

УДК 631.4+634.9+574

О. Н. Кунах

Днепропетровский национальный университет

РАЗМЕРНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ И ТЕОРИЯ НЕЙТРАЛЬНОСТИ

Показано, що теорія нейтральності дозволяє дати опис розподілу дощових черв'яків за розмірними класами, при цьому параметри розподілу можуть бути змістовно інтерпретовані з погляду екології популяцій. Динаміка параметрів розподілу у часі й в умовах антропогенного впливу свідчить про те, що наданий параметрам розподілу зміст дуже близький до реальних процесів, що відбуваються у популяціях тварин.

O. N. Kunakh

Dnipropetrovsk National University

SIZE STRUCTURE OF EARTHWORMS POPULATIONS AND THE THEORY OF NEUTRALITY

The paper points that neutrality theory allows to describe a distribution of earthworms' body weight classes in the population. The statistical parameters can be interpreted in terms of the population ecology. The dynamics of parameters distribution over seasons and under anthropogenic impact demonstrates that sense assigned to the distribution parameters is very close to real processes in animal population.

Введение

Почва как среда обитания живых организмов обладает экранирующими свойствами, что позволяет сохранять сообществам почвенных животных свое разнообразие в условиях антропогенного воздействия. Это явление проявляет себя и на урбанизированных территориях, где действует сложный комплекс факторов естественного и техногенного характера. В городской среде можно выделить территории, где интенсивность действия токсических факторов очень высока. Это территории промышленных предприятий и прилегающие к ним площади. Существуют в городе участки, где формируются относительно благоприятные условия, к их числу можно отнести парковые территории.

Дождевые черви известны как важный компонент животного населения почв. Эти беспозвоночные принимают участие в процессах почвообразования. В условиях загрязнения почвенного покрова дождевые черви способствуют активизации процессов очищения почвы. Функциональные свойства сообществ дождевых червей непосредственно зависят от общей биомассы сообщества животных и распределения биомассы отдельных особей по размерным классам. Аллометрические зависимости между физиологической активностью животных и их биомассой делают необходимым рассмотрение размерной структуры популяций для полной оценки вклада комплекса дождевых червей в функционирование экосистемы. В таком контексте становится

очевидна взаимосвязь между популяционной динамикой дождевых червей и их функциональной активностью.

Материалы и методы исследований

Дождевые черви в почвах г. Днепропетровск отбирались с помощью ручной разборки проб почвы размером 50 x 50 см в шестикратной повторности. Участки, где проводился сбор проб, разделены на две группы. Группа А – парковые насаждения (парк «Мертвым и живым», им. Богдана Хмельницкого, им. Володи Дубинина, им. Ю. Гагарина). Парковые насаждения являются лесными массивами искусственного происхождения с естественными участками лесной растительности. Парки можно рассматривать как относительно благоприятные участки городской среды для развития комплексов почвенных животных. Группа Б – территории вблизи промышленных предприятий (ГРЭС, Металлургический завод им. Г. И. Петровского, Нижнеднепровский трубопрокатный завод им. Карла Либкнехта, Шинный завод, Южный машиностроительный завод). Почвы территорий группы Б подвержены комплексному техногенному воздействию и являются очень жестким местообитанием для различных групп животных, в том числе и почвенных беспозвоночных.

Результаты и их обсуждение

В почвах г. Днепропетровск нами обнаружены следующие виды: *Aporrectodea caliginosa trapezoides* (Savigny, 1826), *A. rosea rosea* (Savigny, 1826), *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826), *Octolasion lacteum* (Oerley, 1885), *Lumbricus rubellus* Hoffmeister, 1843 (табл. 1).

