

**МОДЕЛЬНЫЙ ЭКСПЕРИМЕНТ ДЛЯ ЧЕРНОЗЁМА:
АККУМУЛЯЦИЯ УГЛЕРОДА И АЗОТА В КОПРОЛИТАХ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ
(*APORRECTODEA CALIGINOSA*, *LUMBRICUS RUBELLUS*)**

Фролов О.А.^{1,2*}, Степанов А.Л.³, Милановский Е.Ю.⁴

¹⁾ Югорский государственный университет, Ханты-Мансийск, Россия

²⁾ Институт общей физики имени А.М. Прохорова РАН, Москва, Россия

³⁾ МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

⁴⁾ Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения им. В.А. Ковды РАН, Пушкино, Россия

*6.40.7.4@mail.ru

**CARBON AND NITROGEN ACCUMULATION IN EARTHWORMS CASTS
(*APORRECTODEA CALIGINOSA*, *LUMBRICUS RUBELLUS*)
A MODEL EXPERIMENT WITH CHERNOZEM**

Frolov O.A.^{1,2*}, Stepanov A.L.³, Milanovskii E.Ju.⁴

¹⁾ Yugra State University, Khanty-Mansiysk, Russia

²⁾ Prokhorov General Physics Institute of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

³⁾ Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

⁴⁾ V.A. Kovda Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, Russian Academy of Sciences, Pushchino, Russia

*6.40.7.4@mail.ru

Цитирование: Фролов О.А., Степанов А.Л., Милановский Е.Ю. 2026. Модельный эксперимент для чернозёма: аккумуляция углерода и азота в копролитах дождевых червей (*Aporrectodea caliginosa*, *Lumbricus rubellus*). // Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата. Т. 17. № 2. С. 109-126.

Citation: Frolov O.A., Stepanov A.L., Milanovskij E.Ju. 2026. Carbon and nitrogen accumulation in earthworms casts (*Aporrectodea caliginosa*, *Lumbricus rubellus*) a model experiment with chernozem. *Environmental Dynamics and Global Climate Change*, 17(2): 109-126.

DOI: 10.18822/edgcc707197

АННОТАЦИЯ

Данная работа посвящена изучению роли дождевых червей в преобразовании органического вещества в почве. Исследование включает анализ влияния дождевых червей на разрушение растительных остатков, их преобразование за счет пассажа через пищеварительный тракт и поступление в почву. Лабораторные эксперименты проведены с двумя видами дождевых червей, опадом клена *Acer platanoides* (L), пожнивными остатками кукурузы *Zea mays* (L) и почвой (пахотный горизонт чернозема миграционно-мицелиарного). В рамках двух контролируемых экспериментов с участием видов *Aporrectodea caliginosa* и *Lumbricus rubellus* изучили влияние деятельности червей на содержание углерода и азота в почве и копролитах. Применялся элементный (C, N) и изотопный (¹²C/¹³C и ¹⁴N/¹⁵N) анализ. Были выявлены различия в интенсивности преобразования органического вещества, обусловленные различиями в экологических группах дождевых червей. В частности, *L. rubellus* показал большую способность к стабилизации углерода в почве, чем *A. caliginosa*. Общая доля углерода, поступающего из растительных остатков в копролиты, составляла 16-21% для *A. caliginosa* и 22-36% для *L. rubellus*. Увеличение содержания азота в копролитах не столь ярко выражено, как в случае с углеродом, и отмечается в эксперименте с *Z. mays* для *A. caliginosa*. Фракционирование для азота (¹⁴N/¹⁵N) наблюдается для *A. caliginosa*, но не наблюдается для *L. rubellus*. Установлена видоспецифичность процессов преобразования углерода и азота. Показано, что деятельность микроорганизмов в отсутствие дождевых червей существенно

уменьшает поступление азота и углерода в почву. Результаты исследования подтверждают значительную экологическую роль дождевых червей в циклах углерода и азота в наземных экосистемах.

Ключевые слова: углерод, азот, эндогеянные дождевые черви, эпигейные дождевые черви, чернозем миграционно-мицелиарный, изотопы, экология.

ABSTRACT

The study of the role of earthworms in soil ecosystems represents a relevant task in modern ecological science. In recent years, increasing attention has been paid to their involvement in the decomposition of organic matter, the formation of soil structure, and their participation in biogeochemical cycles. Existing research has established that earthworms actively fractionate soil organic matter (SOM), promote soil aggregation by incorporating SOM into macroaggregates, and participate in the processes of organic matter stabilization and regulation of carbon and nitrogen cycling. These processes have a significant impact on soil fertility, structural stability, and the climate regulating functions of forest and agricultural ecosystems.

The mechanisms by which earthworms influence soil processes are related to their ability to decompose plant residues, mix the soil and activate the microbial community. In particular, studies show that earthworms facilitate the incorporation of plant residues into the soil, activate microbial processes, and their interaction with the microbial community affects the rate of mineralization and carbon sequestration. The influence of different earthworm species on these processes is species specific, which is determined by their ecological characteristics and lifestyle.

The aim of the study is to estimate the amount of carbon and nitrogen entering the soil with the casts of two earthworm species from different ecological groups.

A model experiment was conducted with *Aporrectodea caliginosa* (S.), a cosmopolitan, endogeic (soil-dwelling) earthworm, and *Lumbricus rubellus* (H.), also cosmopolitan but epigeic (litter-dwelling). The selection of *A. caliginosa* and *L. rubellus* was based on their differing lifestyles and feeding behaviors, which allows for an assessment of how these factors influence organic matter transformation and isotope ratios.

Two experiments were conducted:

1. The first experiment involved maple leaf litter (*Acer platanoides* L.) and two earthworm species (*A. caliginosa* and *L. rubellus*) kept separately.

2. The second experiment used corn crop residues (*Zea mays* L.) with *A. caliginosa* earthworms.

The experiments were compared with two controls: (1) the original soil; (2) soil with plant residues on the surface. In the experiment with *A. caliginosa* (2), the soil was from the arable horizon of a migratory-myceloid chernozem (51.616667° N; 36.261667° E). In the experiment with *Z. mays* (2), the soil was from the arable horizon of an unaltered black steppe (existing since April 30, 1947), also a migratory-myceloid chernozem (51.566667° N; 36.083333° E). In soil, casts and plant residues were determined the contents of carbon (%), nitrogen (%), C/N ratio, as well as isotope of carbon ($\delta^{13}\text{C}$, ‰) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$, ‰).

Comparing casts and the soil where the worms lived to these controls enabled conclusions about the extent to which earthworms are involved in transforming plant residues, relative to microbial activity in the soil (control with plant residues). The comparison of casts and the soil where the worms lived also allowed assumptions about the key transformation mechanisms—whether through passage via the gut forming casts or through soil mixing, mucus secretion, and microbial activation.

Results showed that earthworm activity significantly increases the **content of organic carbon** in casts:

- In the casts of *A. caliginosa*, the organic carbon content increased relative to the soil by $0.4 \pm 0.1\%$ in the maple litter experiment and by $0.6 \pm 0.1\%$ in the corn crop residue experiment.
- In the casts of *L. rubellus*, the organic carbon content increased by $1.4 \pm 0.1\%$.

In the presence of earthworms, **share of carbon** from plant residues transferred to:

- *caliginosa* casts: $18.1 \pm 0.9\%$ (for maple) and $20.2 \pm 0.7\%$ (for corn);
- *L. rubellus* casts: $35.4 \pm 0.7\%$ (for maple).
- In the absence of earthworms, the values were $2.7 \pm 0.5\%$ (for maple) and $1.7 \pm 0.1\%$ (for corn).

L. rubellus earthworms contribute more to increasing organic carbon in the soil than *A. caliginosa*. The increase in nitrogen in the casts is not as pronounced as in the case of carbon and was observed for *A. caliginosa* in the experiment (2). As a result of *A. caliginosa* activity, nitrogen fractionation ($^{14}\text{N}/^{15}\text{N}$) was observed; this effect was not seen for *L. rubellus*.

Discussion of the results leads to the conclusion that earthworms play an important role in increasing carbon and nitrogen stocks in the soil and participate in stabilizing soil structure. The influence of earthworm species manifests itself in differences in the mechanisms and efficiency of organic matter processing, which is important to consider when modeling soil processes and developing methods to improve soil fertility.

Overall, the results confirm that earthworms are linking agents in the biogeochemical cycle, and their activity must be taken into account in soil resource management and in assessing the ecological state of ecosystems. The study's conclusions emphasize the importance of considering earthworm species composition and their ecological traits when studying their contribution to carbon and nitrogen transformation, when developing technologies for environmentally sustainable land use. The obtained data expand the scientific understanding of the mechanisms of organic matter processing in soil systems and can be used to model carbon and nitrogen cycling processes to assess soil potential in the context of climate change and sustainable development of agro systems.

Keywords: carbon, nitrogen, endogeic earthworms, epigeic earthworms, migratory-mycelial chernozem, isotopes, ecology.

Используемые сокращения

почва А – почва, где жили черви *Aporrectodea caliginosa*;
копролиты А – копролиты червей *Aporrectodea caliginosa*;
почва L – почва, где жили черви *Lumbricus rubellus*;
копролиты L – копролиты червей *Lumbricus rubellus*;
П-контроль – контрольная почва;
ПО – контрольная почва с опадом

ВВЕДЕНИЕ

Изучение рациона питания дождевых червей рассматривается как для отдельных особей [Zenkova et al., 2019: 28-30; Ferlian et al., 2014], так и в рамках экологической группы [Marhan et al., 2007]. Изучаются возможности разложения водорослей дождевыми червями *Eisenia fetida* [Korobushkin et al., 2023], влияние дождевых червей на микробиологическое сообщество почвы [Drut et al., 2023], влияние на почвенное органическое вещество [Guo Y. et al., 2021; Paul et al., 2012], вклад дождевых червей в климаторегулирующие функции лесов [Lukina et al., 2020].

