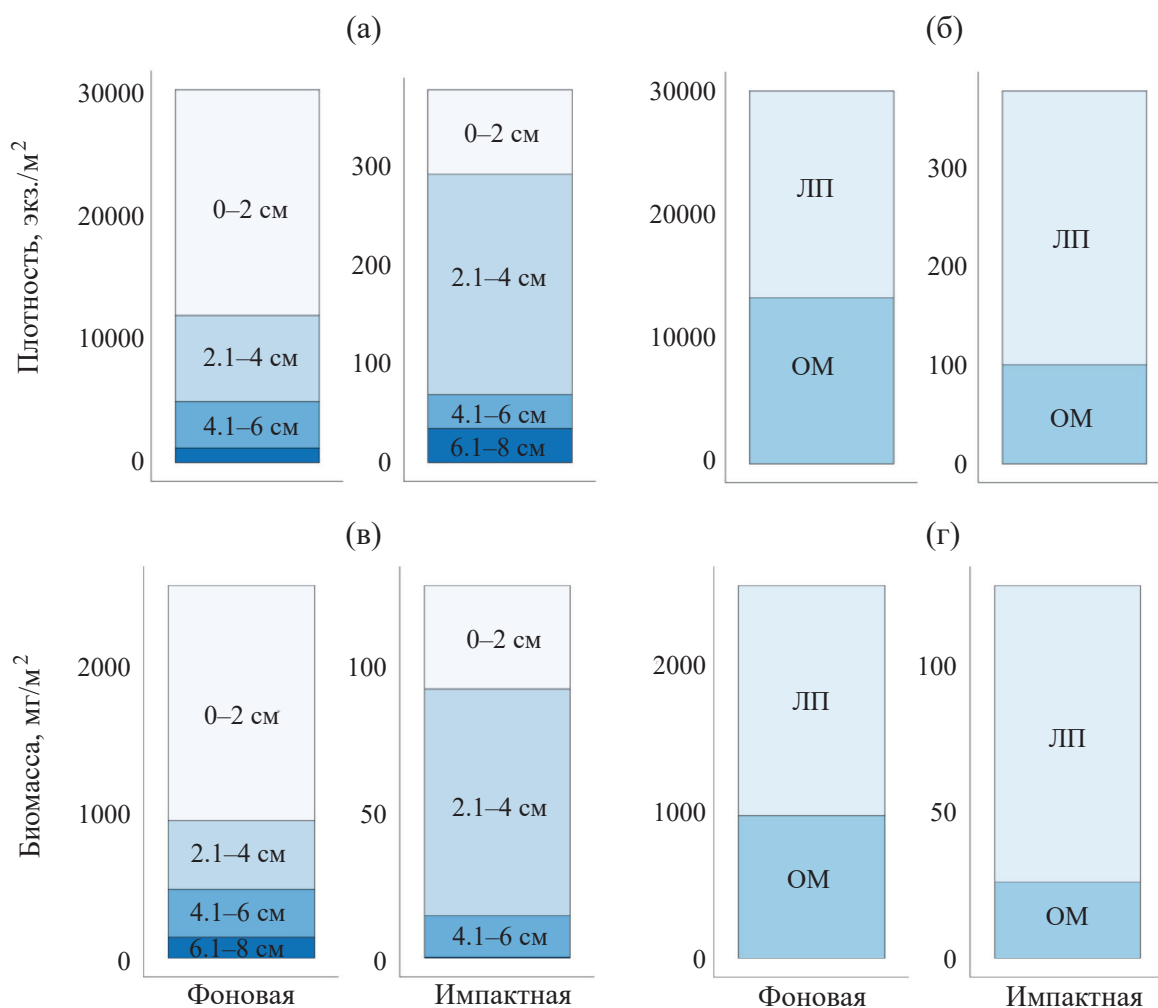


Рис. 3. Распределение энхитреид по слоям почвенного керна (а – плотность населения, в – биомасса) и почвенным горизонтам (б – плотность, г – биомасса). Почвенные горизонты: ЛП – лесная подстилка, ОМ – органоминеральный. Учетная единица – пробная площадь ($n = 5$).

выявлена только у *Enchytraeus buchholzi* Vejdovský, 1878 и *Fridericia ratzeli* (см. табл. 1). В целом эффект фактора «зона загрязнения» в отношении видового богатства отчетливо выражен (см. рис. 4).

Структура сообществ энхитреид в фоновой и импактной зонах различается только на уровне видового богатства и обилия редких видов ($q < 0.9$), тогда как «ядра» сообществ (т.е. количество наиболее обильных видов и соотношение их численности) сходны (рис. 6а). Кривая кумуляции-экстраполяции потенциального видового богатства в фоновой зоне близка к насыщению в области 20 видов (рис. 6б). В импактной зоне оценка потенциального разнообразия затруднена из-за сниженного обилия энхитреид. Тем не менее значения реально кумулированного разнообразия в фоновой и импактной зонах очень близки (сплошные линии на диаграмме, см. рис. 6б).

Минимальный объем выборки в импактной зоне, достаточный для получения разнообразия энхитреид, сопоставимого с фоновым в пределах размаха значений, составляет около 50 проб (начало области пересечения доверительных интервалов; рис. 7). Однако потенциальный объем выборки, необходимый для полного исследования разнообразия энхитреид импактной зоны, включает не менее 150 проб (область выхода кумуляционной кривой на плато; рис. 7).