Дождевой червь *D. octaedra* является подстилочной формой и встречается только под пологом лесной растительности. Поэтому в условиях городской среды достаточно редок, встречается в парковых насаждениях. *O. lacteum* является гигромезофильным кальцефилом. Обнаружен в парке им. Ю. Гагарина. *L. rubellus* является гигрофилом. Благоприятные условия для существования этого вида формируются в локальных местообитаниях городской среды как в пределах парковых насаждений, так и вблизи промышленных предприятий. Однако, поскольку протяженность этих местообитаний ограничена, *L. rubellus* следует признать редким в городских условиях. Наиболее часто встречаются два собственно-почвенных вида дождевых червей – *A. calliginosa* и *A. rosea*. Размерная структура популяций этих почвенных животных претерпевает сезонную динамику, а также изменяется под воздействием комплекса факторов, которые дополнительно воздействуют на живые организмы в зоне загрязнения (рис. 1, 2).

Размерная структура популяций представлена в виде гистограммы, где по оси ординат отложены размерные классы (интервалы величиной 0,1 г), а по оси абсцисс – количество встреченных экземпляров, соответствующее данному интервалу. Гистограммы обычно имеют два, реже – три пика. Первый пик соответствует ювенильным особям–сеголеткам, второй пик (а там, где имеется, – и третий) соответствует половозрелым особям. Размерная структура популяций дождевых червей может быть описана известными статистическими показателями: среднее, минимальное и максимальное значение, стандартное отклонение, асимметрия и эксцесс. Различия среднего веса особей дождевого червя *A. calliginosa* в июне 2005 года в «чистой» и «грязной» зонах не достоверны ($F=0,097$, $p=0,76$), однако в условиях загрязнения вес животных снижается. Эта тенденция достигает статистически достоверного уровня осенью 2005 года ($F=5,366$, $p=0,022$) и весной 2006-го ($F=14,729$, $p=0,000$).