Установлено, что дождевые черви фракционируют органическое вещество почвы (ПОВ) и создают стабильную структуру почвы за счет включения ПОВ в состав макроагрегатов [Lavelle et al., 1997; Brown et al., 2000; Tanner, 2001], объединяют минеральные и органические частицы в процессе прохождения через кишечный тракт [Blanchart et al., 1997; Brown et al., 2000; Lavelle, Spain, 2001]. Эти процессы в сочетании с механизмами биогеохимической стабилизации ПОВ определяют его устойчивость к микробной деградации [Schmidt et al., 2011]. Согласно одному из исследований, проведенному в Новой Зеландии, деятельность дождевых червей способствовала увеличению содержания углерода в почве на 30% [Makeschin, 1997].

В работе [Chang et al., 2016] авторы связали снижение дыхания почвы в присутствии дождевых червей с образованием агрегатов, снижением скорости микробной трансформации лабильного углерода и проявлением активности антимикробных пептидов, продуцируемых червями. Показано увеличение углерода в почве в присутствии дождевых червей: *Amyntas hilgendorfi* (с $4,68 \pm 0,11\%$ до $4,88 \pm 0,09\%$), *Lumbricus rubellus* (с $4,68 \pm 0,11\%$ до $4,87 \pm 0,16\%$), *Octolasion lacteum* (с $4,68 \pm 0,11\%$ до $4,87 \pm 0,11\%$) и *Eisenoides lonnbergi* (с $4,68 \pm 0,11\%$ до $4,73 \pm 0,04\%$). Межвидовые взаимодействия пар видов обычно оказывают аддитивное влияние на минерализацию углерода подстилки и общее дыхание почвы (диапазон от $4,45 \pm 0,16\%$ до $4,69 \pm 0,10\%$). Однако два распространенных вида, *L. rubellus* и *O. lacteum*, оказывают сильное неаддитивное влияние на дыхание почвы и динамику углерода, что приводит к уменьшению потоков CO_2 и увеличению содержания углерода в почве ($5,05 \pm 0,34\%$). Авторы сделали вывод, что механизмы, посредством которых четыре вида дождевых червей влияют на судьбу получаемого из подстилки углерода и его минерализацию, являются видоспецифичными. Эти видоспецифичные реакции, которые различаются по механизмам и/или масштабам, еще более усложняются неожиданными межвидовыми взаимодействиями, а также сложными реакциями почвенных микробных сообществ на наличие ресурсов.

При этом скорость минерализации азота дождевыми червями составляет 88-270 мг/кг биомассы [Makeschin, 1997]. Повышение содержания неорганических форм азота в копролитах связано с увеличением численности микроорганизмов в кишечнике дождевых червей и, соответственно, возрастанием скорости разложения органических остатков по сравнению с почвой [Kharin, Kurakov, 2009; Drake, Horn, 2007; Matthies et al., 1999; Karsten, Drake, 1997].

Другие авторы отмечают, что увеличению содержания азота способствует не только прямой вклад за счет азота, содержащегося непосредственно в самих копролитах, но и опосредованное влияние на содержание азота в почве за счет соединений аммония в копролитах дождевых червей. В работе показано, что однократное внесение в почву экскретов дождевых червей стимулировало нитрификацию. Механизмы влияния дождевых червей на динамику азота в почве могут быть не только прямыми, но и косвенными [Bityutskii et al., 2007: 471].

Современные исследования показывают, что содержание азота в почве увеличивается неодинаково в зависимости от присутствия разных экологических групп червей [Geraskina, 2020].

В полевом эксперименте с дождевыми червями *Lumbricus rubellus* или *Lumbricus terrestris* авторы [Groffman et al., 2015] делают вывод, что стимуляция микробной биомассы (поскольку органический углерод более доступен для метаболизма после переработки дождевыми червями растительных остатков) и активность дождевых червей лежат в основе истощения запасов углерода в почве, а также удержания и поддержания запасов азота в почве, по крайней мере, в северных лиственных лесах. Дождевые черви способствуют увеличению почвенного пула микроорганизмов и облегчают поступление азота из подстилки в стабильное органическое вещество почвы.

Особый интерес во всех работах вызывает вопрос о роли дождевых червей в поступлении и преобразовании углерода и азота в почве. На основании литературных данных можно заключить, что эти процессы видоспецифичны, зависят от почвы и питания дождевых червей. В этом контексте возникает вопрос: сколько углерода поступает из растительных остатков на поверхности почвы в присутствии и отсутствии дождевых червей? Важным аспектом является вопрос количества углерода и азота непосредственно в копролитах дождевых червей по сравнению с почвой, в которой они обитают. Это позволит судить о том, где процессы преобразования углерода и азота протекают интенсивнее: в копролитах – специфических структурах, образующихся за счет прохождения через кишечник дождевого червя, или в почве, где обитают черви, за счет опосредованного влияния на нее (например, выделения слизи, измельчения растительных остатков, перемешивания почвы и т.д.). К сожалению, в большинстве исследований копролиты не выделяются как самостоятельный объект исследования и рассматриваются вместе с почвой, в которой обитают черви. Это важный аспект, т.к. копролиты являются отдельным обособленным объектом, существенно отличающимся по свойствам от окружающей почвы, и механизмы их образования иные, чем воздействие на почву, в которой обитают дождевые черви.

В рамках данной работы была поставлена цель: оценить количество углерода и азота, поступающего в почву с копролитами двух видов из разных экологических групп дождевых червей.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Для выполнения поставленной цели был выбран модельный эксперимент, т.к., с одной стороны, он позволяет проконтролировать условия содержания и уменьшить внешние факторы, а с другой стороны, позволяет однозначно идентифицировать копролиты конкретных видов дождевых червей. В качестве представителей дождевых червей (классификации даны по Bouche M.B., 1972) выбраны: *Aporrectodea caliginosa* (Savigny, 1826) – космополиты, эндогейные (*endogeic*) дождевые черви, обитающие непосредственно в почве и питающиеся в гумусовом горизонте, и *Lumbricus rubellus* (Hoffmeister, 1843) – космополиты, эпигейные (*epigeic*) дождевые черви, обитающие в подстилке и питающиеся в ней. Выбор *A. caliginosa* и *L. rubellus* обусловлен тем, что они отличаются по образу жизни и питанию, что позволяет оценить влияние этих факторов на преобразование органического вещества и изотопные соотношения. Поставлено два эксперимента. Первый эксперимент проводился с кленовым опадом (*Acer platanoides* L.) и двумя видами дождевых червей – *A. caliginosa* и *L. rubellus*, содержащимися раздельно в разных мезокосмах. Второй эксперимент – с пожнивными остатками кукурузы (*Zea mays* L.) для дождевых червей *A. caliginosa*.

Проведено сравнение с двумя контролями: исходной почвой и той же почвой с растительными остатками на поверхности. Сравнение копролитов и почвы, где жили черви, с контролями позволило сделать вывод о степени вовлеченности дождевых червей в преобразование растительных остатков по сравнению с работой почвенного микробного сообщества. Сравнение копролитов и почвы, где жили черви, позволило предположить, какой механизм (за счет прохождения сквозь кишечник и образования копролитов или же за счет перемешивания, слизи, активации микробного сообщества) преобразования почвы дождевыми червями является ключевым.

Эксперимент с *Acer platanoides*

Почва – пахотный горизонт чернозема миграционно-мицелярного по классификации почв [Shishov et al., 2004], отобрана в Курской области (51.616667° N; 36.261667° E). По международной классификации (WRB, 2022) данный тип почвы – Protocalcic Chernozem (Loamic, Pachic). Плотность твердой фазы почвы в слое 0-20 см – 2.55 г/см³. Плотность почвы в слое 0-20 см – 1.18 г/см³ [Shein et al., 2011], рН_{H2O} – (6.32±0.11) [Kholodov et al., 2020].

Почва хранилась в воздушно-сухом виде в течение двух лет для обеспечения минимального остаточного воздействия почвенной биоты на дальнейший эксперимент. Образцы воздушно-сухой почвы (для получения одинакового соотношения почвенных агрегатов в повторностях эксперимента) просеяны на виброгрохоте Anallysette 3 Spartan (Fritsch, Германия). При работе $A = 937.5$ Дж, режим просеивания – амплитуда вибрации $l_a = 2.5$ мм и время просеивания $t = 2$ мин, сита 10, 7.15, 5, 3.15, 2, 1, 0.5, 0.25 мм (соответствие стандарту ISO 3310-1, DSTU). Перед закладкой опыта влажность почвы доводилась до полевой влагоемкости (25%), почва перемешивалась и равномерно распределялась по мезокосмам, представляющим собой цилиндрические сосуды объемом 500 мл. Для каждого из объектов выделено по 3 мезокосма, т.е. всего 12 мезокосмов.

Отбор дождевых червей проводили согласно ISO 23611-1, видовую принадлежность червей устанавливали по определителю [Vsevolodova-Petel, 1997]. Черви в равных долях были представлены ювенильными особями и половозрелыми. Дождевых червей двух видов, *A. caliginosa* и *L. Rubellus*, содержали раздельно в сосудах с добавлением опада (*Acer platanoides*). Опад добавлялся в виде воздушно-сухих цельных листьев на поверхность почвы без перемешивания. Кленовый опад был выбран как хорошо потребляемый дождевыми червями [Satchell, Lowe, 1967; Striganova, 1980]. В качестве контроля использовали два варианта: первый – только исходная почва; второй – исходная почва с растительными остатками на поверхности. Образцы контрольной почвы отбирались с глубины 0-2 см, копролиты собирались суточные с поверхности почвы. Отбирались образцы с поверхности почвы на протяжении всего эксперимента каждый день, начиная со второй недели эксперимента. Отбор проводился в том случае, если на поверхности почвы удавалось идентифицировать и отобрать суточные копролиты. Образцы высушивали и хранили до конца всего эксперимента. По его окончании проводился анализ образцов. С каждого мезокосма для анализов (определение содержания углерода, азота и их изотопов) было отобрано ≈ 3 г средней пробы. Проанализированы образцы: исходная почва (далее П-контроль); почва с опадом (*Acer platanoides*) (далее ПО); копролиты червей *A. caliginosa* (далее копролиты А); копролиты червей *L. rubellus* (далее копролиты L); почва, где жили черви *L. rubellus* (далее почва L); почва, где жили черви *A. caliginosa* (далее почва А). Вес воздушно-сухой почвы в сосудах – 350 г. Вес червей в мезокосмах – 10 г (по 20 особей в мезокосм). Вес опада – 5 г. Экспериментальные сосуды содержали при температуре 17-22°C и весовой влажности почвы 35-40% на протяжении четырех месяцев.

