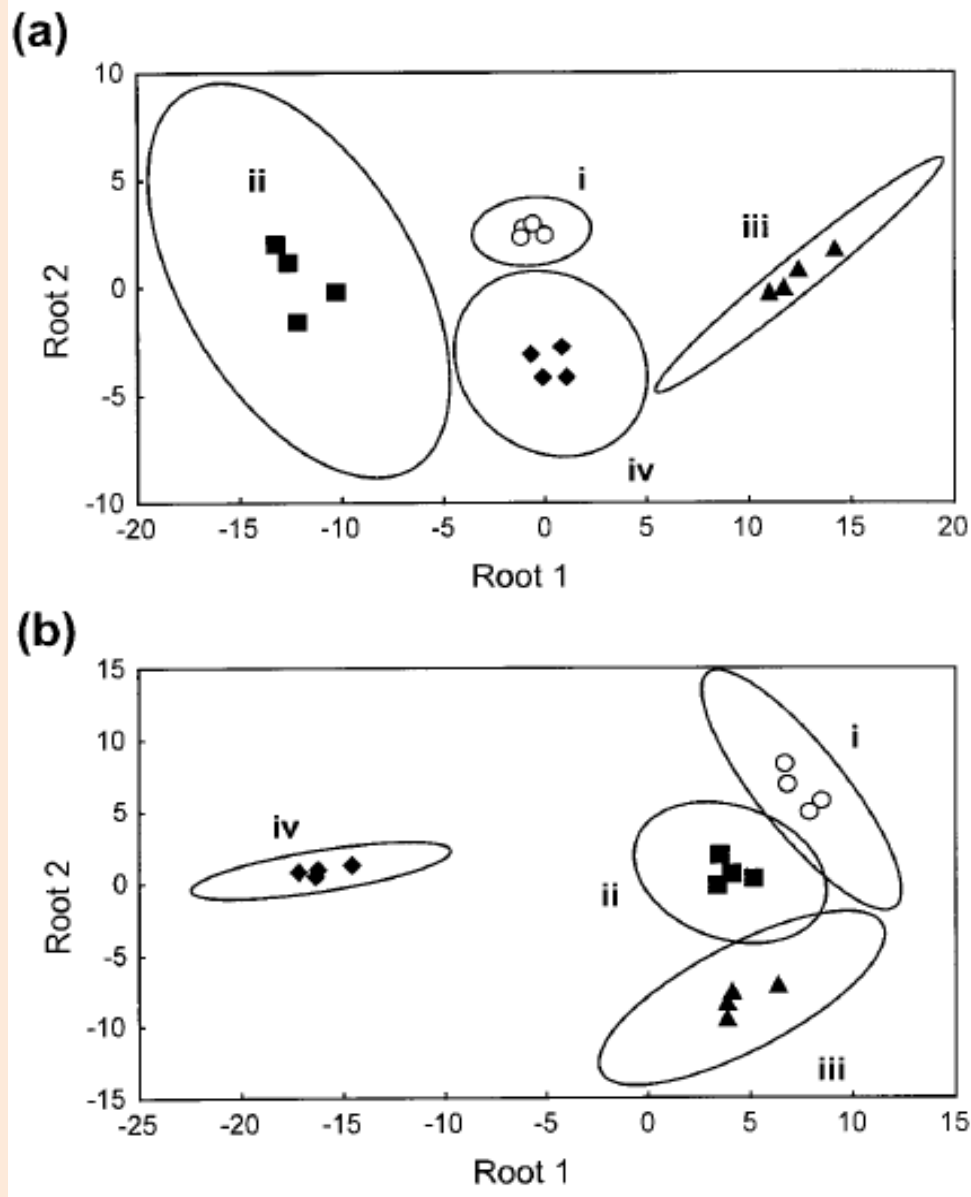


Внутри- и межвидовые взаимодействия в ассоциациях люмбрицид в лесах умеренной зоны

А.В. Уваров

Институт проблем экологии и эволюции РАН

ECOTRON experiment (Scheu et al., Oecologia 2002, 133:254–260)



**Влияние структуры ассоциации
люмбрицид на катаболические
реакции микробного сообщества**

**Большие микрокосмы (1-м², глубина
почвы 35 см), 48 недель.**

- (i) Контроль без люмбрицид,**
- (ii) 2 вида из одной (эндогейной),
функциональной группы,**
- (iii) 2 вида – 2 группы (эпи- и
эндогейная),**
- (iv) 6 видов – 2 группы (эпи- и
эндогейная).**