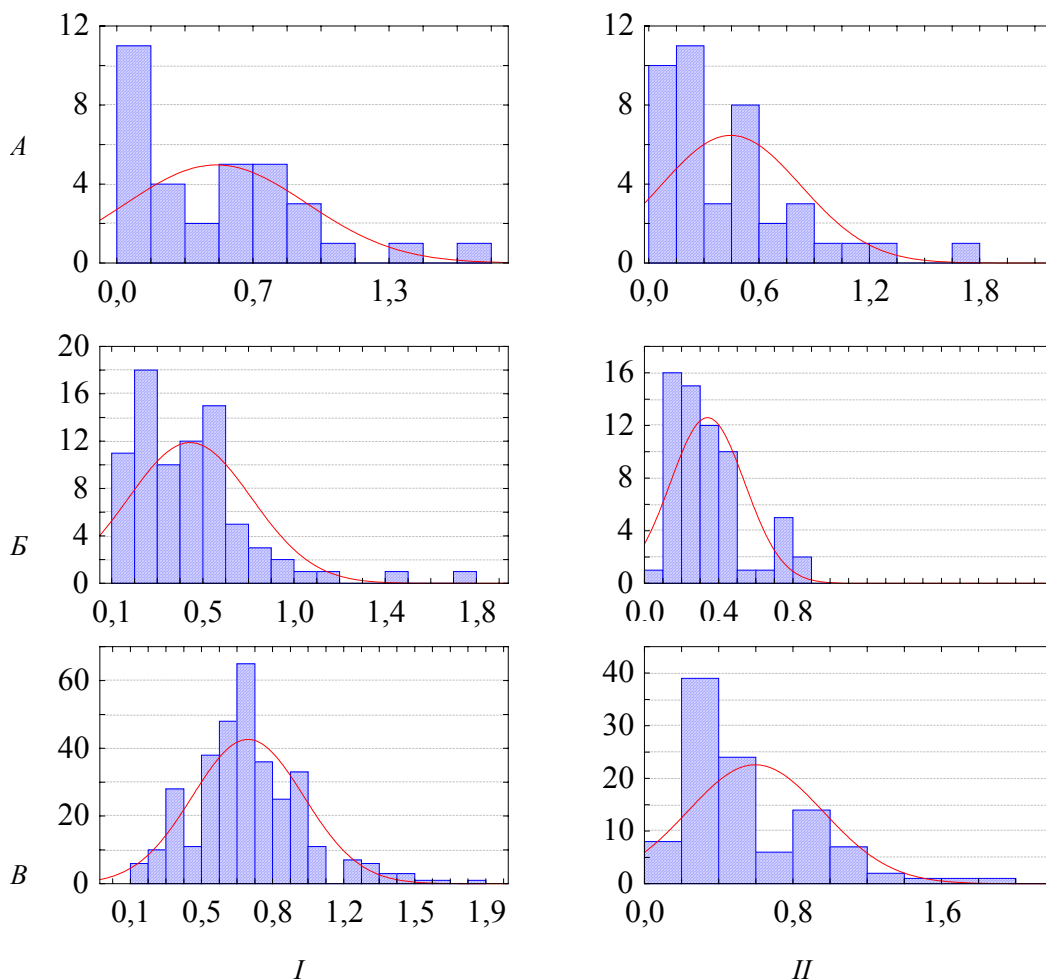


Рис. 1. Размерная структура популяций *Aporrectodea calliginosa trapezoides*:

по оси абсцисс – вес червей (фиксация в формалине);
 А – июль 2005 г., Б – октябрь 2005 г., В – апрель 2006 г.;
 I – «чистая» зона; II – «грязная» зона.

Существенную долю в популяции *A. rosea* «чистого» участка в июле 2005 года составляют ювенильные формы, что приводит к статистически достоверному снижению средней биомассы животных ($F=4,69$, $p=0,035$) по сравнению с зоной загрязнения. В октябре 2005 года различия веса особей из популяций данного вида «чистой» и «грязной» зон не достоверны ($F=0,028$, $p=0,87$). В апреле 2006 года средний вес особей *A. rosea* популяции «чистой» зоны достоверно ниже, чем в условиях загрязнения ($F=151,45$, $p=0,000$). Причина этого четко видна на рисунке 2: пик, соответствующий ювенильным формам, в условиях загрязнения гораздо ниже соответствующего пика в популяции из чистой зоны.

Стоит отметить, что графическое описание структуры популяции и ее описание с помощью статистических характеристик весьма наглядно и отчасти позволяет

понять некоторые причины динамики популяционной структуры. Некоторые статистические параметры могут быть интерпретированы с точки зрения экологии. Например, средний вес особей тесно связан с биомассой популяции и таким образом воздействует на ряд функциональных аспектов популяции в экосистеме. Такие параметры как асимметрия и эксцесс являются важными характеристиками распределения, но их экологический смысл не всегда отчетливо ясен.

