

**О. Н. Кунах, А. В. Жуков**

**ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ ПОЧВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ  
С ПОЗИЦИЙ ТЕОРИИ НЕЙТРАЛЬНОГО РАЗНООБРАЗИЯ**

*Днепропетровский национальный университет*

*49050, г. Днепропетровск, пр. Гагарина, 72 e-mail: zhukov\_dnepr@rambler.ru*

**Кунах О. Н., Жуков А. В. Динамика сообществ почвенных животных с позиций теории нейтрального разнообразия.** – В работе приведены основные результаты теории нейтрального разнообразия. Сделана попытка применить эти результаты для анализа структуры комплексов почвенных животных в условиях экспериментального загрязнения почвы тяжелыми металлами. Этот подход является продуктивным для оценки сообществ обитателей почвы.

*Ключевые слова:* теория нейтрального разнообразия, почвенная мезофауна, демография, миграция.

Поиск механизмов, которые лежат в основе распределения обилия видов продолжает привлекать значительное внимание специалистов [1, 7-9, 11-13]. Теория нейтральности в экологии придает дополнительный импульс этим поискам благодаря тому, что с её помощью было показано, что типы разнообразия, которые возникают в естественных условиях, могут быть выведены из предположения о том, что организмы в сообществе обладают одинаковыми демографическими свойствами в пересчете на одну особь [5]. Развитие этой теории в последнее время сконцентрировано на описании относительного видового обилия нейтрального сообщества в масштабе метасообщества и локального сообщества [9, 12, 13]. Метасообщество определяется как отдельная в эволюционном отношении биогеографическая единица, в пределах которой многие из видов сообщества возникают, живут и погибают [3]. В противоположность этому, локальное сообщество подвержено обмену мигрантами с метасообществом или с другими локальными сообществами через иммиграцию или эмиграцию. Распределение обилия видов локального сообщества может быть описано мультиномиальным распределением [6, 9], или некоторыми другими моделями [12, 13], в то время как распределение лог-серий является хорошо известным способом описания метасообщества [5, 13].

Концептуальное отличие между метасообществом и локальным сообществом играет важную роль в теории нейтральности биоразнообразия [5]. Метасообщество рассматривается как источник иммигрантов и динамически независимо от локального сообщества [9, 12, 13]. Виды в этих моделях рассматриваются не как полностью нейтрально-симметричные, так как их относительное обилие в локальном сообществе является функцией их относительного обилия в метасообществе. В отсутствие иммиграции, эти модели локального сообщества не могут конвергировать в модели метасообщества (т.е. мультиномиальные модели с нулевой суммой не могут быть сведены к распределению лог-серий). Это совершенно справедливо при применении для классической системы "остров-материк", в которой локальные обилия видов на острове зависят посредством иммиграции от фиксированных численностей видов в метасообществе. Поэтому эти модели могут быть более точно названы островными моделями.

Однако в действительности нет четкой линии, которая отделяет метасообщество и локальное сообщество. В реальных ландшафтах существует континуум от локального сообщества до крупномасштабного метасообщества. Континуум изменяется в степени, которая определяется динамикой сообщества вследствие миграции. В противоположность системам типа "остров-материк", в непрерывных ландшафтах локальные сообщества вложены в метасообщество. Очень общим подходом для моделирования таких систем является предположение о полной симметричности локального сообщества, в котором видовое обилие подвержено влиянию локальной рождаемости и смертности, так же как иммиграции и эмиграции. Было показано, что рассмотрение четырех фундаментальных процессов популяционной динамики – рождаемость, смертность, иммиграция и эмиграция

позволяют вывести полностью симметричную модель распределения относительного обилия видов в сообществе любого масштаба [3]. Модель 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;  $\alpha = \lambda/b$ ,  $\beta = \mu/d$ ,  $x = b/d$ ,  $\lambda$  – скорость иммиграции,  $\mu$  – скорость эмиграции,  $b$  – скорость рождаемости,  $d$  – скорость смертности. Параметр  $\theta$  является нормализующим фактором, который позволяет при суммировании уравнения по всем  $n$  получить число видов в сообществе (для частот суммирование даст 1). Параметр  $\theta$  имеет форму

$$\theta = \frac{1 + \beta}{\alpha x} \frac{1}{F(1 + \alpha, 2 + \beta, x)}, \quad (2)$$

где  $F(1 + \alpha, 2 + \beta, x)$  – стандартная гипергеометрическая функция.