Эксперимент с *Zea mays*

Почва – пахотный горизонт чернозема миграционно-мицелярного бессменного черного пара, существующего с 30 апреля 1947 года [Afanasyeva, 1966: 189], ЦЧЗ им. В.В. Алехина, Курская область (51.566667° N; 36.083333° E). Данная почва выбрана, т.к. на ней никогда не выращивались растения с С4-фотосинтезом (малое содержание изотопа углерода ^{13}C) и корм – растительные остатки *Zea mays* (накапливают изотоп углерода ^{13}C). Это позволит создать контраст в соотношении $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ для копролитов, образующихся из двух основных источников (почвы и растительных остатков). Почва хранилась в воздушно-сухом виде в течение более двух лет для обеспечения минимального остаточного воздействия почвенной биоты на дальнейший эксперимент.

В эксперименте использовали дождевых червей *A. caliginosa*, в равных долях представленных ювенильными и половозрелыми особями. Дождевых червей *A. caliginosa* содержали в сосудах с добавлением растительных остатков. Для эксперимента отбирались воздушно-сухие листья и стебли на базе филиала ФГБУ «Россельхозцентр» по Ставропольскому краю. Растительные остатки добавлялись в виде воздушно-сухих остатков листьев на поверхность почвы без перемешивания. Образцы контрольной почвы отбирались с глубины 0-2 см, копролиты собирались суточные с поверхности почвы. Отбирались образцы с поверхности почвы на протяжении всего эксперимента каждый день, начиная со второй недели эксперимента. Отбор проводился в том случае, если на поверхности почвы удавалось идентифицировать и отобрать суточные копролиты. Образцы высушивали и хранили до конца всего эксперимента. По окончании эксперимента проводился анализ образцов. С каждого мезокосма для анализов (определение содержания углерода, азота и их изотопов) было отобрано ≈ 3 г средней пробы. Проанализированы образцы: почва (далее П-контроль); почва с растительными остатками (*Zea mays*) (далее ПРО); копролиты червей *A. caliginosa* (далее копролиты А); почва, где жили черви *A. caliginosa* (далее почва А). Вес воздушно-сухой почвы в сосудах – 350 г. Вес червей в мезокосмах – 10 г (по 20 особей в мезокосм). Вес опада – 5 г. Экспериментальные сосуды содержали при температуре 17-22°C и весовой влажности почвы 35-40% на протяжении пяти месяцев. Для каждого из объектов выделено по 3 мезокосма, т.е. всего 9 мезокосмов.

Определение углерода (%), азота (%), изотопов (‰) углерода и азота

Анализы проведены в Центре коллективного пользования «Лаборатория радиоуглеродного датирования и электронной микроскопии» Института географии РАН. Полученные образцы анализировались на масс-спектрометрической системе *precisION IRMS* (Isoprime, Великобритания) в сочетании с элементным CHNS-анализатором *Vario Isotope Cube* (Elementar, Германия). Для определения углерода и азота использовали метод сухого сжигания с применением элементного анализатора (CHNS), использовали стандарт *Acetanilide B2114* (Elemental Microanalysis, UK). При анализе изотопного состава образцы проанализированы относительно референтных газов высокой чистоты (N_2 и CO_2), откалиброванных по стандартным материалам МАГАТЭ (IAEA-CH3-целлюлоза, IAEA-600-кофеин). Стандарты *Casein B2155*, *Urea B2174* и *Sorghum Flour B2159* (Elemental Microanalysis, UK) использовали в качестве рабочих лабораторных стандартов и построения калибровочной кривой. Образцы рабочих стандартов анализировали перед партией образцов и после каждой 10-й пробы. Соотношение $^{14}N/^{15}N$ и $^{12}C/^{13}C$ выражали в тысячных долях (промилле, ‰) отклонения от международного стандарта ($\delta^{15}N$ и $\delta^{13}C$ соответственно). Аналитическая погрешность определения изотопного состава углерода и азота в пределах $\pm 0.2\%$.

Для образцов были выполнены пробоподготовка и определение содержания углерода (%), азота (%) и соотношения C/N, а также изотопных подписей углерода ($\delta^{13}C$, ‰) и азота ($\delta^{15}N$, ‰). Для образцов почвы проводили процедуру очистки образцов от карбонатов парами HCl (Harris et al., 2001). Образцы растительных остатков (клён, кукуруза) были гомогенизированы до состояния тонкой пыли без химической обработки. Для анализа органического вещества почвы брали массу навески ~ 6 мг, для растительных остатков масса навески ~ 2 мг.

Статистический анализ

Для анализа свойств объектов использовали трехкратную повторность. Статистическую обработку проводили с использованием программного пакета *Excel 2019* и *Statistica 8*. В таблице представлены результаты сравнения средних по t-критерию Стьюдента. Проверка на нормальность распределения данных осуществлена по критериям Колмогорова – Смирнова, Шапиро – Уилка (представлено в приложении).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Эксперимент с *Acer platanoides*

Содержание органического углерода (C_{org} , %) больше в копролитах *L. rubellus* (копролиты L) и почве, где жили *L. rubellus* (почва L), по сравнению с копролитами *A. caliginosa* (почва A) и почвой с *A. caliginosa* (почва L). В почве (П-контроль) и почве с опадом (ПО) содержание C_{org} не отличается. Значения контроля (П-контроль, ПО) меньше, чем значения в копролитах (копролиты A, копролиты L) и почве, где жили черви (почва A, почва L). Это позволяет предположить, что преобразование растительных остатков на поверхности почвы без дождевых червей мало, а при их наличии этот процесс существенно эффективнее. Изотопная подпись ($\delta^{13}C$, ‰) показывает аналогичную закономерность (Табл. 1). Наблюдается уменьшение содержания тяжелого изотопа ^{13}C в объектах (копролиты A, копролиты L, почва A, почва L) по сравнению с опадом клёна и увеличение по сравнению с исходной почвой (П-контроль). Это изменение, очевидно, связано с потреблением дождевыми червями опада клёна, чье изотопное соотношение свидетельствует о существенно меньшем содержании тяжелого изотопа ^{13}C по сравнению с контрольной почвой в эксперименте. Это указывает на то, что дождевые черви активно преобразуют растительные остатки и включают их в копролиты и почву, где они живут. Второй контроль (ПО) не отличался от исходной почвы (П-контроль) и отличался от остальных объектов (копролиты A, копролиты L, почва A, почва L). Это показывает, что преобразование растительных остатков на поверхности почвы протекает крайне медленно и неэффективно.

Содержание азота (N, %) больше в копролитах (копролиты A, копролиты L) по сравнению с контролем (П-контроль) и не отличается от второго контроля (ПО). Соотношение углерода к азоту

(C/N) возрастает в копролитах относительно контроля. Изменение $\delta^{15}\text{N}$ в образцах не является достоверным, за исключением одного случая. В копролитах (копролиты А) и почве, где жили *A. caliginosa* (почва А), относительно контрольной почвы (П-контроль) происходит уменьшение содержания изотопа ^{15}N . Это показывает, что влияние дождевых червей на содержание азота не столь велико, как на изменение содержания углерода. По всей видимости, этот процесс не только видоспецифичен (т.к. не наблюдается явных отличий для *L. rubellus*, но и отсутствие отличий с контролем (ПО) указывает на то, что наличие растительных остатков является куда более критичным, чем деятельность дождевых червей). Для подтверждения достоверности различий приведено сравнение средних по t-критерию в приложении 2.

Таблица 1. Содержание в образцах органического углерода (C, %), азота (N, %), соотношение углерода к азоту, изотопный состав азота ($\delta^{15}\text{N}$), изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}$). Значения представлены в виде среднего $\pm$ стандартная ошибка.

Table 1. Content of organic carbon (C, %), nitrogen (N, %), carbon to nitrogen ratio, nitrogen isotopic composition ($\delta^{15}\text{N}$), and carbon isotopic composition ($\delta^{13}\text{C}$) in the samples. Values are presented as mean $\pm$ standard error.

	Опад (<i>A. platanoides</i>)	Почва с опадом	Почва	Почва А	Копролиты А	Почва L	Копролиты L
C, %	29.97 $\pm$ 2.89	4.27 $\pm$ 0.1	4.18 $\pm$ 0.02	4.59 $\pm$ 0.1	4.63 $\pm$ 0.1	4.93 $\pm$ 0.22	5.61 $\pm$ 0.23
N, %	1.59 $\pm$ 0.11	0.44 $\pm$ 0.01	0.39 $\pm$ 0.01	0.4 $\pm$ 0.01	0.44 $\pm$ 0.01	0.46 $\pm$ 0.02	0.46 $\pm$ 0.03
C/N	19.79 $\pm$ 3.05	9.62 $\pm$ 0.21	10.65 $\pm$ 0.21	11.49 $\pm$ 0.43	10.62 $\pm$ 0.34	10.78 $\pm$ 0.1	12.09 $\pm$ 0.21
$\delta^{15}\text{N}$, ‰*	3 $\pm$ 1.1	4.4 $\pm$ 0.41	4.5 $\pm$ 0.2*	5.6 $\pm$ 0.31	5.6 $\pm$ 0.36	5 $\pm$ 0.2*	4.8 $\pm$ 0.2*
$\delta^{13}\text{C}$, ‰*	-29.1 $\pm$ 0.2*	-25.8 $\pm$ 0.2*	-25.7 $\pm$ 0.2*	-26.3 $\pm$ 0.2*	-26.3 $\pm$ 0.2*	-26.5 $\pm$ 0.3	-26.9 $\pm$ 0.2*

*Примечание: аналитическая погрешность определения изотопного состава в пределах ± 0.2 ‰; в случае если расчетная ошибка была меньше, она заменена на 0.2.