Таблица 1

**Плотность населения дождевых червей
в различных биотопах г. Днепропетровск (экз./м²)**

Участок	Название БГЦ (промышленные зоны)	Виды	Июль 2005 г.	Октябрь 2005 г.	Апрель 2006 г.
«Грязный»	ГРЭС	<i>Aporrectodea calliginosa</i>	1,0	5,0	
		<i>Dendrobaena octaedra</i>	1,0		
	<i>Lumbricidae, juv.</i>	13,0	24,0		
	<i>Aporrectodea rosea</i>	10,0			
	Металлургический завод им. Г. И. Петровского	<i>Aporrectodea calliginosa</i>	22,0	30,0	53,0
<i>Dendrobaena octaedra</i>			1,0		
<i>Lumbricidae, juv.</i>		1,0	4,0	41,0	
<i>Lumbricus rubellus</i>				47,0	
«Грязный»	Нижнеднепровский трубопрокатный завод им. Карла Либкнехта	<i>Aporrectodea calliginosa</i>		5,0	
		<i>Lumbricidae, juv.</i>	4,0	6,0	
		<i>Aporrectodea rosea</i>		13,0	
	Шинный завод	<i>Aporrectodea calliginosa</i>		5,0	
		<i>Dendrobaena octaedra</i>	1,0		
Южный машиностроительный завод (ЮМЗ)	<i>Lumbricidae, juv.</i>	4,0			
	<i>Aporrectodea calliginosa</i>	5,0	18,0	50,0	
	<i>Lumbricidae, juv.</i>	16,0			
	<i>Lumbricus rubellus</i>			179,0	
«Чистый»	Парк «Мертвым и живым»	<i>Aporrectodea calliginosa</i>			92,0
		<i>Lumbricus rubellus</i>			52,0
		<i>Aporrectodea rosea</i>			46,0
	Парк им. Богдана Хмельницкого	<i>Aporrectodea calliginosa</i>			34,0
		<i>Lumbricus rubellus</i>			26,0
		<i>Aporrectodea rosea</i>			37,0
	Парк им. Володи Дубинина	<i>Aporrectodea calliginosa</i>			84,0
		<i>Lumbricus rubellus</i>			80,0
		<i>Aporrectodea rosea</i>			113,0
	Парк им. Ю. Гагарина	<i>Aporrectodea calliginosa</i>	13,0	65,0	123,0
<i>Dendrobaena octaedra</i>		16,0			
<i>Lumbricidae, juv.</i>		19,0	5,0		
<i>Lumbricus rubellus</i>		59,0	17,0	71,0	
<i>Octolasion lacteum</i>		11,0			
<i>Aporrectodea rosea</i>		12,0	2,0	86,0	

Размерная структура популяции формируется под воздействием важных экологических процессов. Этими процессами являются рождаемость, смертность, эмиграция, иммиграция, интенсивность роста особей в популяции, соотношение затрат энергии на рост и репродукцию. Размерная структура является отражением этих процессов и несет в себе в интегральной форме информацию о них. Под интегральной формой понимается тот факт, что действие указанных факторов суммируется и проявляется в виде конечной структуры, которую мы можем фиксировать в данный момент времени и рассматривать в пространственной и временной динамике. Поэтому важным является вопрос о характеристике каждого из популяционных про-

цессов на основании анализа размерной структуры популяции. Для решения этого вопроса может быть предложено применение аппарата теории нейтральности, которая возникла изначально в популяционной генетике, а впоследствии была адаптирована к экологии сообществ [3]. Теория нейтральности может быть эффективно применена для описания динамики сообществ почвенных животных в условиях антропогенного воздействия [2].