Результаты ординации видовой структуры сообществ энхитреид свидетельствуют о ее сходстве в фоновой и импактной зонах (рис. 8). При анализе как обилия, так и биомассы не установлено видов, отчетливо тяготеющих к условиям загрязненной территории. Среднее расстояние до центроидов с приближением к источнику загрязнения увеличилось: как для обилия (в фоновой зоне – 0.551,

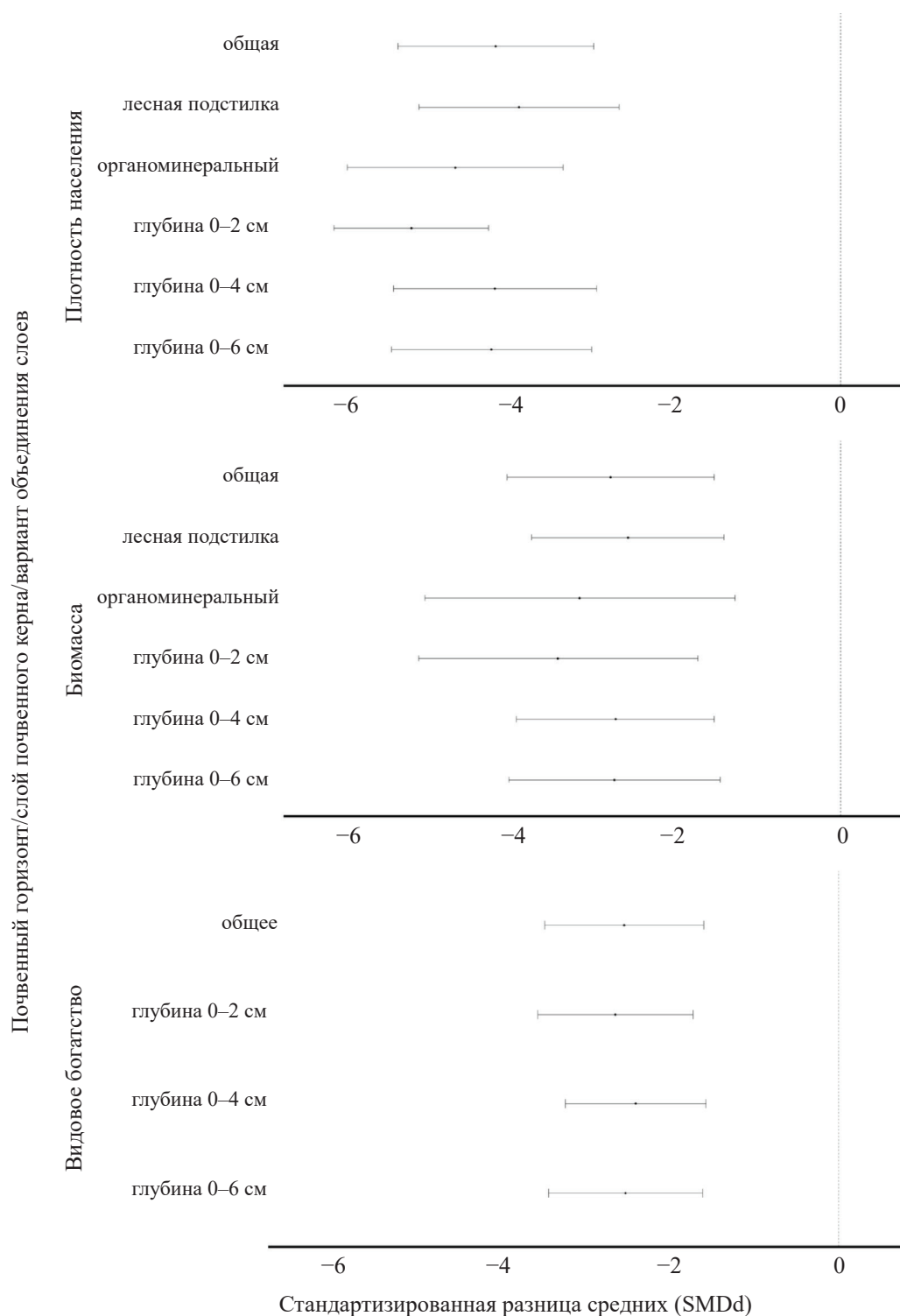


Рис. 4. Размер эффекта фактора “зона загрязнения” на плотность населения, биомассу и видовое богатство энхитреид в разных почвенных горизонтах, слоях почвенного керна и вариантах объединения слоев (глубина 0–4 см и 0–6 см). Учетная единица – пробная площадь ($n = 5$).

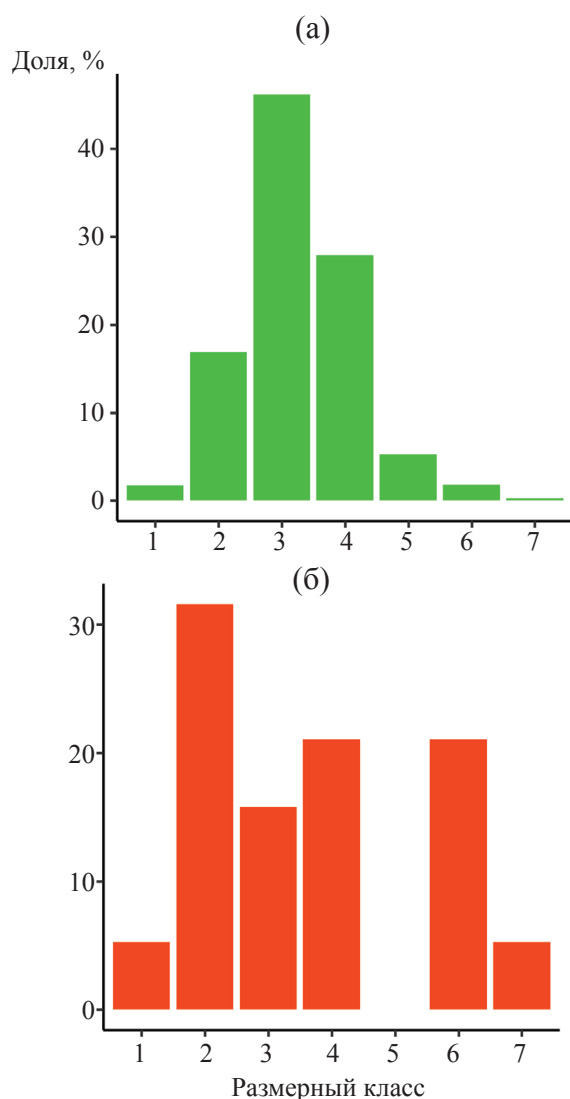


Рис. 5. Распределение энхитреид по размерным классам в фоновой (а) и импактной (б) зонах загрязнения.