Предложенная модель является моделью локального сообщества, так как отражает влияние миграционных процессов. Можно показать, что при отсутствии миграции ( $\alpha = \beta = 0$ ) модель легко редуцируется к модели распределения лог-серий метасообщества. Кроме того, при отсутствии эмиграции ( $\mu = 0$  или  $\beta = 0$ ) модель принимает форму усеченного негативного биномиального распределения

$$\langle \phi_n \rangle = \theta \frac{\Gamma(n + \alpha)}{\Gamma(\alpha)} \frac{x^n}{n!}, n = 1, 2, \dots, \quad (3)$$

Параметр  $x$  в модели имеет такое же значение, как и в распределении лог-серий Фишера, равный отношению скорости рождаемости к скорости смертности [13]. Генерализованная модель имеет два параметра ( $\alpha$  и  $\beta$ ), которые являются мерой относительной интенсивности в сообществе иммиграции по отношению к рождаемости и эмиграции по отношению к смертности. Дополнение в модель параметров, которые отражают миграционные процессы, обеспечивает более детальное рассмотрение влияния четырех базовых демографических процессов – рождаемости, смертности, иммиграции и эмиграции на распределение обилия видов. Высокое значение параметра  $\alpha$  (т. е. интенсификация иммиграции по отношению к рождаемости) приводит к сглаживанию распределения видового обилия с левой стороны. Такая форма распределения предполагает, что число редких видов не велико, а существенную часть сообщества составляют более обильные виды. Этот результат не противоречит выводам метапопуляционной теории [2], которая утверждает, что постоянная иммиграция должна препятствовать исчезновению редких видов путем увеличения их обилия. Защитный эффект, который оказывается на редкие виды в данной модели, рассматривается с нейтральной позиции, т.е. скорость иммиграции является независимой от обилия отдельных видов. В противоположность иммиграции, эмиграция сглаживает кривую распределения обилия видов с правой стороны, что отражает увеличение доли редких видов.

Как и в распределении лог-серий Фишера для метасообщества, параметр  $\theta$  в данной модели также выступает в качестве параметра биоразнообразия и является функцией  $\alpha$ ,  $\beta$  и  $x$ .

В центре теории нейтрального разнообразия Хуббелла находится универсальный безразмерный параметр  $\theta$ . Этот параметр является результатом произведения размера сообщества  $JM$  и скорости появления новых видов в сообществе  $v$ , т.е.  $\theta = 2 * JM * v$ . Фундаментальный параметр  $\theta$  полностью определяет паттерны биоразнообразия (распределение обилия видов – species-abundance distribution (SAD) и отношения видо-площадь – species-area relationship (SAR). Для метасообщества, в то время как для локального сообщества SAD и SAR определяются параметром биоразнообразия совместно с иммиграцией, эмиграцией, рождаемостью и смертностью. Параметр  $\theta$  имеет функциональную связь с индексом разнообразия Симпсона [4]:

$$D_s = \frac{\theta}{1 + \theta}, \quad (4)$$

где  $D_s$  – индекс разнообразия Симпсона. Определение индекса Симпсона является результатом случайного отбора проб, поэтому он имеет дисперсию, которую можно определить через параметр  $\theta$

$$V(D_s) = \frac{2\theta}{(1+\theta)^2(2+\theta)^2(3+\theta)}. \quad (5)$$

В свою очередь, дисперсия параметра  $\theta$  может быть вычислена по формуле

$$V(\theta) = \frac{2\theta(1+\theta)^2}{(2+\theta)(3+\theta)}. \quad (6)$$

Хуббелл определил фундаментальное число биоразнообразия как безразмерную величину. Однако в выражении  $\theta=2*JM*v$  параметр  $v$  представляет число новых видов, которое появляется на каждое событие рождения, что имеет размерность [вид/экземпляр]. Параметр  $JM$  представляет либо размер популяции [число экземпляров], либо число рождений на каждое поколение [число экземпляров/генерация]. Таким образом,  $\theta$  имеет размерность либо [вид], либо [вид/генерация]. Следовательно,  $\theta$  является альтернативным представлением числа видов [10]. Между параметром  $\theta$ , числом экземпляров в метасообществе  $JM$  и числом видов существует функциональная связь