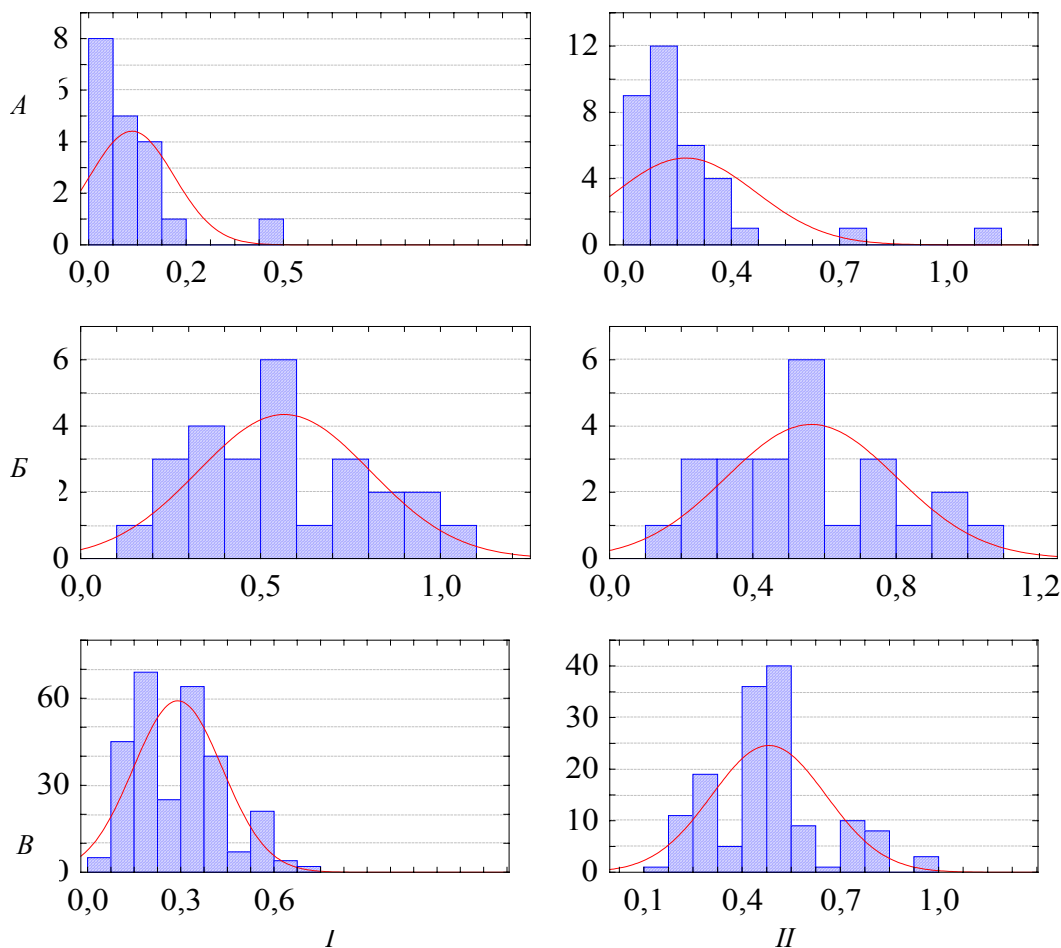


Рис. 2. Размерная структура популяций *Aporrectodea r. rosea*:
 по оси абсцисс – вес червей (фиксация в формалине);
 А – июль 2005 г., Б – октябрь 2005 г., В – апрель 2006 г.;
 I – «чистая» зона, II – «грязная» зона.

Теория нейтрального разнообразия на основе определенного упрощения рассмотрения процессов рождаемости, смертности, иммиграции и эмиграции в сообществе видов позволяет получить достаточно простые способы описания численности [3]. Модель распределения относительного обилия видов в сообществе любого масштаба [4] имеет вид:

$$\langle \phi_n \rangle = \theta \frac{\Gamma(n + \alpha)\Gamma(n + \beta)}{\Gamma(\alpha)\Gamma(n + 1 + \beta)} x^n, n = 1, 2, \dots \quad (1)$$

где $\langle \phi_n \rangle$ – число видов с численностью n особей; $\alpha = \lambda/b$, $\beta = \mu/d$, $x = b/d$, λ – скорость иммиграции, μ – скорость эмиграции, b – скорость рождаемости, d – скорость смертности. Параметр θ является нормализующим фактором, который позволяет при суммировании уравнения по всем n получить число видов в сообществе (для частот суммирование даст 1). Формально эта модель может быть применена для описания размерной структуры популяции, однако смысл параметров распределения будет несколько другой (табл. 3). Стоит отметить, что предположения теории нейтрального разнообразия о демографической эквивалентности видов могут быть спроецированы на эквивалентность размерных классов особей популяции, что делает обоснованным перенос математического аппарата теории разнообразия на описание размерной структуры популяции.

Таблица 2

Статистические характеристики биомассы особей *A. calliginosa* и *A. rosea* из различных групп местообитаний г. Днепропетровск