в импактной – 0.709), так и для биомассы (0.635 и 0.730 соответственно).

ОБСУЖДЕНИЕ

Изменение плотности населения, биомассы и разнообразия

В ходе выполнения работы обнаружено 19 видов энхитреид. Согласно современным сводкам [41, 42], 9 из них отмечены впервые для Свердловской области, еще один – впервые для России (*Fridericia auritoides* Schmelz, 2003). Из ранее указанных для Свердловской области 14 видов мы выявили 10 (71%) [42].

Показатели сообществ энхитреид в фоновой зоне сопоставимы с приведенными для незагрязненных березовых лесов в центральной Европе (14 видов, плотность 15–30 тыс. экз/м², сырая биомасса 1200–1400 мг/м²) [43]. При сравнении фоновой зоны с хвойными лесами центральной и северной Европы плотность населения и видовое богатство были сопоставимы (от 6 до 21 вида, 6–134 тыс. экз/м²), а биомасса ниже (в пересчете на сырую – 2170–29 079 мг/м²) [8, 13, 14, 29, 44–46]. В более южных широколиственных лесах Англии, Канады и Японии средняя биомасса энхитреид также выше отмеченной нами (в пересчете на сырую – 10 610–16 680 мг/м²; цит. по [29]).

В импактной зоне СУМЗа у всех зарегистрированных видов энхитреид уменьшены плотность и биомасса, у большей части видов также снижена встречаемость. Этот результат хорошо коррелирует с ранее проведенными исследованиями, в которых в большинстве случаев также описано снижение плотности [7, 8, 10, 11, 13, 14] и разнообразия [8, 13, 14] энхитреид. Примечательно, что воздействие источников загрязнения на окружающие экосистемы отличалось от СУМЗа, выбросы которого приводили к снижению pH почв окружающих биоценозов [18]. Так, деятельность медеплавильного завода в Швеции [14], цинковых заводов в Польше [12, 13] и Нидерландах [8] приводила к нейтрализации исходно кислых почв хвойных лесов. Медно-никелевый завод в Финляндии выраженного воздействия на кислотность окружающих почв не оказывал [7, 9, 10]. Близ цинкового завода в Польше, напротив, было описано увеличение разнообразия в сообществах энхитреид [11]. Авторы исследования связали это со снижением плотности *C. sphagnetorum*, доминирующей на фоновых участках и избегающей загрязненных из-за более нейтральных почв или высоких концентраций металлов. Другие виды, наоборот, вселялись на загрязненные участки, что привело к снижению доминирования и увеличению выравненности сообществ импактной территории.

Важно отметить, что структура разнообразия сообществ энхитреид в фоновой и импактной зонах довольно сходна (см. рис. 6а). Это может означать, что выглядящее катастрофическим снижение численности в импактной зоне слабо затронуло структуру сообществ как таковую. Снижение встречаемости, отмеченное в импактной зоне почти для всех видов (см. табл. 1), позволяет предположить, что менее обильные виды энхитреид просто пока не были учтены. Косвенно подтверждать это предположение может то, что почти все виды,

Таблица 1. Встречаемость энхитреид в пробах и на пробных площадях в разных зонах загрязнения

Вид	В пробах		На ПП	
	Ф	И	Ф	И
<i>Buchholzia appendiculata</i> (Buchholz, 1863)	0.7	0	1	0
<i>Fridericia auritoides</i> Schmelz, 2003	0.2	0	0.4	0
<i>Fridericia bulboides</i> Nielsen & Christensen, 1959	0.1	0	0.2	0
<i>Fridericia callosa</i> (Eisen, 1878)	0.2	0	0.2	0
<i>Fridericia lacii</i> Dózsa-Farkas, 2009	0.2	0	0.2	0
<i>Fridericia paroniana</i> Issel, 1904	0.2	0	0.4	0
<i>Fridericia schmelzi</i> Cech & Dózsa-Farkas, 2005	0.1	0	0.2	0
<i>Fridericia</i> sp.	0.6	0	1	0
<i>Henlea ghilarovi</i> Nurminen, 1980	0.1	0	0.2	0
<i>Henlea perpusilla</i> Friend, 1911	0.2	0	0.6	0
<i>Henlea</i> sp.	0.3	0	0.8	0
<i>Marionina communis</i> Nielsen & Christensen, 1959	0.4	0	0.8	0
<i>Marionina vesiculata</i> Nielsen & Christensen, 1959	0.1	0	0.2	0
<i>Marionina</i> sp.	0.2	0	0.8	0
<i>Stercutus niveus</i> Michaelsen, 1888	0.2	0	0.6	0
<i>Cognettia sphagnetorum</i> (Vejdovský, 1878)	0.3	0.03	0.6	0.2
<i>Enchytraeus buchholzi</i> Vejdovský, 1878	0.7	0.10	0.8	0.6
<i>Enchytraeus</i> sp.	0.1	0.03	0.4	0.2
<i>Enchytronia parva</i> Nielsen & Christensen, 1959	0.5	0.03	0.6	0.2
<i>Fridericia ratzeli</i> (Eisen, 1872) s.l.	0.3	0.13	0.6	0.4
<i>Henlea nasuta</i> (Eisen, 1878)	0.5	0.03	1	0.2
<i>Bryodrilus</i> sp.	0	0.03	0	0.2
<i>Cognettia glandulosa</i> (Michaelsen, 1888)	0	0.03	0	0.2

Примечание. Зоны загрязнения: Ф – фоновая, И – импактная. Встречаемость видов в пробах в фоновой зоне рассчитана для $n = 20$, в импактной – для $n = 30$; встречаемость на пробных площадях (ПП) в обеих зонах – для $n = 5$.

представленные в импактной зоне, обладают высоким обилием в фоновой (см. Приложение, табл. S3).