$$S(\theta) \approx 1 + \theta \ln(1 + (JM - 1)/\theta). \quad (7)$$

Когда  $JM$  велико, а число видов существенно выше единицы, выражение может быть упрощено:

$$S(\theta) \approx \theta \ln(JM/\theta), \quad (8)$$

что эквивалентно  $S \approx 2*JM*v \ln(2v)$ . Соответственно, средняя продолжительность жизни видов приблизительно равна  $S/JM*v$  генераций, что также может быть представлено как  $-\ln(2v)$ . Таким образом, средняя длительность жизни видов в сообществе обратно зависит от натурального логарифма скорости возникновения в сообществе новых видов.

С помощью приведенных моделей был проведен анализ структуры животного населения почвы центральной поймы р. Самара-Днепровская в условиях экспериментального загрязнения почвы никелем и свинцом. Результаты приведены в табл. 1.

Таблица 1

**Синэкологические характеристики комплекса почвенных беспозвоночных центральной поймы р. Самара-Днепровская в условиях экспериментального загрязнения среды никелем и свинцом в апреле 2004 г. (период экспозиции – 5 месяцев)**

Параметры	Ni				Pb				Контроль	
	I		II		I		II			
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
$\Theta$	4,84	5,30	2,99	4,71	3,16	4,56	3,85	4,08	5,56	7,83
Var( $\Theta$ )	2,58	2,36	1,43	2,14	2,24	2,71	2,18	1,78	2,67	3,35
$\Theta_s$	5,13	4,49	2,18	3,90	4,16	5,55	4,00	3,00	5,42	7,70
$\alpha$	0,11	0,09	0,15	0,25	0,07	0,12	0,17	0,136	0,06	0,05
$\beta$	0,02	0,03	0,00	0,00	0,00	0,02	0,03	0,196	0,04	0,03
$x$	0,84	0,87	0,85	0,54	0,98	0,81	0,76	0,880	0,94	0,94
$D_s$	0,84	0,82	0,69	0,80	0,81	0,85	0,80	0,75	0,84	0,89
V( $D_s$ )	0,028	0,025	0,050	0,029	0,047	0,030	0,037	0,035	0,023	0,014
S	15	16	18	18	15	13	16	18	18,00	21
A	150	130	46	103	139	64	54	52	228	238
S( $\Theta$ )	18	18	9	16	13	13	11	12	22	28
LS	6,87	6,40	5,47	6,17	7,57	5,28	5,28	5,09	7,43	6,83

Примечание.  $\Theta$ , Var( $\Theta$ ),  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $x$  – оценки параметров распределения обилия видов почвенных беспозвоночных в соответствии с моделью,  $\Theta_s$  – оценка  $\Theta$  на основе индекса Симпсона, A – обилие, экз./м<sup>2</sup>, S – число видов, S( $\Theta$ ) – оценка числа видов,  $D_s$  – индекс Симпсона, V( $D_s$ ) – дисперсия  $D_s$ , LS – средняя продолжительность жизни в сообществе (число генераций); I – уровень загрязнения 2 ПДК, II – 5 ПДК; A – вариант без изоляции; B – вариант с изоляцией.

В сообществах почвенных животных в апреле 2004 г. фундаментальное число биоразнообразия имеет наибольшее значение в контрольных условиях. При нарастании загрязнении почвы, которое вызвано как свинцом, так и никелем, прослеживается четкая тенденция в снижении фундаментального числа биоразнообразия. Эта тенденция является дозо-зависимой: в целом, при более высоком уровне загрязнения степень снижения разнообразия проявляется в большей мере. В октябре 2004 г., спустя 11 месяцев после начала эксперимента, в структуре сообщества загрязнение проявляется уже только при уровне загрязнения 5 ПДК, что справедливо для обоих токсикантов.

Меры разнообразия сообщества – фундаментальное число разнообразия и индекс Симпсона демонстрируют тесную корреляцию при токсикогенных изменениях в структуре сообщества ( $D_s=0.031\Theta+0,67$ ,  $R^2=0,58$  – весной;  $D_s=0.04\Theta+0,62$ ,  $R^2=0,55$  – осенью), что отражает тенденцию разнообразия сообществ педобионтов к снижению при загрязнении почвы тяжелыми металлами.