Время	Группы	Среднее	Минимум	Максимум	Ст. откл.	Асимметрия	Экссесс
<i>A. calliginosa</i>							
Июль 2005	А	0,49	0,03	1,79	0,42	1,17	1,46
Октябрь 2005		0,44	0,06	1,84	0,30	1,95	6,18
Апрель 2006		0,72	0,15	1,89	0,27	0,82	1,50
Июль 2005	Б	0,46	0,02	1,81	0,38	1,57	3,14
Октябрь 2005		0,34	0,06	0,83	0,20	0,99	0,33
Апрель 2006		0,59	0,10	2,00	0,36	1,37	1,98
<i>A. rosea</i>							
Июль 2005	А	0,11	0,02	0,45	0,09	2,86	10,06
Октябрь 2005		0,59	0,33	0,85	0,37	–	–
Апрель 2006		0,28	0,02	0,70	0,13	0,52	-0,07
Июль 2005	Б	0,22	0,04	1,14	0,20	3,31	13,07
Октябрь 2005		0,56	0,16	1,02	0,24	0,33	-0,68
Апрель 2006		0,46	0,10	0,96	0,17	0,56	0,30

Примечание: А – «чистые» участки, Б – участки промышленного загрязнения.

Описание размерной структуры популяции в с помощью средств теории нейтральности позволяет содержательно интерпретировать процессы, происходящие в популяции и в интегральном виде отражающиеся в распределении размерных классов. Основными процессами, которые влияют на размерную структуру популяции дождевых червей, являются рождаемость и смертность, активность процессов ассимиляции и диссимиляции, распределение ассимилированной энергии на рост и репродукцию. Важными факторами динамики являются эмиграция и иммиграция.

Потенциал роста популяции *A. rosea* (параметр распределения Θ) демонстрирует сходную динамику в условиях чистой зоны и в зоне загрязнения без существенных отличий (табл. 3). Максимальный потенциал роста отмечен в летний период, что совпадает с периодом высокой численности ювенильных особей-сеголеток, которые появились после весеннего периода размножения. Минимальное значение потенциала роста наблюдается осенью. В апреле мы видим тенденцию нарастания потенциала роста, которая предшествует периоду активного размножения дождевых червей в мае–июне. Для *A. calliginosa* наблюдается умеренно высокий потенциал роста в летне-осенний период, а в апреле, после периода зимнего покоя, он снижен. Также отмечается увеличение потенциала роста популяции в условиях загрязнения, что, вероятно, является компенсаторным механизмом в ответ на снижение плотности и биомассы популяций в условиях интенсивного антропогенного воздействия.

Различие между популяциями *A. calliginosa* «чистой» и «грязной» зон при сравнении параметра распределения α заключается в его увеличении в условиях загрязнения весной 2006 года. Причиной этому может быть снижение рождаемости в

условиях загрязнения, вследствие чего отношение прирост биомассы/рождаемость (параметр α) увеличивается. Для популяций *A. rosea* увеличение параметра α в условиях загрязнения также наблюдается в весенний период. В популяциях *A. calliginosa* пик эмиграционной активности (параметр β) наблюдается в начале лета, после чего активность снижается и достигает минимального уровня в начале весны. В популяциях *A. rosea* минимум миграционной активности наблюдается в осенний период.

Таблица 3

Статистические характеристики распределения биомассы особей популяций *A. calliginosa* и *A. rosea* из различных групп местообитаний г. Днепропетровск

Время	Уровень загрязнения	θ	α	β	x	LS
<i>A. calliginosa</i>						
Июль 2005	А	0,09	3,75	1,28	0,73	0,78
Октябрь 2005		0,08	4,57	1,19	0,65	0,76
Апрель 2006		0,01	3,21	0,00	0,74	7,60
Июль 2005	Б	0,10	3,82	1,27	0,70	0,63
Октябрь 2005		0,14	4,36	1,21	0,60	0,33
Апрель 2006		0,02	5,44	1,11	0,70	4,74
<i>A. rosea</i>						
Июль 2005	А	0,65	2,58	0,17	0,19	0,01
Октябрь 2005		0,01	4,34	0,00	0,65	6,98
Апрель 2006		0,11	4,94	1,15	0,57	0,36
Июль 2005	Б	0,62	4,22	1,23	0,38	0,05
Октябрь 2005		0,01	4,34	0,00	0,65	6,95
Апрель 2006		0,15	4,50	1,20	0,57	0,26

Примечание: А – «чистые» участки, Б – участки промышленного загрязнения.