Также необходимо учесть распределение энхитреид по размерным классам, диапазон значений которого сопоставим в обеих зонах (см. рис. 5). У энхитреид масса тесно связана с длиной и коррелирует с видовой принадлежностью [30], поэтому присутствие почти всех размерных классов вблизи завода, несмотря на двадцатикратное снижение биомассы, позволяет предположить более высокое разнообразие, чем выявлено в данной работе. Более непосредственное подтверждение – высокое сходство кумуляционных кривых фоновой и импактной зон в области реально кумулированного разнообразия (см. рис. 6б), а также результаты ординации структуры сообществ энхитреид (рис. 8). Состояние сообществ в импактной зоне СУМ-За менее стабильно (расстояние до центроидов ординационных диаграмм увеличено), и видов,

тяготеющих к условиям загрязненной территории, на данном этапе работы не установлено. Однако для выявления действительного разнообразия импактной зоны необходимы значительные дополнительные усилия (минимальная выборка оценена в 50 проб, оптимальная – в 150–200 проб, см. рис. 7). Этот вывод может служить методическим ориентиром при организации дальнейших работ в данном направлении.

Несмотря на приведенные аргументы, значительное снижение плотности, видового богатства и биомассы энхитреид в импактной зоне СУМЗа позволяет констатировать выраженный негативный эффект во всех почвенных горизонтах и вариантах объединения слоев почвенного керна (см. рис. 4). С методической точки зрения это может означать, что общий тренд реакции сообществ энхитреид на загрязнение возможно корректно определить при анализе любого из приведенных параметров

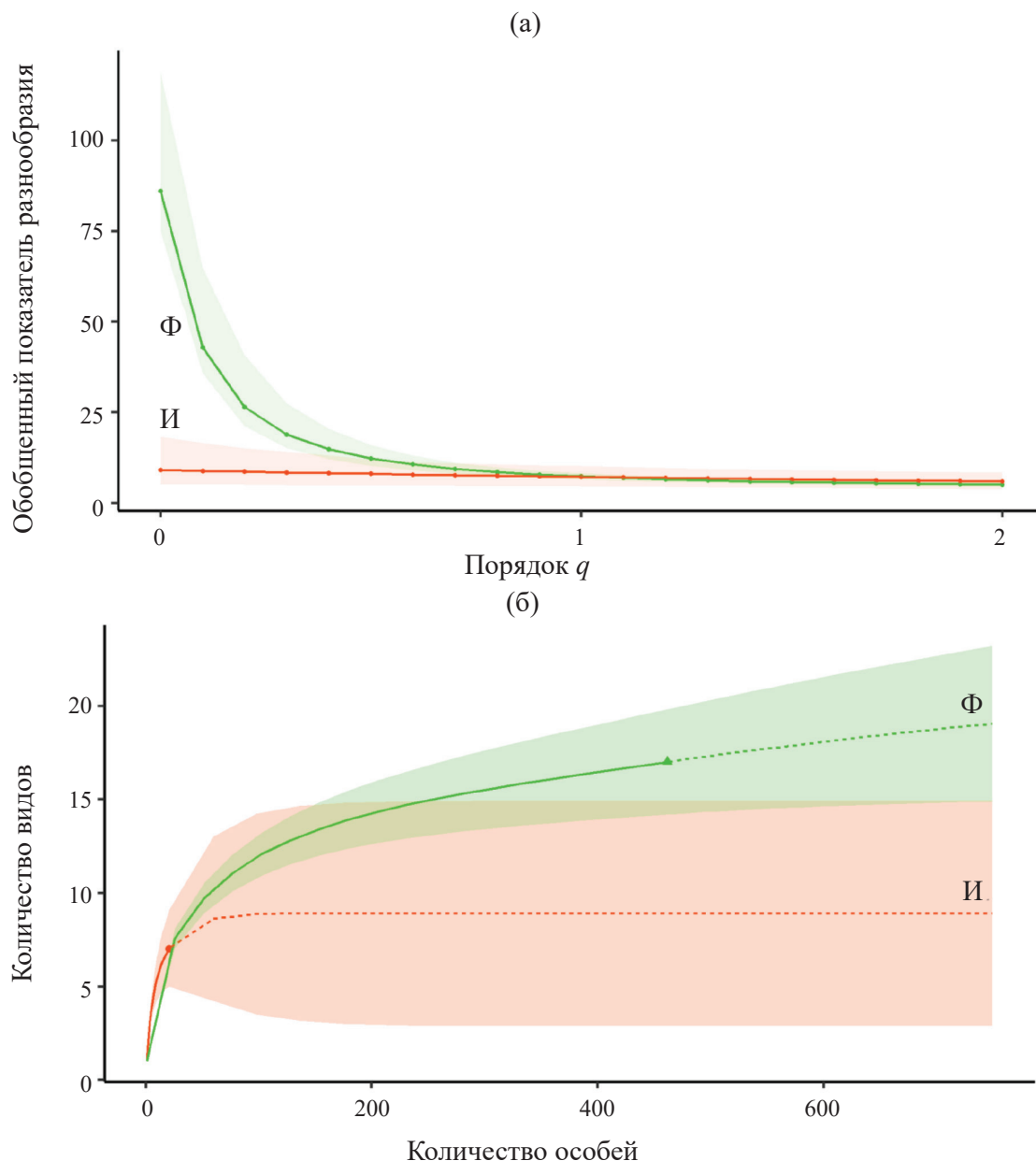


Рис. 6. Профили показателей разнообразия (числа Хилла) (а) и экстраполяция потенциального разнообразия (б) энхитреид в зонах загрязнения (Ф — фоновая, И — импактная): пунктирные линии — экстраполированные значения; закрашенные области — границы 95%-ного доверительного интервала; учетная единица — пробная площадь ($n = 5$).

и любого из рассмотренных слоев независимо от глубины изъятия. Однако из-за низкой плотности населения энхитреид в импактной зоне этот вывод должен быть подтвержден результатом исследования с увеличенным объемом выборки.