Таблица 2

**Синэкологические характеристики комплекса почвенных беспозвоночных центральной поймы р.Самара-Днепровская в условиях экспериментального загрязнения среды никелем и свинцом в октябре 2004 г. (период экспозиции – 11 месяцев)**

Параметры	Ni				Pb				Контроль	
	I		II		I		II		A	B
	A	B	A	B	A	B	A	B		
$\Theta$	6,07	3,65	4,79	4,73	4,90	4,65	3,85	4,08	5,09	5,58
Var( $\Theta$ )	2,68	2,25	2,08	2,05	2,20	2,46	1,69	1,79	2,25	3,00
$\Theta_s$	5,45	4,19	3,74	3,65	4,04	4,76	2,77	3,00	4,19	6,47
$\alpha$	0,06	0,14	0,08	0,12	0,08	0,10	0,13	0,14	0,08	0,07
$\beta$	0,10	0,20	0,05	0,23	0,04	0,25	0,19	0,20	0,05	0,10
x	0,94	0,90	0,92	0,90	0,91	0,95	0,90	0,88	0,92	0,95
$D_s$	0,85	0,81	0,79	0,79	0,80	0,83	0,74	0,75	0,81	0,87
V( $D_s$ )	0,020	0,040	0,028	0,029	0,027	0,029	0,037	0,035	0,026	0,023
S	21	22	22	21	23	15	21	21	32	22
A	152	175	119	113	119	107	89	79	174	147
S( $\Theta$ )	21	15	17	16	17	16	13	13	19	19
LS	6,44	7,74	6,42	6,35	6,38	6,27	6,28	5,93	7,06	6,54

Примечание. см. табл. 1.

Значения фундаментального числа разнообразия  $\Theta$ , которые найдены двумя способами – на основании модели (1) распределения обилия видов и на основании индекса Симпсона (4) – тесно коррелированы между собой ( $\Theta_s=0,97\Theta$ ,  $R^2=0,76$  – весной;  $\Theta_s=0,89\Theta$ ,  $R^2=0,53$  – осенью), что подтверждает гипотезу о функциональной связи этих двух индексов.

Демографические характеристики животного населения описываются параметрами  $\alpha$ ,  $\beta$ , x.

Отношение процессов рождаемости и смертности определяется параметром x. Во всех вариантах этот параметр меньше 1, что свидетельствует о преобладании процессов смертности над рождаемостью. У большинства представителей почвенной мезофауны жизненный цикл занимает период от нескольких месяцев до нескольких лет, и период размножения длится относительно короткий период времени, по отношению к длительности всего жизненного цикла. Смертность же имеет место на протяжении всего жизненного цикла популяции. Поэтому отношение рождаемости к смертности вне периода размножения закономерно ниже единицы. Между разнообразием и параметром x существует положительная связь ( $x=0,03\Theta+0,68$ ,  $R^2=0,11$  – весной;  $x=0,022\Theta+0,81$ ,  $R^2=0,51$  – осенью).

Это свидетельствует о том, что в ответ на загрязнение почвы происходит снижение разнообразия сообщества почвенных животных за счет увеличения их смертности.

Параметр распределения обилия видов  $\alpha$ , который характеризует активность процессов иммиграции, увеличивается при нарастании загрязнения и снижении разнообразия сообщества ( $\alpha = -0,03\Theta + 0,27$ ,  $R^2 = 0,40$  – весной;  $\alpha = -0,037\Theta + 0,28$ ,  $R^2 = 0,86$  – осенью).

Параметр  $\beta$  указывает на активность процессов эмиграции. Между этим параметром и другими характеристиками сообщества нельзя установить однозначной зависимости. По всей видимости, уровень эмиграции, который существует в данных экспериментальных условиях, не может быть полностью охарактеризованным выбранным нами методом.

Оценка количества видов, которая сделана на основании модели (1) по формуле (8) совпадает с динамикой количества видов, обнаруженных в пробах, но практически всегда ниже экспериментальных данных. Очевидно, что не все виды, которые обнаружены в пробах, соответствуют предположениям теории нейтральности, на основе которой получена модель (1). Основным предположением теории является эквивалентность видов в демографическом отношении. Такое ограничение правомерно по отношению к однородным в экологическом и таксономическом отношении сообществам живых организмов. Животное население почвы связано общностью среды обитания, но демонстрирует широкое разнообразие форм и таксономического состава. Поэтому тот факт, что некоторые виды не вписываются в рамки модели, выведенной из гипотезы нейтральности видов, является вполне закономерным. С другой стороны, общая картина динамики сообщества, которая становится видна с помощью модели (1), является вполне информативной и заслуживает доверия.