Эксперимент с *Zea mays*

Согласно первому эксперименту, проведенному с двумя видами дождевых червей, отличия, связанные с деятельностью *L. rubellus*, ярко выявлены на фоне *A. caliginosa*. Это логично, поскольку последние принадлежат к эндогеям дождевым червям и обитают в минеральной части почвы. Следовательно, их взаимодействие с подстилкой или опадом не столь ярко выражено, как у *L. rubellus*. Для уточнения вклада *A. caliginosa* проведен второй эксперимент с более контрастным отличием в соотношении изотопов углерода в контроле и растительных остатках.

Содержание органического углерода ($C_{\text{орг}}$, %) больше в копролитах (копролиты А) и почве (почва А) по сравнению с контролем (П-контроль, ПРО). В почве и в почве с растительными остатками содержание $C_{\text{орг}}$ не отличается и меньше, чем в копролитах и почве, где жили черви. Изотопная подпись ($\delta^{13}\text{C}$, ‰) показывает аналогичную закономерность. Растительные остатки (*Z. mays*) характеризуются меньшим содержанием тяжелого изотопа ^{13}C , чем исходная почва (П-контроль). Объекты (копролиты А, почва А) содержат больше тяжелого изотопа ^{13}C , чем контроли (П-контроль, ПРО), но меньше, чем растительные остатки. Контроли (П-контроль, ПРО) между собой не отличаются. Почва, где жили черви, и копролиты (копролиты А, почва А) также не различаются. Это демонстрирует аналогичную закономерность, что наблюдалась в эксперименте с клёном для *L. rubellus*. Деятельность дождевых червей для поступления углерода в почву из растительных остатков с поверхности является ключевой и определяет поступление углерода в почву.

Содержание азота (N, %) больше в копролитах (копролиты А) по сравнению с другими объектами, контроль (П-контроль) находился на одном уровне с почвой (почва А), а контроль (ПРО) занимал промежуточное положение между ними. Соотношение углерода к азоту (C/N) возрастает в почве (почва А) относительно контроля (П-контроль, ПРО) и копролитов (копролиты А) (Табл. 2). В растительных остатках (*Z. mays*) содержание изотопа ^{15}N больше, чем в исходной почве. При этом в копролитах (копролиты А) и почве, где жили *A. caliginosa* (почва А), содержание изотопа ^{15}N меньше, чем в растительных остатках и контроле (ПО), и остается на одном уровне с исходной почвой (П-контроль). Это входит в противоречие с тем, что мы наблюдаем для элементного анализа азота. Более того, наблюдается противоречивая ситуация, когда средние значения изотопной подписи ($\delta^{15}\text{N}$, ‰) имеют тенденцию к изменению, которое не обусловлено исходными субстратами (растительными

остатками и исходной почвой) (Табл. 2). Аналогичная закономерность есть и для эксперимента с клёном (Табл. 1). Сравнение средних для определения достоверности различий приведено в приложении 4.

Таблица 2. Содержание в образцах органического углерода (C, %), азота (N, %), соотношение углерода к азоту, изотопный состав азота ($\delta^{15}\text{N}$), изотопный состав углерода ($\delta^{13}\text{C}$). Значения представлены в виде среднего $\pm$ стандартная ошибка.

Table 2. Content of organic carbon (C, %), nitrogen (N, %), carbon-to-nitrogen ratio, nitrogen isotopic composition ($\delta^{15}\text{N}$), and carbon isotopic composition ($\delta^{13}\text{C}$) in the samples. Values are presented as mean $\pm$ standard error.

	Растительные остатки (<i>Z. mays</i>)	Почва с растительными остатками	Почва	Почва А	Копролиты А
C, %	33.6 $\pm$ 3.29	3.22 $\pm$ 0.06	3.16 $\pm$ 0.09	3.79 $\pm$ 0.15	3.727 $\pm$ 0.02
N, %	1.2 $\pm$ 0.26	0.33 $\pm$ 0.03	0.31 $\pm$ 0.01	0.32 $\pm$ 0.01	0.364 $\pm$ 0.01
C/N	35.5 $\pm$ 9.72	9.72 $\pm$ 0.81	10.12 $\pm$ 0.56	11.88 $\pm$ 0.26	10.259 $\pm$ 0.24
$\delta^{15}\text{N}$, ‰*	-2.2 $\pm$ 1.99	3.3 $\pm$ 0.49	4.7 $\pm$ 0.2*	5.4 $\pm$ 0.5	4.8 $\pm$ 0.2*
$\delta^{13}\text{C}$, ‰*	-14.6 $\pm$ 0.6	-25.5 $\pm$ 0.2*	-25.6 $\pm$ 0.2*	-23.4 $\pm$ 0.35	-24 $\pm$ 0.2*

*Примечание: аналитическая погрешность определения изотопного состава в пределах $\pm 0.2\text{‰}$; в случае если расчетная ошибка была меньше, она заменена на 0.2.

Доля углерода, поступившего из опада в копролиты и почву

Исходя из результатов изотопного анализа, можно предположить, что не наблюдается фракционирования изотопов углерода ($^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$). Присутствуют признаки фракционирования по изотопам азота ($^{14}\text{N}/^{15}\text{N}$) в результате деятельности дождевых червей. Об этом свидетельствует увеличение $\delta^{15}\text{N}$ в экспериментах в объектах, связанных с дождевыми червями *A. caliginosa* (копролиты А, почва А), в то время как значение $\delta^{15}\text{N}$ для корма (опад *A. platanooides*, растительные остатки (*Z. mays*)) существенно меньше исходной почвы в экспериментах (П-контроль). Если бы поглощение растительных остатков и смешение с почвой проходило равномерно без фракционирования, то наблюдалось бы промежуточное значение (как в случае со вторым контролем (ПО, ПРО), но этого не наблюдается для объектов, связанных с присутствием дождевых червей. Для дождевых червей *L. rubellus* подобного эффекта не наблюдается.

Проанализировав данные по изотопным подписям и содержанию углерода, можно заметить увеличение углерода в копролитах дождевых червей. Для *L. rubellus* этот эффект более ярко выражен, что логично, учитывая их экологическую роль, сконцентрированную в первую очередь на потреблении подстилки и растительных остатков на поверхности почвы. Любопытно, что даже просто наличие на поверхности почвы растительных остатков в отсутствие дождевых червей приводит к увеличению содержания углерода (за счет деятельности микроорганизмов).

Видя абсолютные значения, нельзя сделать вывод о том, какой из видов дождевых червей эффективнее преобразовывает растительные остатки. Какая величина вклада в увеличение углерода в копролитах происходит за счет органического вещества почвы (а чернозем в этом плане наиболее яркий представитель) и какая – за счёт преобразования собственно растительных остатков. Для того чтобы узнать, какой вклад растительных остатков или же, перефразируя, какой механизм повышения углерода в копролитах, необходимо воспользоваться изотопной подписью. В нашем случае источники углерода подобраны так, что имеют разные изотопные подписи, существенно отличающиеся друг от друга. Это позволяет сделать возможным использование модели смешивания для расчета вклада органического вещества почвы и растительных остатков в накопление углерода в копролитах.

Для достоверно отличающихся значений (согласно приложениям 1, 3) был проведен расчет доли экспериментально внесенного за счет опада углерода и азота в почву и копролиты. Доля определенного ресурса может быть вычислена с помощью «моделей смешивания» (“mixing models”) по формуле (1) [Tiunov, 2007]:

$$\alpha = (\delta_T - \delta_B) / (\delta_A - \delta_B), \quad (1)$$

δ_T – результирующая изотопная подпись,
 δ_B, δ_A – изотопные подписи ресурсов А и В,
 α – доля ресурса А в питании.

В англоязычных работах можно найти уточнение, что α – это не только доля ресурса в питании, но, скорее, вклад ресурса А в итоговый изотопный состав образца. Так, например, в учебнике [Fry, 2006: 140] приводится пример расчета по формуле 1: «*Suppose you have two sources and a sample that have isotope values of 0‰ (source 1), 10‰ (source 2), and 2‰. You can already see that source 1 contributes most because the sample is closest to source 1 in δ values. Does the formula for f_1 give us the right answer? Well, $f_1 = (2 - 10)/(0 - 10) = -8/-10 = 0.8$, or 80% for the source 1 contribution, so that the source 2 contribution is 0.2 or 20%*»¹.

Разумеется, для использования такого подхода необходимо указать ряд ограничений. В частности: «сходный химический состав и эффективность ассимиляции разных ресурсов, отсутствие фракционирования изотопов» [Tiunov, 2007].

Для проведения расчета мы вдохновлялись применением простейшей модели смешивания для расчета доли углерода в тканях дождевых червей [Shilenkova, Tiunov, 2014; Tiunov, 2007], но использовали для расчета вклада за счет растительных остатков в копролиты дождевых червей. Согласно описанным выше ограничениям модели, мы можем использовать формулу 1 для расчета вклада двух ресурсов (в нашем случае это почва и растительные остатки) в итоговый изотопный состав образца (в нашем случае – копролиты дождевого червя; почва, где жили дождевые черви; почва с опадом).

Рассмотрим нашу ситуацию и отличия от тех, что описаны выше. Во-первых, мы рассматриваем систему, где источниками углерода являются органическое вещество исходной почвы (C_2) и растительные остатки (C_3). Мы пренебрегаем возможным поступлением углерода из тела дождевого червя, полагая, что дождевые черви находятся в комфортных условиях, имеют доступный источник питания и не гибнут. Во-вторых, мы рассматриваем два варианта, два растительных источника в разных экспериментах (растительные остатки кукурузы, которые имеют значения $\delta^{13}C$ больше, чем органическое вещество исходной почвы, и кленовый опад, что имеет значения $\delta^{13}C$ меньше, чем органическое вещество исходной почвы). Согласно допущениям, которые мы обнаруживаем в литературе [Shilenkova, Tiunov, 2014; Tiunov, 2007], а также тому, какие мы наблюдаем изменения в двух экспериментах (Табл. 1 и Табл. 2), мы делаем заключение, что можно допустить для расчета, что у дождевых червей данных видов не наблюдается фракционирования по изотопам углерода $^{13}C/^{14}C$. В-третьих, в отличие от остальных экспериментов, мы не рассматриваем перемещение углерода по пищевой цепочке и ассимиляцию в тканях дождевых червей. Это связано с тем, что нас не интересует ассимиляция в тканях, а лишь то, сколько углерода из опада поступает в копролиты, а затем в почву.