Изменение вертикального распределения

Общая плотность и биомасса энхитреид в вертикальном отношении распределены неравномерно и в фоновой зоне сосредоточены в верхних 2 см

почвы, что соответствует средней толщине лесной подстилки (см. рис. 2, 3). Аналогичная ситуация описана для почв европейских еловых [15] и сосновых [17, 45] лесов, где в верхних 2–3 см почвы было сконцентрировано 47–70% общей плотности и не менее 54% общей биомассы [45] энхитреид.

На загрязненной территории оба параметра демонстрируют тенденцию к смещению вглубь почвы, “перераспределяясь” в слой 2.1–4 см. Это соответствует ситуации вблизи медеплавильного

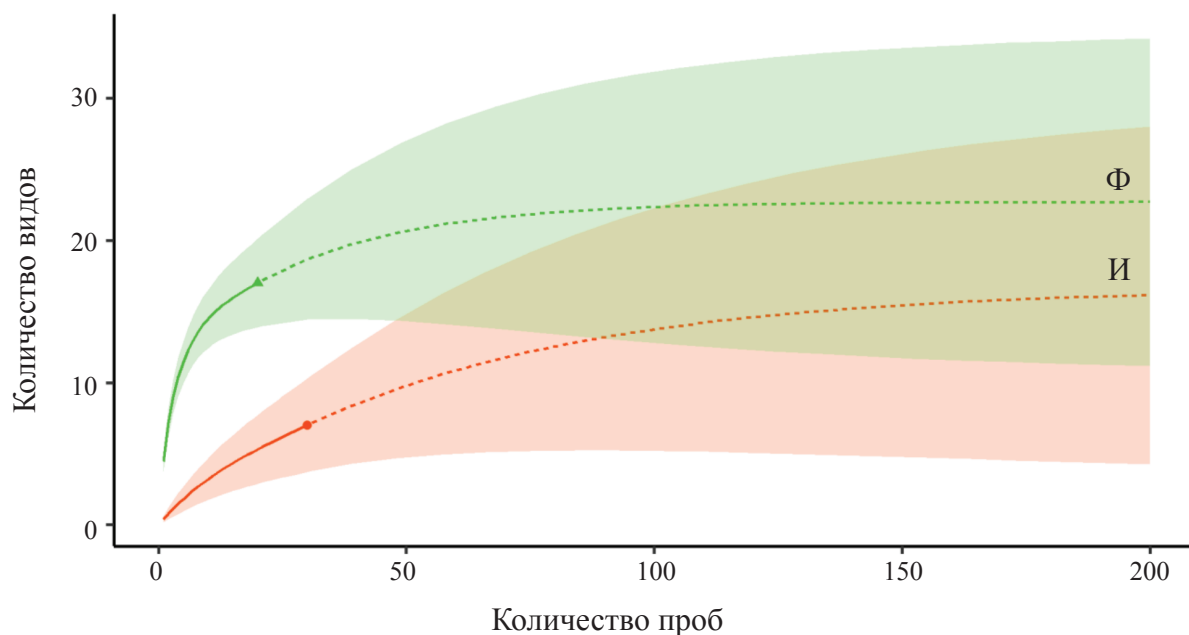


Рис. 7. Экстраполяция потенциального объема выборки в импактной зоне (И), необходимого для достижения видового богатства, сопоставимого со значениями фоновой зоны (Ф): пунктирные линии — экстраполированные значения; закрашенные области — границы 95%-ного доверительного интервала; учетная единица — пробная площадь ($n = 5$).

завода в Швеции, где в верхнем слое (0–3 см) контрольных участков было зарегистрировано 80% от общего обилия энхитреид, а вблизи источника загрязнения — только 50% [14]. Доли плотности и биомассы в лесной подстилке по отношению к общим значениям возросли вблизи СУМЗа (см. рис. 3б, г) и стали приблизительно соответствовать суммам долей плотности и биомассы в слоях 0–2 см и 2.1–4 см фоновой зоны (см. рис. 3а, в). Это явление, несомненно, связано с двукратным увеличением толщины подстилки (с 2.1 ± 0.3 см до 3.8 ± 0.2 см; см. рис. 2б и Приложение, табл. S1) в березняках импактной зоны вследствие хорошо описанного торможения деструкционных процессов [47]. В фоновой зоне толщина подстилки в среднем соответствует слою 0–2 см, в импактной — сумме слоев 0–2 и 2.1–4 см.

Смещение энхитреид в нижнюю часть подстилки вряд ли может быть связано с избеганием поллютантов, поскольку в импактной зоне максимальные концентрации всех металлов (кроме Fe) отмечены как раз в нижнем слое подстилки, на границе с органоминеральным горизонтом [19]. Таким образом, наибольшая плотность энхитреид зарегистрирована в наиболее токсичном слое почвы. Факторами, способными повлиять на вертикальное распределение энхитреид, могут быть количество и качество пищевого субстрата [45, 48], а именно детритного материала возрастом

5–10 лет [49], наибольшая концентрация которого связана как раз с нижней частью подстилки. Другой возможный фактор — недостаточное увлажнение верхней части подстилки, способное вызвать миграцию энхитреид в нижележащие слои [50, 51].

Можно также предположить, что по крайней мере некоторые виды энхитреид могут держаться предпочтительной глубины безотносительно почвенного горизонта, в который она включена. В этом случае подстилка, утолщаясь в импактной зоне, просто “захватывает” новые, более “глубинные”, виды. С этой версией согласуются особенности вертикального распределения вида *Enchytronia parva*, наиболее многочисленного в импактной зоне. Типичный “глубинный” вид [15, 16], *E. parva* в фоновой зоне концентрируется в слое 2.1–4 см (33.3% от общей плотности в слое), относящемся к верхней части органоминерального горизонта. В импактной зоне *E. parva* по-прежнему преобладает в том же слое 2.1–4 см (38.5%), который здесь входит уже в состав лесной подстилки (см. Приложение, табл. S3). Биомасса вида изменяется сходным образом (см. Приложение, табл. S6).

Необходимо отметить, что на данном этапе работы рассуждения об особенностях вертикального распределения энхитреид в импактной зоне в некоторой степени спекулятивны ввиду малого числа собранных червей и их неравномерного распределения.