Таблица 4

Интерпретация параметров модели распределения в теории нейтральности для сообществ и популяций

Параметры модели	Сообщества	Популяции
θ	фундаментальное число биоразнообразия: $\theta = 2 * J_M * \nu$, где ν – число новых видов, которое появляется на каждое событие рождения, J_M – размер сообщества	Потенциал роста популяции: $\theta = 2 * J_M * \nu$, где ν – число новых размерных классов, которое появляется на каждое событие рождения, J_M – размер популяции
α	Активность процессов иммиграции: отношение числа иммигрантов к числу рожденных	Активность процессов ассимиляции: отношение прироста биомассы к числу рожденных особей
β	Активность процессов эмиграции: отношение числа эмигрантов к числу смертей	Активность процессов диссимиляции: отношение снижения биомассы к числу смертей
x	Отношение процессов рождаемости и смертности	Отношение затрат на рост и репродукцию
LS	Средняя длительность жизни видов в сообществе в единицах, равных одной генерации: $S / J_M * \nu$, где S – число видов	Среднее время пребывания особи в одном размерном классе (скорость роста, рождаемости и смертности): $S / J_M * \nu$, где S – число размерных классов в популяции

Популяции дождевых червей из «чистой» и «грязной» зон практически не отличаются по параметру x (отношение рождаемости к смертности). Для популяций *A. calliginosa* минимум репродуктивной активности наблюдается осенью, а для *A. rosea* – в начале лета. Наблюдения в природе показали, что оптимальной темпера-

турой для продуцирования коконов дождевым червем *A. calliginosa* является +12°C, а для *A. rosea* – +9,4°C [1].

Помимо температуры, лимитирующим репродукцию фактором может быть влажность почвы. В почвах Западной Украины пауза в продуцировании коконов дождевым червем *A. calliginosa* отмечается в июле – третьей декаде августа, а пауза в репродукции *A. rosea* длится с мая по сентябрь. Необходимо отметить, что параметр x не является точной мерой отношения рождаемости к смертности, а по смыслу приближается к такой мере и является оценкой этого отношения. Кроме того, параметр x и прочие параметры распределения являются относительными величинами: отношение рождаемости к смертности, эмиграции к смертности и т. д., то есть зависят от двух процессов. Очевидно, длительное прерывание репродуктивной активности дождевым червем *A. rosea* компенсируется снижением смертности особей этого вида. Известным механизмом для *A. rosea* является летняя «спячка», происходящая в капсуле, которая герметизируется слизистыми выделениями червя.

Выводы

Теория нейтральности позволяет дать описание распределения дождевых червей по размерным классам, при этом параметры распределения могут быть содержательно интерпретированы с точки зрения экологии популяций. Динамика параметров распределения во времени и в условиях антропогенного воздействия свидетельствует о том, что сообщенный параметрам распределения смысл очень близок к реальным процессам, происходящим в популяциях животных.

Библиографические ссылки

1. **Іванців В.** Продукування яйцевих коконів лямбріцидами і енхітреїдами (*Annelida: Oligochaeta: Lumbricidae, Enchytraeidae*) західних областей України // Вісник Львів. ун-ту. Серія біологічна. – 2003. – Вип. 34. – С. 165–172.
2. **Пахомов О. Є.** Дощові черв'яки в умовах експериментального забруднення ґрунту нікелем та свинцем в присутності пшениці / О. Є. Пахомов, О. М. Кунах // Вісник Запор. ун-ту. Фіз.-мат. науки. Біол. науки. – 2004. – № 2. – С. 192–196.
3. **Hubbell S. P.** The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. – Princeton, MA: Princeton University Press, 2001. – 360 p.
4. **He F.** Deriving a neutral model of species abundance from fundamental mechanisms of population dynamics // Functional Ecology. – 2005. – Vol. 19. – P. 187–193.

Надійшла до редколегії 10.02.2007