Если же рассматривать ткани дождевого червя, то мы сможем сказать, сколько ассимилировалось углерода дождевым червем, но это совершенно не значит, что мы сможем проследить судьбу остального углерода, ведь часть его будет потеряна (поглощена микроорганизмами в кишечнике дождевого червя, часть уйдет с дыханием) и не поступит в копролиты. Между копролитом и источниками углерода (C_2, C_3) нет промежуточных звеньев. Действительно, копролит получается после прохождения через кишечник дождевого червя, но в данном случае деятельность дождевого червя мы рассматриваем как внешний фактор образования копролита из почвы и растительных остатков. Поэтому при расчёте для копролитов нам не требуется информация об изотопной подписи тканей дождевого червя, т.к. мы уже сделали первое допущение, что из тканей мы не получаем дополнительного углерода, а если и получаем, то этим значением можно пренебречь. Благодаря формуле 1 мы можем рассчитать долю углерода, поступившую из растительных остатков в копролит. Конечно, часть углерода будет поглощена, и не 100% углерода из органического вещества исходной почвы и растительных остатков поступит в копролит. Однако т.к. мы считаем, что фракционирования нет, то поступление в копролиты углерода будет определяться его доступностью из источников (C_2, C_3), и изменение $\delta^{13}C$ для копролитов будет определяться тем, что из растительных остатков в

¹ «Предположим, у вас есть два источника и образец с изотопными значениями 0‰ (источник 1), 10‰ (источник 2) и 2‰. Вы уже видите, что источник 1 вносит наибольший вклад, поскольку образец наиболее близок к источнику 1 по значениям δ . Дает ли нам формула для f_1 правильный ответ? Итак, $f_1 = (2 - 10)/(0 - 10) = -8/-10 = 0.8$, или 80% для вклада источника 1, так что вклад источника 2 составляет 0.2, или 20%».

копролиты поступит больше углерода, чем из органического вещества почвы. Ответ на вопрос о порядке величин может дать расчет согласно простейшей модели смешивания (формула 1).

Расчет доли экспериментально внесенного за счет растительных остатков углерода проводился по формуле (2):

$$C = (\delta^{13}C_1 - \delta^{13}C_2) / (\delta^{13}C_3 - \delta^{13}C_2), \quad (2)$$

C – доля углерода из растительных остатков в образцах,

$\delta^{13}C_1$ – изотопная подпись (копролитов, почвы, где жили черви, или почвы с опадом клена/пожнивных остатков кукурузы),

$\delta^{13}C_2$ – изотопная подпись (исходная почва),

$\delta^{13}C_3$ – изотопная подпись опада клена/пожнивных остатков кукурузы.

Расчет проводился для каждой повторности выбранных объектов, рассчитывалось среднее значение и стандартная ошибка. В присутствии дождевых червей из растительных остатков переходит порядка 16-21% (*A. caliginosa*) и 22-36% (*L. rubellus*) углерода, в отсутствие дождевых червей – 1.6-3.3% (Табл. 3).

Таблица 3. Доля (%) экспериментально внесенного с опадом углерода (расчет по изотопам $\delta^{13}C$, ‰) в объекты: ПО – почва с опадом; копролиты А – копролиты *A. caliginosa*; почва А – почва с *A. caliginosa*; копролиты L – копролиты *L. rubellus*; почва L – почва с *L. rubellus*. Результаты даны в процентах (среднее значение выборки $\pm$ стандартная ошибка).

Table 3. The proportion (%) of experimentally added carbon from litter (calculated based on $\delta^{13}C$ isotopes, ‰) in the following objects: ПО – soil with litter; копролиты А – coprolites of *A. caliginosa*; почва А – soil with *A. caliginosa*; копролиты L – coprolites of *L. rubellus*; почва L – soil with *L. rubellus*. The results are given as percentages (sample mean $\pm$ standard error).

ПО	Почва А	Копролиты А	Почва L	Копролиты L
2.7 $\pm$ 0.5	17.1 $\pm$ 0.5	клён (<i>A. platanoides</i>) 18.1 $\pm$ 0.7	23.6 $\pm$ 1.1	35.4 $\pm$ 0.7
		кукуруза (<i>Z. mays</i>) 20.2 $\pm$ 0.7		
1.7 $\pm$ 0.1	18.1 $\pm$ 0.9		-	-

ОБСУЖДЕНИЕ

Выбор чернозема был сделан для того, чтобы показать изменение содержания органического углерода и азота в копролитах дождевых червей относительно богатой углеродом почвы. Это позволяет сделать прогноз, что для бедных почв будет аналогичное или более существенное увеличение содержания углерода относительно контрольной почвы. Разные растительные остатки показали, что видовая принадлежность растений важна, но имеет меньшее влияние, чем факт преобразования разными видами дождевых червей. В обоих экспериментах наблюдается увеличение органического углерода в копролитах относительно контрольной почвы. Даже если на поверхности контроля оставить растительные остатки, это не сильно увеличивает поступление углерода в почву. В почве, где обитали дождевые черви, содержание органического углерода снижается относительно копролитов. Это соответствует основному предположению, что увеличение углерода связано с включением растительных остатков в копролит и созданием благоприятной среды для роста микроорганизмов. Содержание органического углерода копролитов разных дождевых червей существенно различается, что, по нашему мнению, в первую очередь связано с разными экологическими группами, к которым относятся выбранные нами виды. Фракционирование по изотопам азота ($^{14}N/^{15}N$) для дождевых червей (*A. caliginosa*) представляется вполне закономерным и соответствует представлениям о трофическом обогащении (накоплении тяжелого изотопа в пищевых цепочках). Не противоречит общим представлениям отсутствие накопления тяжелого азота для дождевых червей (*L. rubellus*), т.к. в литературе отмечается [Tiunov, 2007; Halaj et al., 2005; Scheu, Falca, 2000], что слабое трофическое обогащение характерно для почвенных сапрофагов.

Подобные наблюдения согласуются с международными исследованиями. В аналогичном эксперименте [Wachendorf et al., 2014] были получены схожие результаты с *A. caliginosa* и почвой

(leptosol согласно классификации WRB, 2006). Авторы отметили активизацию микробного сообщества в присутствии дождевых червей. Они описали, что дождевые черви усиливают разложение подстилки, но в то же время увеличение агрегации и окклюзия углерода, полученного из кукурузы, в агрегатах может снизить ожидаемую повышенную минерализацию углерода за счет деятельности дождевых червей. При этом разложение внесенного опада дождевыми червями *A. caliginosa* было выше в подпочве, тогда как в почвенной смеси и верхнем слое почвы – меньше. Увеличение углерода в копролитах по сравнению с контролем согласуется с литературными данными [Schmidt et al., 2011; Lavelle, Spain, 2001; Tanner, 2001; Brown et al., 2000; Lavelle et al., 1997; Blanchart et al., 1997; Makeschin, 1997]. Интересно, что обратную ситуацию по углероду для одного из видов дождевых червей отмечают в своих работах Т.Д. Фаhey (2013a) и В.К. Paul (2012). В их исследовании *L. terrestris* обладает меньшей способностью стабилизировать общий почвенный углерод, чем *L. rubellus*.

С точки зрения поставленной нами цели можно рассмотреть близкий полевой эксперимент с дождевыми червями *Lumbricus rubellus* или *Lumbricus terrestris*, описанный в работе Р.М. Groffman (2015). В нём измерялись пулы почвенного углерода и азота и соотношения стабильных изотопов данных элементов при трансформации опада сахарного клена (*Acer saccharum* Marsh) в микробную биомассу. Эксперимент проводили на двух участках в учебно-исследовательском лесу Арно весной и дважды осенью 2008 и 2009 годов. Исследователи сделали вывод, что общие запасы азота и углерода в почве на участках с дождевыми червями сократились, при этом сокращение азота намного меньше, чем углерода. Авторами отмечено, что пулы углерода и азота в микробной биомассе были выше на участках с дождевыми червями (особенно на участках с доминированием *L. rubellus*). Содержание изотопов ^{13}C и ^{15}N выше в микробной биомассе и меньше в пулах минерализуемого и неорганического азота на этих участках, а показатели потенциальной чистой минерализации азота и нитрификации ниже, чем в контроле (участках без дождевых червей). Авторы делают вывод, что стимуляция микробной биомассы (поскольку органический углерод более доступен для метаболизма после обработки дождевыми червями) и активность дождевых червей лежат в основе истощения запасов углерода в почве, а также удержания и поддержания запасов азота в почве, по крайней мере, в северных лиственных лесах. Дождевые черви увеличивают емкость почвы для микробной биомассы и облегчают поступление азота из подстилки в стабильное органическое вещество почвы.

В нашем эксперименте увеличение азота в копролитах было достоверно определено в случае с пожнивными остатками кукурузы и копролитами дождевых червей *A. caliginosa*. Увеличение азота в копролитах по сравнению с контролем согласуется с литературными данными [Kharin, Kurakov, 2009; Drake, Horn, 2007; Matthies et al., 1999; Karsten, Drake, 1997; Bityutskii et al., 2007]. Большее содержание изотопа ^{15}N в копролитах *A. caliginosa*, чем в копролитах *L. rubellus*, по всей видимости, связано с принадлежностью к разным морфо-экологическим группам и согласуется с идеей, высказанной в работе [Geraskina, 2020]. Видоспецифичность преобразования углерода и азота в почве дождевыми червями (оценка с помощью стабильных изотопов) отмечают и другие исследователи [Chang et al., 2016; Groffman et al., 2015]. В работе [Groffman et al., 2015] отмечается, что соотношение дождевых червей *L. rubellus* и *L. terrestris* влияет на способность к удержанию азота в микроагрегатах (у *L. terrestris* эта способность выше согласно работе [Fahey et al., 2013b]). Согласно работе [Groffman et al., 2015], в присутствии дождевых червей изотопы углерода и азота переходят из подстилки в микробную биомассу активнее, чем без них. Это полностью согласуется с полученными нами результатами.