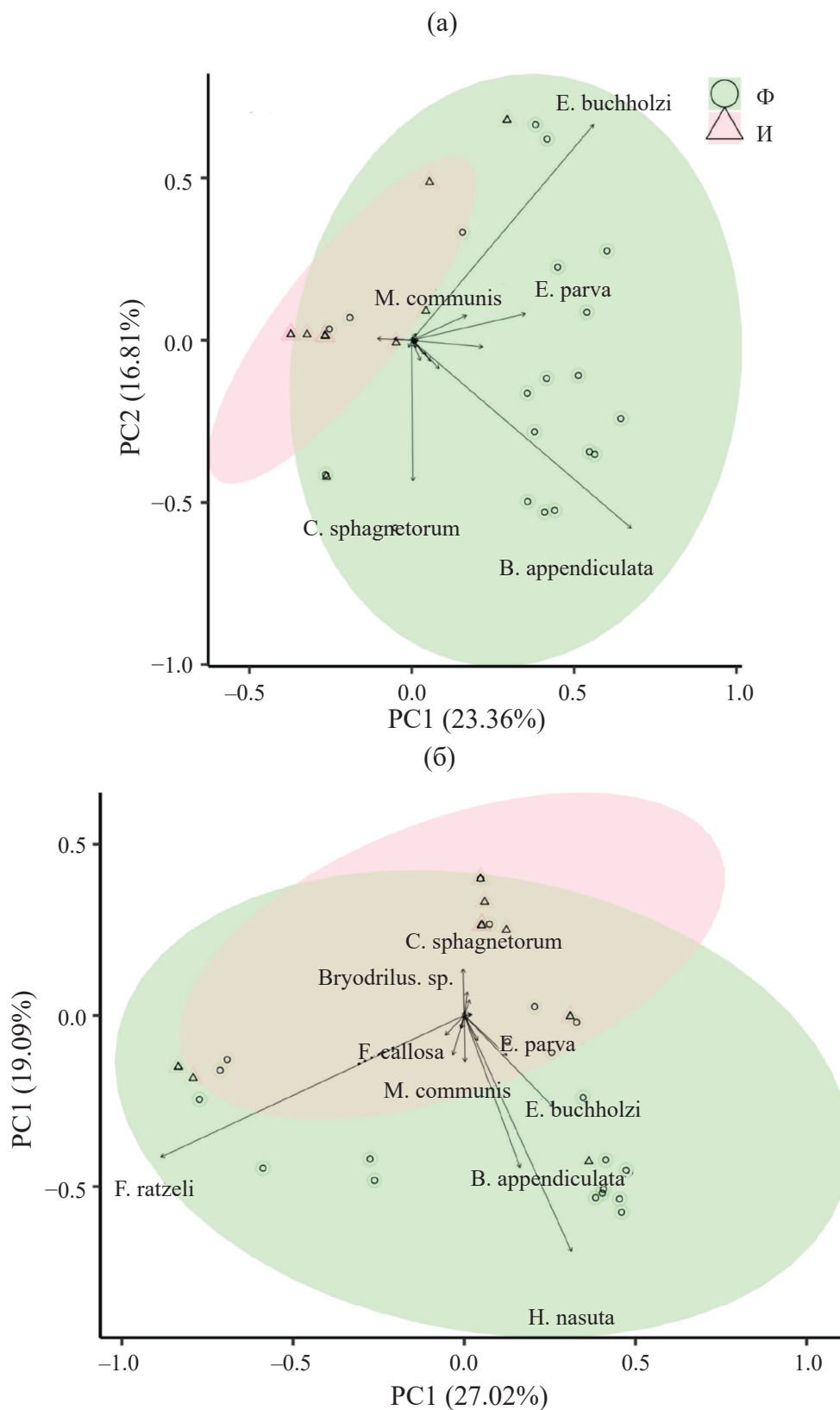


Рис. 8. Ординация обилия (а) и биомассы (б) в сообществах энхитреид методом главных координат (РСА) относительно фактора «зона загрязнения»; зоны загрязнения: Ф – фоновая, И – импактная.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе исследования установлено, что плотность населения, биомасса и видовое богатство энхитреид снижены в березовых лесах в импактной зоне СУМЗа. Тем не менее структура разнообразия сообществ энхитреид изменилась незначительно. Разнообразие в импактной зоне потенциально сопоставимо с фоновым, но его учет затруднен из-за сниженной встречаемости видов. Вертикальное распределение плотности и биомассы энхитреид на загрязненной территории изменено за счет увеличения доли слоя 2.1–4 см, который в фоновой зоне относится к органоминеральному почвенному горизонту, а в импактной – к нижней части лесной подстилки.