Продолжительность жизни почвенных животных, которая рассчитана из модели (1) по формуле  $S/JM \cdot v$ , приведена в единицах, равных одной генерации. Длительность поколений почвенных животных различна у каждого вида и изменяется от нескольких недель (энхитреиды, некоторые виды дождевых червей) до нескольких месяцев и лет. В среднем эту цифру можно принять равной 1 году, так как период активности у многих почвенных животных имеет место один раз в год и совпадает с весной. Расчет продолжительности жизни почвенных животных в центральной пойме р. Самара показал, что этот параметр, в среднем, составляет 6,83-7,43 периодов генерации весной и 6,54-7,06 осенью. При загрязнении почвы тяжелыми металлами продолжительности жизни животных снижается. Снижение длительности жизни связано с уровнем токсической нагрузки.

### Список литературы

1. *Etienne R. S., Olf H.* A novel genealogical approach to neutral biodiversity theory // *Ecology Letters*. – 2004. – Vol. 7. – P. 170-175.
2. *Hanski I.* Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations // *Biol. J. of the Linnean Society*. – 1991. – 42. – P. 17-38.
3. *He F.* Deriving a neutral model of species abundance from fundamental mechanisms of population dynamics // *Functional Ecology*. – 2005. – № 19. – P. 187-193.
4. *He F., Hu X.-S.* Hubbell's fundamental biodiversity parameter and the Simpson diversity index // *Ecology Letters*. – 2005. – Vol. 8. – P. 386-390.
5. *Hubbell S. P.* *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. – Princeton, MA: Princeton University Press, 2001 a. – 360 p.
6. *Hubbell S. P.* *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. – Princeton, NJ: Princeton University Press, 2001 b. – 540 p.
7. *Magurran A. E., Henderson P. A.* Explaining the excess of rare species in natural species abundance distribution // *Nature*. – 2003. – 422. – P. 714-716.
8. *McGill B. J.* Strong and weak tests of macroecological theory // *Oikos*. – 2003. – V. 102. – P. 679-685.
9. *McKane A. J., Alonso D., Sole R.* Analytic solution of Hubbell's model of local community dynamics // *Theoretical Population Biology*. – 2004. – Vol. 65. – P. 67-73.

10. *Ricklefs R.* A comment on Hubbell 's zero-sum ecological drift model // *Oikos*. – 2003. – Vol. 100, 1. – P. 185-192.
11. *Sugihara G., Bersier L.-F., Southwood T.R.E., Pimm S.L., May R.M.* Predicted correspondence between species abundances and dendrograms of niche similarities // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 100. – 2003. – P. 5246-5251.
12. *Vallade M., Houchmandzadeh B.* Analytical solution of a neutral model of biodiversity // *Physical Review*. – 2003. – E 68, 061902-0061905.
13. *Volkov I., Banavar J. R., Hubbell S. P., Maritan A.* Neutral theory and relative species abundance in ecology // *Nature*. – 2003. – Vol. 424. – P. 1035-1037.

**Кунах О. М., Жуков О. В.** Динаміка угруповань ґрунтових тварин з позицій теорії нейтрального розмаїття. – У роботі наведені основні результати теорії нейтрального розмаїття. Зроблено спробу застосувати ці результати для аналізу структури комплексів ґрунтових тварин в умовах експериментального забруднення ґрунту важкими металами. Зазначений підхід є продуктивним для оцінки угруповань мешканців ґрунту.

*Ключові слова:* теорія нейтрального розмаїття, ґрунтова мезофауна, демографія, міграція.

**Kunach O. N., Zhukov A. V.** The soil animal community dynamic on the basis of neutral diversity theory. – The main results of the neutral diversity theory have been presented in the work. These results were attempted to analyze the structure of the soil animals complexes under experimental heavy metal contamination condition. This approach has been demonstrated to be useful for soil animal community assessing.

*Key words:* neutral diversity theory, soil mesofauna, demography, migration.