В присутствии дождевых червей из растительных остатков переходит порядка 16-21% углерода в копролиты *A. caliginosa* и 22-36% в копролиты *L. rubellus*; в отсутствие дождевых червей – порядка 1.6-3.3% углерода. Эти результаты косвенным образом согласуются с работой [Shilenkova, Tiunov, 2014], где было показано, что доля ассимилированного углерода в тканях почвенных червей составляет менее 10% углерода из опада. Следовательно, основная часть углерода либо уходит в копролиты, либо теряется при питании (за счет дыхания, роста микроорганизмов в кишечнике дождевых червей и т.д.).

ВЫВОДЫ

Копролиты дождевых червей выполняют важную экологическую роль в поступлении углерода в почву. В копролитах *A. caliginosa* увеличивается содержание органического углерода относительно почвы на $0.4 \pm 0.1\%$ в эксперименте с кленовым опадом и на $0.6 \pm 0.1\%$ в эксперименте с пожнивными остатками кукурузы. В копролитах *L. rubellus* увеличивается содержание органического углерода на $1.4 \pm 0.1\%$. Дождевые черви *L. rubellus* больше способствуют увеличению органического углерода в

почве, чем *A. caliginosa*. В присутствии дождевых червей углерод из растительных остатков переходит в копролиты *A. caliginosa* – $18.1 \pm 0.9\%$ (для клена) и $20.2 \pm 0.7\%$ (для кукурузы), а в копролиты *L. rubellus* – $35.4 \pm 0.7\%$ (для клена); в отсутствие дождевых червей – $2.7 \pm 0.5\%$ (для клена) и $1.7 \pm 0.1\%$ (для кукурузы). Увеличение азота в копролитах не столь ярко выражено, как в случае с углеродом, и отмечается для *A. caliginosa* в эксперименте с *Zea mays*. В результате деятельности дождевых червей *A. caliginosa* наблюдается фракционирование для азота ($^{14}\text{N}/^{15}\text{N}$); для дождевых червей *L. rubellus* этого эффекта нет.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Авторы выражают благодарность Турчинской Софии Михайловне, сотруднице ЦКП «Лаборатория радиоуглеродного датирования и электронной микроскопии» Института географии РАН.

ПРИЛОЖЕНИЕ

III. Результаты проверки на нормальность распределения по критерию Колмогорова – Смирнова, критерию Шапиро – Уилка для эксперимента с клёном. Для объектов: клён – опад клёна (*Acer platanoides*); П – контроль – почва; ПО – почва с опадом; А – копролиты *A. caliginosa*; почва А – почва с *A. caliginosa*; копролиты L – копролиты *L. rubellus*; почва L – почва с *L. rubellus*. D – значение критерия Колмогорова – Смирнова; p_1 – вероятность справедливости гипотезы о том, что распределение не отличается от нормального (критерий Колмогорова – Смирнова), если вероятность $p > 0,05$, то эмпирическое распределение существенно не отличается от нормального, W – значение критерия Шапиро – Уилка p_2 – вероятность справедливости гипотезы о том, что распределение не отличается от нормального (критерий Шапиро – Уилка), если $p_2 \geq 0,05$, нет оснований отвергать нулевую гипотезу – распределение можно считать нормальным.

	D	Клён			П-контроль			ПО			Копролиты А					
		p ₁	W	p ₂	D	p ₁	W	p ₂	D	p ₁	W	p ₂	D	p ₁	W	p ₂
C. %	0	>0.20	0.9243	0.53	0.357	>0.20	0.851	0.15	0.205	>0.20	0.992	0.84	0.374	>0.20	0.777	0.07
N. %	0.202	>0.20	0.911	0.45	0.358	>0.20	0.813	0.15	0.238	>0.20	0.976	0.70	0.300	>0.20	0.912	0.42
C/N	0.164	>0.20	0.948	0.72	0.344	>0.20	0.841	0.22	0.282	>0.20	0.934	0.51	0.364	>0.20	0.800	0.12
δ ¹⁵ N.‰	0.243	>0.20	0.906	0.41	0.327	>0.20	0.872	0.30	0.366	>0.20	0.795	0.10	0.336	>0.20	0.856	0.26
δ ¹³ C.‰	0.263	>0.20	0.919	0.5	0.243	>0.20	0.872	0.68	0.256	>0.20	0.961	0.62	0.348	>0.20	0.833	0.2
D	D	p ₁	W	p ₂	D	p ₁	W	p ₂	D	p ₁	W	p ₂				
		почва А				копролиты L				почва L						
C. %	0.203	>0.20	0.921	0.46	0	>0.20	0.997	0.99	0.293	>0.20	0.994	0.85				
N. %	0.204	>0.20	0.992	0.83	0.340	>0.20	0.849	0.23	0.207	>0.20	0.993	0.84				
C/N	0.270	>0.20	0.893	0.36	0.204	>0.20	0.993	0.85	0.313	>0.20	0.948	0.56				
δ ¹⁵ N.‰	0.198	>0.20	0.774	0.10	0.214	>0.20	0.989	0.8	0.383	>0.20	0.995	0.87				
δ ¹³ C.‰	0.184	>0.20	0.819	0.16	0.199	>0.20	0.995	0.86	0.355	>0.20	0.998	0.93				

П2. Результаты сравнения средних по t-критерию для содержания C_{org} (C, %); содержания азота (N, %); соотношения C/N; изотопная подпись ($\delta^{15}N$), изотопная подпись ($\delta^{13}C$). Для объектов: клён – опад клёна (*Acer platanoides*); П-контроль – почва; ПО – почва с опадом; А – копролиты *A. caliginosa*; почва А – почва с *A. caliginosa*; копролиты L – копролиты *L. rubellus*; почва L – почва с *L. rubellus*. Ср. знач. – среднее значение выборки; р – вероятность справедливости гипотезы о том, что сравниваемые средние значения не различаются. Объект в первом столбце (выделен жирным шрифтом) сравнивается по очереди с остальными по t-критерию.

Ср. знач.	Ср. знач.	Р	Ср. знач.	Р	Ср. знач.	Р	Ср. знач.	Р	Ср. знач.	Р	Ср. знач.	Р	Ср. знач.	Р
клен	П-контроль		ПО		копролиты А		почва А		копролиты L		почва L		копр. L	
	30.0	4.2	0	4.3	0.001	4.6	0.001	4.6	0.001	4.6	0.001	4.9	0.003	C, %
	1.6	0.4	0	0.4	0	0.4	0	0.4	0	0.4	0	0.5	0.002	N, %
	19.8	10.7	0.08	9.6	0.057	10.6	0.08	11.5	0.106	12.1	0.106	10.8	0.157	C/N
	3.1	4.5	0.388	4.4	0.445	5.6	0.16	5.6	0.157	5.6	0.157	5.0	0.377	δ ¹⁵ N,‰
	-29.1	-25.7	0	-25.8	0	-26.3	0	-26.3	0	-26.3	0	-26.5	0	δ ¹³ C,‰
Ср. знач.	Ср. знач.	Р	Ср. знач.	Р	Ср. знач.	Р	Ср. знач.	Р	Ср. знач.	Р	Ср. знач.	Р	Ср. знач.	Р
ПО	П-контроль		копролиты А		почва А		копролиты L		почва L		копр. А		почва L	
	4.3	4.2	0.397	4.6	0.065	4.6	0.082	5.6	0.008	4.9	0.049	C, %	4.6	4.9
	0.4	0.4	0.015	0.4	0.624	0.4	0.047	0.5	0.443	0.5	0.49	N, %	0.4	0.5
	9.6	10.7	0.026	10.6	0.067	11.5	0.017	12.1	0.005	10.8	0.027	C/N	11.5	10.8
	4.4	4.5	0.725	5.6	0.087	5.6	0.073	4.8	0.455	5.0	0.355	δ ¹⁵ N,‰	5.6	5.0
	-25.8	-25.7	0.281	-26.3	0.023	-26.3	0.003	-26.9	0.004	-26.5	0.05	δ ¹³ C,‰	-26.3	-26.5
П-контр.	копролиты А		почва А		копролиты L		почва L		копр. L		почва L		копр. L	
	4.2	4.6	0.013	4.6	0.015	5.6	0.004	4.9	0.02	4.9	0.049	C, %	4.6	4.9
	0.4	0.4	0.052	0.4	0.657	0.5	0.057	0.5	0.034	0.5	0.49	N, %	0.4	0.5
	10.7	10.6	0.949	11.5	0.153	12.1	0.02	10.8	0.674	10.8	0.027	C/N	11.5	10.8
	4.5	5.6	0.048	5.6	0.031	4.8	0.207	5.0	0.129	5.0	0.355	δ ¹⁵ N,‰	5.6	5.0
	-25.7	-26.3	0.015	-26.3	0.003	-26.9	0.004	-26.5	0.043	-26.5	0.05	δ ¹³ C,‰	-26.3	-26.5
копролиты А	почва А		копролиты L		почва L		копр. L		почва L		копр. L		почва L	
	4.6	4.6	0.809	5.6	0.02	4.9	0.249	4.9	0.02	4.9	0.049	C, %	4.6	4.9
	0.4	0.4	0.12	0.5	0.358	0.5	0.385	0.5	0.034	0.5	0.49	N, %	0.4	0.5
	10.6	11.5	0.189	12.1	0.052	10.8	0.748	10.8	0.674	10.8	0.027	C/N	11.5	10.8
	5.6	5.6	0.987	4.8	0.198	5.0	0.275	5.0	0.129	5.0	0.355	δ ¹⁵ N,‰	5.6	5.0
	-26.3	-26.3	0.829	-26.9	0.072	-26.5	0.563	-26.5	0.043	-26.5	0.05	δ ¹³ C,‰	-26.3	-26.5

Таблица ПЗ. Результаты проверки на нормальность распределения по критерию Колмогорова – Смирнова, критерию Шапиро – Уилка для эксперимента с кукурузой. Для объектов: кук-за – растительные остатки кукурузы (*Zea mays*); П-контроль – почва; ПО – почва с опадом; А – копролиты *A. caliginosa*; почва А – почва с *A. caliginosa*. D – значение критерия Колмогорова – Смирнова; p_1 – вероятность справедливости гипотезы о том, что распределение не отличается от нормального (критерий Колмогорова – Смирнова), W – значение критерия Шапиро – Уилка; p_2 – вероятность справедливости гипотезы о том, что распределение не отличается от нормального (критерий Шапиро – Уилка).