Таким образом, тестируемые гипотезы о снижении плотности, биомассы и видового богатства, а также об изменении вертикального распределения энхитреид на загрязненной территории подтверждены. Гипотеза об изменении структуры сообществ энхитреид на данный момент не подтвердилась.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена как составная часть НИОКТР 122021000076+9 в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны Е.Л. Воробейчику (ИЭРиЖ УрО РАН) за участие в обсуждении статьи и предложения по ее улучшению. Авторы искренне благодарны И.Н. Коркиной и Е.Л. Воробейчику (ИЭРиЖ УрО РАН) за предоставленные данные о pH и содержании металлов в почвах пробных площадей; М.Р. Трубиной (ИЭРиЖ УрО РАН) – за предоставленную характеристику растительности.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Согласно решению комиссии по биоэтике ИЭРиЖ УрО РАН (протокол № 14 от 12.05.2023 г.), при исследованиях беспозвоночных не требуется специального одобрения относительно соблюдения этических принципов.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Diden W.A.M.* Ecology of terrestrial Enchytraeidae // *Pedobiologia*. 1993. V. 37. № 1. P. 2–29.
2. *van Vliet P.C.J., Beare M.H., Coleman D.C.* Population dynamics and functional roles of Enchytraeidae (Oligochaeta) in hardwood forest and agricultural ecosystems // *Plant and Soil*. 1995. V. 170. № 1. P. 199–207.
3. *Laakso J., Setälä H.* Sensitivity of primary production to changes in the architecture of belowground food webs // *Oikos*. 1999. V. 87. № 1. P. 57–64.
4. *Gajda Ł., Gorgoń S., Urbisz A.Z.* Food preferences of enchytraeids // *Pedobiologia*. 2017. V. 63. P. 19–36.
5. *Edwards C.A., Subler S., Chen S.K. et al.* Essential criteria for selecting bioindicator species, processes, or systems to assess the environmental impact of chemicals on soil ecosystems // *Bioindicator systems for soil pollution*. Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1996. P. 67–84.
6. *Diden W., Römbke J.* Enchytraeids as indicator organisms for chemical stress in terrestrial ecosystems // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2001. V. 50. № 1. P. 25–43.
7. *Haimi J., Siira-Pietikäinen A.* Decomposer animal communities in forest soil along heavy metal pollution gradient // *Fresenius' J. of Analytical Chemistry*. 1996. V. 354. № 5–6. P. 672–675.
8. *Noteboom J.* Relevance of laboratory toxicity data of *Enchytraeus crypticus* for single species assays and community changes in metal impacted field soils // *Validation of toxicity data and risk limits for soils: Final report*. Report 607505004. Bilthoven: National Institute of Public Health and the Environment, 1998. P. 111–129.
9. *Salminen J., Haimi J.* Horizontal distribution of copper, nickel and enchytraeid worms in polluted soil // *Environmental Pollution*. 1999. V. 104. № 3. P. 351–358.
10. *Haimi J., Mätäsniemi L.* Soil decomposer animal community in heavy-metal contaminated coniferous forest with and without liming // *European J. of Soil Biology*. 2002. V. 38. № 2. P. 131–136.
11. *Tosza E., Dumnicka E., Niklinska M. et al.* Enchytraeid and earthworm communities along a pollution gradient near Olkusz (southern Poland) // *European J. of Soil Biology*. 2010. V. 46. № 3–4. P. 218–224.
12. *Kapusta P., Szarek-Łukaszewska G., Stefanowicz A.M.* Direct and indirect effects of metal contamination on soil biota in a Zn–Pb post-mining and smelting area (S. Poland) // *Environmental Pollution*. 2011. V. 159. № 6. P. 1516–1522.
13. *Kapusta P., Sobczyk L.* Effects of heavy metal pollution from mining and smelting on enchytraeid communities under different land management and soil conditions // *Science of the Total Environment*. 2015. V. 536. P. 517–526.

14. Bengtsson G., Rundgren S. Population-density and species number of enchytraeids in coniferous forest soils polluted by a brass mill // *Pedobiologia*. 1982. V. 24. № 4. P. 211–218.
15. Abrahamsen G. Ecological study of Enchytraeidae (Oligochaeta) in Norwegian coniferous forest soils // *Pedobiologia*. 1972. V. 12. № 1. P. 26–82.
16. Dózsa-Farkas K. Über die vertikale verbreitung der Enchytraeiden (Oligochaeta: Enchytraeidae) in einem hainbuchen-eichenwald Ungarns // *Opusc. Zool. Budapest*. 1992. V. 25. P. 61–74.
17. Pilipiuk I. Enchytraeidae (Oligochaeta) of pine forests in Poland // *Fragmenta Faunistica*. 1993. V. 36. № 6. P. 75–107.
18. Воробейчик Е.Л., Кайгородова С.Ю. Многолетняя динамика содержания тяжелых металлов в верхних горизонтах почв в районе воздействия медеплавильного завода в период сокращения объемов его выбросов // *Почвоведение*. 2017. № 8. С. 1009–1024.
19. Vorobeichik E.L., Korkina I.N. A bizarre layer cake: Why soil animals recolonizing polluted areas shape atypical humus forms // *Science of the Total Environment*. 2023. V. 904. Art. 166810.
20. Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень). Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.
21. Воробейчик Е.Л., Трубина М.Р., Хантемирова Е.В. и др. Многолетняя динамика лесной растительности в период сокращения выбросов медеплавильного завода // *Экология*. 2014. № 6. С. 448–458 [Vorobeichik E.L., Trubina M.R., Khantemirova E.V. et al. Long-term dynamic of forest vegetation after reduction of copper smelter emissions // *Russ. J. Ecol.* 2014. V. 45. № 6. P. 498–507].
22. Воробейчик Е.Л., Ермаков А.И., Гребенников М.Е. Начальные этапы восстановления сообществ почвенной мезофауны после сокращения выбросов медеплавильного завода // *Экология*. 2019. № 2. С. 133–148 [Vorobeichik E.L., Ermakov A.I., Grebennikov M.E. Initial stages of recovery of soil macrofauna communities after reduction of emissions from a copper smelter // *Russ. J. Ecol.* 2019. V. 50. № 2. P. 146–160].
23. Graefe U. Eine einfache methode der extraktion von Enchytraeiden aus bodenproben // *Protokoll des workshops zu methoden der mesofaunaerfassung*. Bremen: Universität Bremen, 1984. P. 1.
24. Kobetičová K., Schlaghamerský J. On the efficiency of three schemes of enchytraeid wet funnel extraction // *Newsletter on Enchytraeidae*. 2003. V. 8. P. 25–31.
25. Schmelz R., Collado R. A guide to European terrestrial and freshwater species of Enchytraeidae (Oligochaeta) // *Soil Organisms*. 2010. V. 82. № 1. P. 1–176.
26. WoRMS. Enchytraeidae d'Udekem, 1855. 2025. URL: <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=2038>
27. Schneider C.A., Rasband W.S., Eliceiri K.W. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis // *Nature Methods*. 2012. V. 9. P. 671–675.
28. Abrahamsen G. Studies on body-volume, body-surface area, density and live weight of Enchytraeidae (Oligochaeta) // *Pedobiologia*. 1973. V. 13. P. 6–15.
29. Makulec G. Enchytraeidae (Oligochaeta) of forest ecosystems. I. Density, biomass and production // *Ekologia Polska*. 1983. V. 31. № 1. P. 9–56.
30. Conti E., Mulder C. Chemistry-driven Enchytraeidae assemblages acting as soil and ecosystem engineers in edaphic communities // *Ecological Indicators*. 2022. V. 144. Art. 109529.
31. Berg M., De Ruiter P., Didden W. et al. Community food web, decomposition and nitrogen mineralisation in a stratified Scots pine forest soil // *Oikos*. 2001. V. 94. № 1. P. 130–142.
32. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. 2025. URL: <http://www.R-project.org/>
33. Wickham H., Francois R., Henry L. et al. A grammar of data manipulation. R package version 1.1.3. 2023. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>
34. Wickham H. *Elegant graphics for data analysis*. New York: Springer-Verlag, 2016. 260 p.
35. Marcon E., Hérault B. An R package to measure and partition diversity // *J. of Statistical Software*. 2015. V. 67. № 8. P. 1–26.
36. Hsieh T.C., Ma K.H., Chao A. iNterpolation and EX-Trapolation for species diversity. R package version 3.0.0. 2022. URL: <http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software-download/>
37. Beck M.W. Ordination plots with ggplot2. R package version 1.1.6. 2021. URL: <https://zenodo.org/badge/latestdoi/35334615>
38. Martinez Arbizu P. Pairwise multilevel comparison using adonis. R package version 0.4. 2020. URL: <https://github.com/pmartinezarbizu/pairwiseAdonis>
39. Roberts D.W. Ordination and multivariate analysis for ecology. R package version 2.1-0. 2023. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=labdsv>
40. Pustejovsky J.E., Chen M., Swan D.M. A calculator for single-case effect sizes. R package version 0.7.3. 2024. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=SingleCaseES>
41. Дегтярев М.И., Зайцев А.С., Данилова М.А. и др. Население почвообитающих энхитреид (Annelida, Clitellata, Enchytraeidae) европейской части России // *Экология*. 2024. № 2. С. 148–157 [Degtyarev M.I., Zaitsev A.S., Danilova M.A. et al. Population of soil-dwelling enchytraeids (Annelida, Clitellata, and Enchytraeidae) in the European part of Russia // *Russ. J. Ecol.* 2024. V. 55. P. 145–153].