	D	p_1	W	p_2	D	p_1	W	p_2	D	p_1	W	p_2
	кукуруза				П-контроль				ПО			
C. %	0.221	>0.20	0.928	0.57	0.228	>0.20	0.982	0.74	0.374	>0.20	0.959	0.62
N. %	0.267	>0.20	0.866	0.21	0.227	>0.20	0.982	0.74	0.300	>0.20	0.895	0.37
C/N	0.227	>0.20	0.88	0.27	0.181	>0.20	0.999	0.94	0.364	>0.20	0.999	0.95
$\delta^{15}\text{N.‰}$	0.165	>0.20	0.96	0.82	0.193	>0.20	0.997	0.89	0.336	>0.20	0.999	0.98
$\delta^{13}\text{C.‰}$	0.258	>0.20	0.876	0.25	0.217	>0.20	0.988	0.79	0.348	>0.20	0.977	0.71
	D	p_1	W	p_2	D	p_1	W	p_2				
	копролиты А				почва А							
C. %	0.374	>0.20	0.835	0.2	0.224	>0.20	0.984	0.76				
N. %	0.300	>0.20	0.964	0.64	0.370	>0.20	0.785	0.08				
C/N	0.364	>0.20	0.901	0.39	0.214	>0.20	0.989	0.8				
$\delta^{15}\text{N.‰}$	0.336	>0.20	0.999	0.95	0.346	>0.20	0.838	0.21				
$\delta^{13}\text{C.‰}$	0.348	>0.20	0.999	0.96	0.373	>0.20	0.779	0.06				

Таблица П4. Результаты сравнения средних по t-критерию для содержания $C_{\text{орг}}$ (C, %); содержания азота (N, %); соотношения C/N; изотопная подпись ($\delta^{15}\text{N}$), изотопная подпись ($\delta^{13}\text{C}$). Для объектов: кук-за – растительные остатки кукурузы (*Zea mays*); П-контроль – почва; ПО – почва с опадом; А – копролиты *A. caliginosa*; почва А – почва с *A. caliginosa*. Ср. знач. – среднее значение выборки; p – вероятность справедливости гипотезы о том, что сравниваемые средние значения не различаются. Объект в первом столбце (выделен жирным шрифтом) сравнивается по очереди с остальными по t-критерию.

	Ср. знач.	Ср. знач.	р	Ср. знач.	р	Ср. знач.	р	Ср. знач.	р
	кук-за	П-контроль		ПО		почва А		копролиты А	
C, %	33.6	3.2	0.002	3.2	0.002	3.8	0	3.7	0
N, %	1.3	0.3	0.095	0.3	0.101	0.3	0.044	0.4	0.052
C/N	35.5	10.1	0.202	9.7	0.196	11.9	0.14	10.3	0.119
δ ¹⁵ N,‰	-2.2	4.7	0.108	3.3	0.18	5.4	0.036	4.8	0.047
δ ¹³ C,‰	-14.6	-25.6	0	-25.5	0	-23.4	0	-24	0
	ПО	П-контроль		копролиты А		почва А			
C, %	3.2	3.2	0.618	3.7	0.002	3.8	0.061		
N, %	0.3	0.3	0.606	0.4	0.371	0.3	0.636		
C/N	9.7	10.1	0.727	10.3	0.487	11.9	0.052		
δ ¹⁵ N,‰	3.3	4.7	0.114	4.8	0.043	5.4	0.07		
δ ¹³ C,‰	-25.5	-25.6	0.243	-24	0.004	-23.4	0.02		
	П-контр.	почва А		копролиты А					
C, %	3.2	3.8	0.051	3.7	0.004				
N, %	0.3	0.3	0.712	0.4	0.042				
C/N	10.1	11.9	0.045	10.3	0.802				
δ ¹⁵ N,‰	4.7	5.4	0.359	4.8	0.641				
δ ¹³ C,‰	-25.6	-23.4	0.017	-24.0	0.003				
	почва А	копролиты А							
C, %	3.8	3.7	0.699						
N, %	0.3	0.4	0.038						
C/N	11.9	10.3	0.01						
δ ¹⁵ N,‰	5.4	4.8	0.348						
δ ¹³ C,‰	-23.4	-24.0	0.236						

ЛИТЕРАТУРА

- Afanasyeva E.A. 1966. *Chernozems of the Central Russian Upland*. Nauka, Moscow. 227 p. (in Russian). [Афанасьева Е.А. 1966. Черноземы средне-русской возвышенности. М.: Наука. 227 с.].
- Bityutskii N.P., Solov'eva A.N., Lukina E.I., Oleinik A.S., Zavgorodnyaya Yu.A., Demin V.V., Byzov B.A. 2007. Stimulating effect of earthworm excreta on the mineralization of nitrogen compounds in soil. *Eurasian Soil Science*, 40(4): 468-473. (in Russian). [Битюцкий Н.П., Соловьева А.Н., Лукина Е.И., Олейник А.С., Загородняя Ю.А., Демин В.В., Бызов Б.А. 2007. Экскреты дождевых червей – стимулятор минерализации соединений азота в почве // Почвоведение. №. 4. С. 468-473].
- Blanchart E., Lavelle P., Braudeau E., Le Bissonnais Y., Valentin C. 1997. Regulation of soil structure by geophagous earthworm activities in humid savannas of Côte d'Ivoire. *Soil Biology and Biochemistry*, 29(3-4): 431-439.
- Bouche M.B. 1972. Lombriciens de France. *Ecologie et systematique*. 72(HS): 671.
- Brown G.G., Barois I., Lavelle P. 2000. Regulation of soil organic matter dynamics and microbial activity in the drilosphere and the role of interactions with other edaphic functional domains. *European Journal of Soil Biology*, 36(3-4): 177-198. DOI: 10.1016/S1164-5563(00)01062-1
- Chang C.H., Szlavecz K., Buyer J.S. 2016. Species-specific effects of earthworms on microbial communities and the fate of litter-derived carbon. *Soil biology and biochemistry*, 100: 129-139. DOI: 10.1016/j.soilbio.2016.06.004
- Drake H.L., Horn M.A. 2007. As the worm turns: the earthworm gut as a transient habitat for soil microbial biomes. *Annual Review of Microbiology*, 61: 169-189. DOI: 10.1146/annurev.micro.61.080706.093139
- Drut B., Fustec J., Oddos L., Cannavacciuolo M., Brauman A., Cassagne N. 2023. The combined effects of faba bean and endogeic earthworms on soil microbial activity in intercrops. *European Journal of Soil Biology*, 117: 103510. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2023.103510
- Fahey T.J., Yavitt J.B., Sherman R.E., Maerz J.C., Groffman P.M., Fisk M.C., Bohlen P.J. 2013. Earthworms, litter and soil carbon in a northern hardwood forest. *Biogeochemistry*, 114: 269-280. DOI: 10.1007/s10533-012-9808-y
- Fahey T.J., Yavitt J.B., Sherman R.E., Maerz J.C., Groffman P.M., Fisk M.C., Bohlen P.J. 2013. Earthworm effects on the incorporation of litter C and N into soil organic matter in a sugar maple forest. *Ecological Applications*, 23(5): 1185-1201. DOI: 10.1890/12-1760.1
- Ferlian O., Cesarz S., Marhan S., Scheu S. 2014. Carbon food resources of earthworms of different ecological groups as indicated by ^{13}C compound-specific stable isotope analysis. *Soil Biology and Biochemistry*, 77: 22-30. DOI: 10.1016/j.soilbio.2014.06.002
- Geraskina A.P. 2020. Impact of earthworms of different morpho-ecological groups on carbon accumulation in forest soils. *Forest science issues*, 3(2): 1-20 (in Russian). [Гераскина А.П. 2020. Влияние дождевых червей разных морфо-экологических групп на аккумуляцию углерода в лесных почвах // Вопросы лесной науки. Т. 3. №. 2. С. 1-20]. DOI: 10.31509/2658-607x-2020-3-2-1-20
- Groffman P.M., Fahey T.J., Fisk M.C., Yavitt J.B., Sherman R.E., Bohlen P.J., Maerz J.C. 2015. Earthworms increase soil microbial biomass carrying capacity and nitrogen retention in northern hardwood forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 87: 51-58. DOI: 10.1016/j.soilbio.2015.03.025
- Guo Y., Fan R., McLaughlin N., Zhang Y., Chen X., Wu D., Zhang X., Liang A. 2021. Impacts induced by the combination of earthworms, residue and tillage on soil organic carbon dynamics using ^{13}C labelling technique and X-ray computed tomography. *Soil and Tillage Research*, 205: 104737. DOI: 10.1016/j.still.2020.104737
- Halaj J., Peck R.W., Niwa C.G. 2005. Trophic structure of a macroarthropod litter food web in managed coniferous forest stands: a stable isotope analysis with $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$. *Pedobiologia*, 49(2), 109-118. DOI: 10.1016/j.pedobi.2004.09.002
- Harris D., Horwath W.R., Van Kessel C. 2001. Acid fumigation of soils to remove carbonates prior to total organic carbon or carbon-13 isotopic analysis. *Soil Science Society of America Journal*, 65(6): 1853-1856.
- IUSS Working Group WRB. 2022 World Reference Base for Soil Resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. 4th edition. International Union of Soil Sciences (IUSS), Vienna, Austria.
- Karsten G.R., Drake H.L. 1997. Denitrifying bacteria in the earthworm gastrointestinal tract and in vivo emission of nitrous oxide (N_2O) by earthworms. *Applied and Environmental Microbiology*, 63(5): 1878-1882.
- Kharin S.A., Kurakov A.V. 2009. Transformation of nitrogen compounds and dynamics of microbial biomass in fresh casts of *Aporrectodea caliginosa*. *Eurasian Soil Science*, 42(1): 75-81. (in Russian). [Харин С.А., Кураков А.В. Трансформация соединений азота и динамика микробной биомассы в свежих копролитах *Aporrectodea caliginosa* // Почвоведение. №. 1. С. 86-92].
- Kholodov V., Farkhodov Yu., Yaroslavtseva N., Aydiev A., Lazarev V., Ilyin B., Ivanov A., Kulikova N. 2020. Thermolabile and Thermostable Organic Matter of Chernozems under Different Land Use. *Eurasian Soil Science*, 53(8): 1066-1078 (in Russian). [Холодов В., Фарходов Ю., Ярославцева Н., Айдиев А., Лазарев В., Ильин Б., Иванов А., Куликова Н. Термолабильное и термостабильное органическое вещество черноземов разного землепользования // Почвоведение. №. 8. С. 970-982]. DOI: 10.31857/S0032180X20080080
- Kholodov V.A., Yaroslavtseva N.V., Farkhodov Yu.R., Belobrov V.P., Yudin S.A., Aidiev A.Ya., Lazarev V.I., Frid A.S. 2019. Changes in the Ratio of Aggregate Fractions in Humus Horizons of Chernozems in Response to the Type of Their Use. *Eurasian Soil Science*, 52(2): 162-170. (in Russian). [Холодов В.А., Ярославцева Н.В., Фарходов Ю.Р., Белобров В.П., Юдин С.А., Айдиев А.Я., Лазарев В.И., Фрид А.С. 2019. Изменение соотношения фракций агрегатов в гумусовых горизонтах черноземов в различных условиях землепользования // Почвоведение. №. 2. С. 184-193]. DOI: 10.1134/S0032180X19020060
- Korobushkin D.I., Zaitsev A.S., Degtyarev M.I., Danilova M.A., Filimonova Z.V., Guseva P.A., Pelgunova L.A., Pronina N.A., Tsurikov S.M., Vecherskii M.V., Volkova E.M., Zuev A.G., Saifutdinov R.A. 2023. Littoral enchytraeids and *Eisenia fetida* earthworms facilitate utilization of marine macroalgae as biofertilizers. *Applied Soil Ecology*, 188: 104882. DOI: 10.1016/j.apsoil.2023.104882
- Lavelle P., Bignell P., Lepage M., Wolters V., Roger P., Ineson P. O.W. H., Dhillon S. 1997. Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. *European Journal of soil biology*, 33(4): 159-193.

- Lavelle P., Spain A.V. 2001. *Soil Ecology*. Springer Science & Business Media, 654 p.
- Lukina N.V., Geraskina A.P., Gornov A.V., Shevchenko N.E., Kuprin A.V., Chernov T.I., Chumachenko S.I., Shanin V.N., Kuznetsova A.I., Tebenkova D.N., Gornova M. 2020. Biodiversity and climate regulating functions of forests: current issues and prospects for research. *Forest science issues*, 3(4): 1-90 (in Russian). [Лукина Н.В., Гераскина А.П., Горнов А.В., Шевченко Н.Е., Куприн А.В., Чернов Т.И., Чумаченко С.И., Шанин В.Н., Кузнецова А.И., Тебенкова Д.Н., Горнова М.В. 2020. Биоразнообразие и климаторегулирующие функции лесов: актуальные вопросы и перспективы исследований // Вопросы лесной науки. Т. 3. №. 4. С. 1-90]. DOI: 10.31509/2658-607x-2020-3-4-1-90
- Makeschin F. 1997. Earthworms (Lumbricidae: Oligochaeta): important promoters of soil development and soil fertility. *Fauna in soil ecosystems*, 187-238.
- Marhan S., Langel R., Kandeler E., Scheu S. 2007. Use of stable isotopes (^{13}C) for studying the mobilisation of old soil organic carbon by endogeic earthworms (Lumbricidae). *European Journal of Soil Biology*, 43: S201-S208. DOI: 10.1016/j.ejsobi.2007.08.017.
- Matthies C., Griebhammer A., Schmittroth M., Drake H.L. 1999. Evidence for involvement of gut-associated denitrifying bacteria in emission of nitrous oxide (N_2O) by earthworms obtained from garden and forest soils. *Applied and Environmental Microbiology*, 65(8): 3599-3604.
- Paul B.K., Lubbers I.M., Van Groenigen J.W. 2012. Residue incorporation depth is a controlling factor of earthworm-induced nitrous oxide emissions, *Global Change Biology*, 18(3): 1141-1151. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2011.02525.x
- Satchell J.E., Lowe D.G. 1967. Selection of leaf litter by *Lumbricus terrestris*. *Progress in Soil Biology*, 102-119.
- Scheu S., Falca M. 2000. The soil food web of two beech forests (*Fagus sylvatica*) of contrasting humus type: stable isotope analysis of a macro- and a mesofauna-dominated community. *Oecologia*, 123(2): 285-296. DOI: 10.1007/s004420051015
- Schmidt M.W.I., Torn M.S., Abiven S., Dittmar T., Guggenberger G., Janssens I. A., Kleber M., Kögel-Knabner I., Lehmann J., Manning D. A.C., Nannipieri P., Rasse D.P., Weiner S., Trumbore S.E. 2011. Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nature*, 478: 49-56. DOI: 10.1038/nature10386
- Shein E.V., Lazarev V.I., Aidiev A.Y., Sakunkonchak T., Kuznetsov M.Y., Milanovskii E.Y., Khaidapova D.D. 2011. Changes in the physical properties of typical chernozems of Kursk oblast under the conditions of a long-term stationary experiment. *Eurasian Soil Science*, (44)10: 1097-1103. DOI: 10.1134/S1064229311100127
- Shilenkova O.L., Tiunov A.V. 2014. Assimilation of labile carbon and particulate organic matter by the tropical endogeic earthworm *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta). *Biology Bulletin*, 93(12):1397-1397(in Russian). [Шиленкова О.Л., Тиунов А.В. 2014. Освоение подвижного углерода почвы тропическими дождевыми червями *Pontoscolex corethrurus* (Glossoscolecidae, Oligochaeta) // Зоологический журнал. Т. 93. №. 12. С. 1397-1397]. DOI: 10.7868/S0044513414120149
- Shishov L.L., Tonkonogov V.D., Lebedeva I.I., Gerasimova M.I. 2004. Classification and diagnostics of soils of Russia. Oikumena, Smolensk, 341 p. (in Russian). [Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И. 2004. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена. 341 с.].
- Striganova B.R. 1980. *Nutrition of soil saprophages*. 242 p. (in Russian). [Стриганова Б.Р. 1980. Питание почвенных сапрофагов. 242 с.].
- Tanner C.C. 2001. Plants as ecosystem engineers in subsurface-flow treatment wetlands. *Water Science and Technology*, 44(11-12): 9-17. DOI: 10.2166/wst.2001.0804
- Tiunov A.V. 2007. Stable Isotopes of Carbon and Nitrogen in Soil Ecological Studies. *Biology Bulletin*, 4: 475-489 (in Russian). [Тиунов А.В. 2007. Стабильные изотопы углерода и азота в почвенно-экологических исследованиях // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. №. 4. С. 475-489].
- Vsevolodova-Perel T.S. 1997. *Earthworms: Cadastre and identification guide*. (T.S. Vsevolodova-Perel eds.), Nauka, Moscow. 102 p. (in Russian). [Всеволодова-Перель Т.С. 1997. Дождевые черви: Кадастр и определитель // Т.С. Всеволодова-Перель. М.: Наука. 102 с.].
- Wachendorf C., Potthoff M., Ludwig B., Joergensen R.G. 2014. Effects of addition of maize litter and earthworms on C mineralization and aggregate formation in single and mixed soils differing in soil organic carbon and clay content. *Pedobiologia*, 57(3): 161-169. DOI: 10.1016/j.pedobi.2014.03.001
- Wang G., Jia Y., Li W. 2015. Effects of environmental and biotic factors on carbon isotopic fractionation during decomposition of soil organic matter. *Scientific reports*, 5(1): 1-11. DOI: 10.1038/srep11043
- Zenkova I.V., Tiunov A.V., Rozanova O.L. 2019. Trophic structure of the soil fauna in the subarctic forest ecosystems of the Kola peninsula (based on the isotopic composition of nitrogen $\delta^{15}\text{N}$ and carbon $\delta^{13}\text{C}$). In: *Environmental problems of the northern regions and ways to solve them*. (E.A. Borovichev, O.I. Vandysh eds.), Publishing House of the Federal Research Center of the Kola Science Center of the Russian Academy of Sciences, Apatity, 468 p. (in Russian). [Зенкова И.В., Тиунов А.В., Розанова О.Л. 2019. Трофическая структура почвенной фауны в лесных экосистемах Кольской субарктики (по данным изотопного состава азота $\delta^{15}\text{N}$ и углерода $\delta^{13}\text{C}$) // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения / под ред. Е.А. Боровичёва, О.И. Вандыш. Апатиты: Изд-во ФИЦ КНЦ РАН. 468 с.]. DOI: 10.25702/KSC.978-5-91137-393-1

Поступила в редакцию: 12.12.2023

Переработанный вариант: 01.04.2026

Принято в печать: 26.05. 2026

Опубликована: 30.06. 2026