42. Degtyarev M.I., Saifutdinov R.A., Korobushkin D.I. et al. Taxonomic diversity and abundance of enchytraeids (Annelida, Clitellata, Enchytraeida) in the Northern Palaearctic. 1. Asian part // Biodiversity Data J. 2024. V. 12. Art. e114682.
43. Nowak E. Enchytraeid communities in successional habitats (from meadow to forest) // Pedobiologia. 2001. V. 45. № 6. P. 497–508.
44. Nurminen M. Ecology of enchytraeids (Oligochaeta) in Finnish coniferous forest soil // Annales Zoologici Fennici. 1967. V. 4. № 2. P. 147–157.
45. Didden W.A.M., de Fluiter R. Dynamics and stratification of Enchytraeidae in the organic layer of a Scots pine forest // Biology and Fertility of Soils. 1998. V. 26. № 4. P. 305–312.
46. Abrahamsen G. Biomass and body-surface area of populations of Enchytraeidae and Lumbricidae (Oligochaeta) in Norwegian coniferous forest soils // Pedobiologia. 1973. V. 13. № 1. P. 28–39.
47. Воробейчук Е.Л. Изменение пространственной структуры деструкционного процесса в условиях атмосферного загрязнения лесных экосистем // Изв. РАН. Серия биологич. 2002. № 3. С. 368–379.
48. Briones M.J.I., Carrera N., Huang J. et al. Substrate quality and not dominant plant community determines the vertical distribution and C assimilation of enchytraeids in peatlands // Functional Ecology. 2020. V. 34. № 6. P. 1280–1290.
49. Briones M.J.I., Ineson P. Use of ¹⁴C carbon dating to determine feeding behaviour of enchytraeids // Soil Biology and Biochemistry. 2002. V. 34. № 6. P. 881–884.
50. Springett J.A., Brittain J.E., Springett B.P. Vertical movement of Enchytraeidae (Oligochaeta) in moorland soils // Oikos. 1970. V. 21. № 1. P. 16–21.
51. Uhía E., Briones M. Population dynamics and vertical distribution of enchytraeids and tardigrades in response to deforestation // Acta Oecologica. 2002. V. 23. P. 349–359.

ENCHYTRAEID COMMUNITIES OF BIRCH FORESTS IN VICINITIES OF THE MIDDLE URAL COPPER SMELTER

A. V. Nesterkov^{a, *}, M. I. Degtyarev^{b, **}, D. V. Nesterkova^a

^a*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Russia 620144 Yekaterinburg*

^b*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,
Russia 119071 Moscow*

*e-mail: nesterkov@ipae.uran.ru

**e-mail: degtyarevmi@gmail.com

Abstract — Enchytraeid communities were studied in the upper soil of birch forests in areas within the pollution gradient of emissions from the Middle Ural Copper Smelter. In the unpolluted area, 17 species were identified (6 to 13 in different sample plots); the average density was 13 666–44 903 ind./m², and the average (raw) biomass was 1 357–3 699 mg/m². Near the smelter, the population density, biomass, and species richness were reduced by 80, 20, and 2.4 times, respectively. However, the communities structure of diversity changed insignificantly, and the diversity of enchytraeids in the impact zone is potentially comparable to the one of the background zone. In the background zone, the highest density and biomass values were concentrated in the upper layer (0–2 cm) of the soil, corresponding to the forest litter (61 and 63%, respectively). In the impact zone, the vertical distribution of enchytraeids was different: density (59%) and biomass (61%) were redistributed to the underlying (2.1–4 cm) layer (corresponding to bottom layer of the litter) containing the highest concentrations of metals. Changes in vertical distribution of enchytraeids are not expected to be related to pollution effects.

Keywords: Enchytraeidae, oligochaetes, abundance, biomass, species richness, diversity, vertical distribution, industrial pollution, heavy metals