**Discriminant function analysis with
90% confidence ellipses for (a) actual
catabolic profiles and (b) potential
catabolic profiles of the microbial
community). Root 1 and Root 2
represent: (a) 91% and 6%; (b) 75%
and 23% of the variance.**

ECOTRON experiment (Scheu et al., Oecologia 2002, 133:254–260)

- Как присутствие дождевых червей, так и состав их ассоциации влияли на функционирование микробного сообщества.
- Присутствие только эндогейных видов приводило к значительному снижению микробной биомассы, но этого не происходило при одновременном присутствии и эндогейных, и эпигейных видов. Таким образом, присутствие эпигейных видов нейтрализовало негативное воздействие эндогейных видов на сообщество почвенных микроорганизмов.
- Активность эпигейных видов увеличивает поступление подстилки в почву, тем самым увеличивая запас микробных ресурсов. Напротив, эндогейные дождевые черви могут эффективно конкурировать с микроорганизмами за лабильные углеродные субстраты.

Взаимодействия между функциональными группами лумбрицид влияют на реакции микробного сообщества и самих червей

(Sheehan et al., Pedobiologia 2007, 50:479-487; Eur. J. Soil Biol. 2008, 44: 65–70)

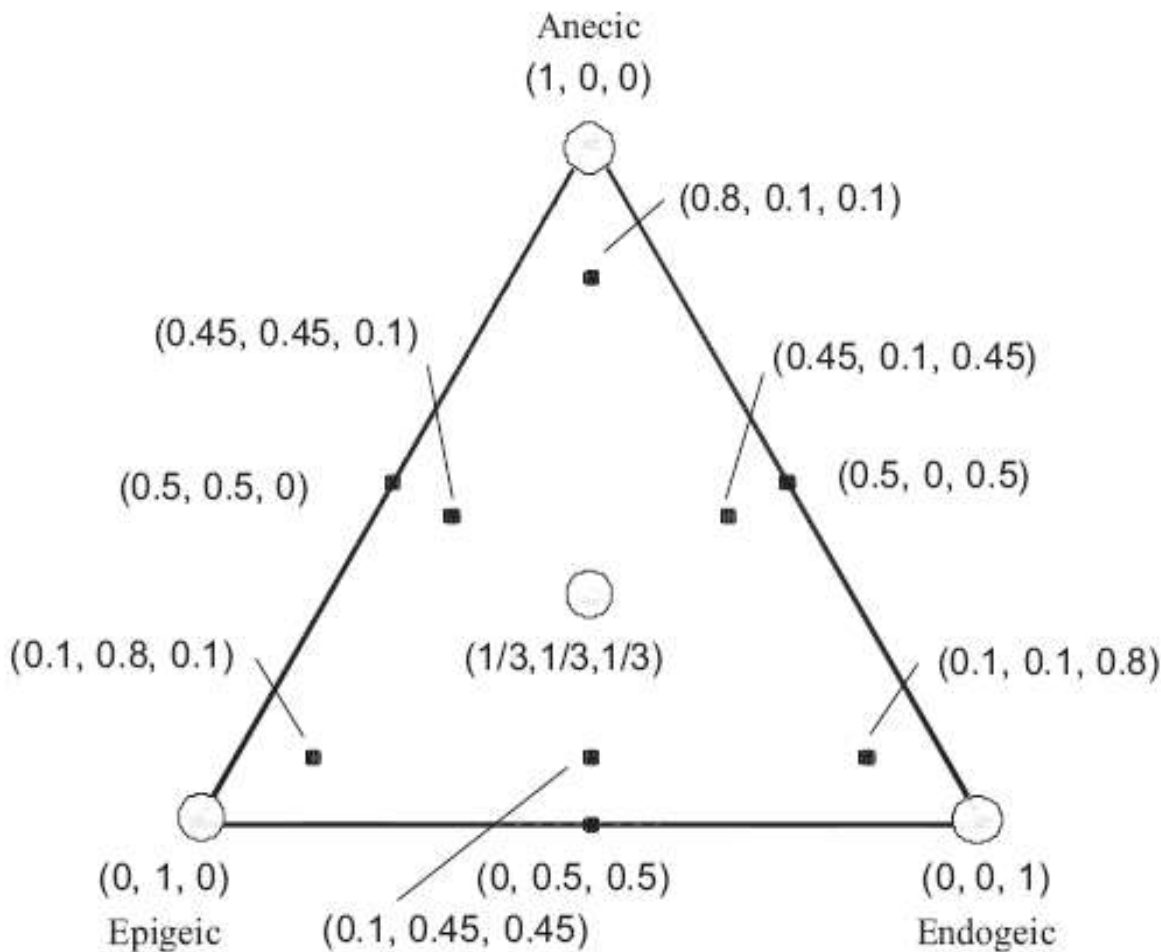
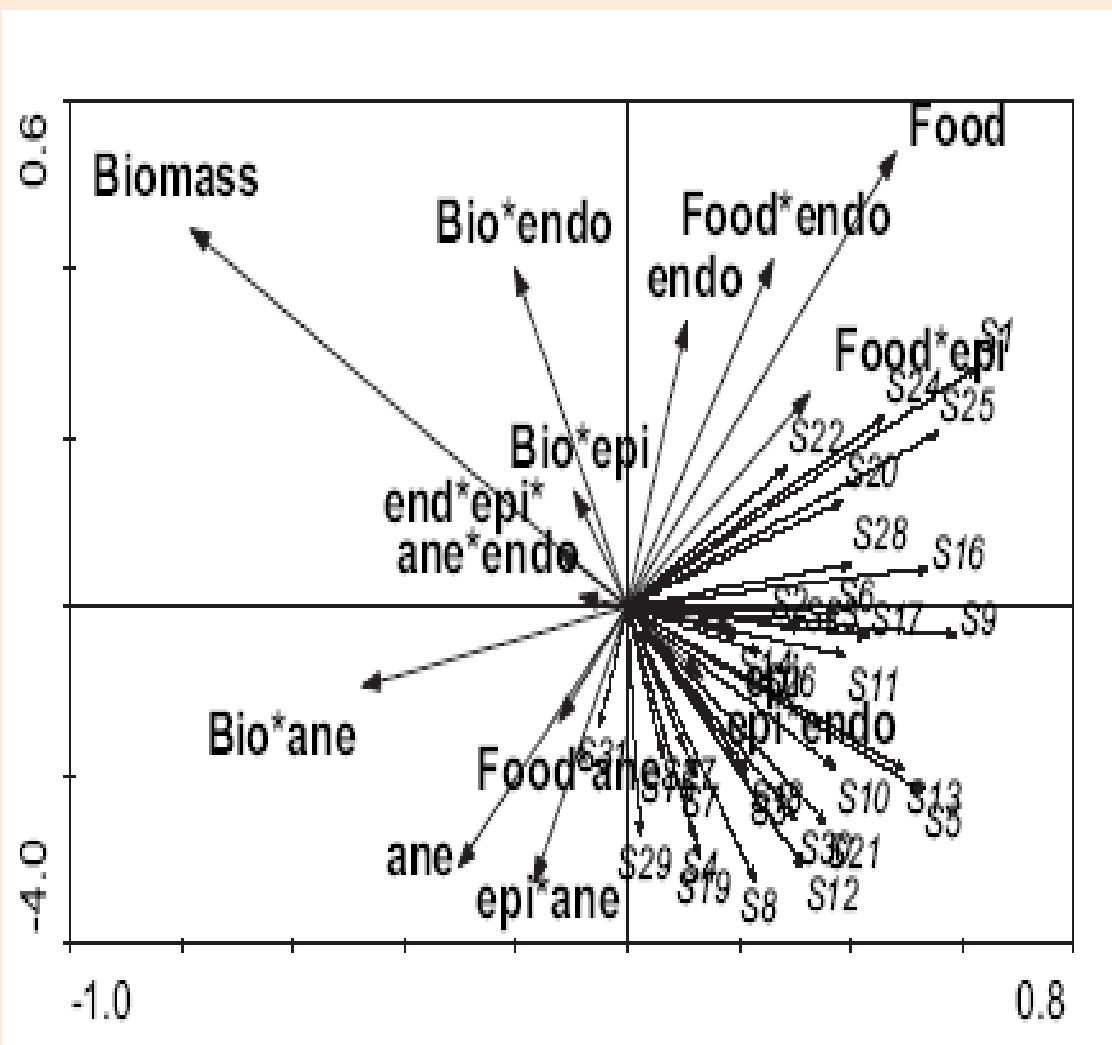


Схема эксперимента регулирует пропорции (по биомассе) эпигейной, эндогейной и норной групп в ассоциациях лумбрицид: Например, (0.1,0.1,0.8) означает 10% биомассы норных, 10% эпигейных и 80% эндогейных червей.

Влияние состава ассоциации люмбрицид и запаса пищи на реакции микробного сообщества и динамику содержания азота (Sheehan et al., 2008)



- Физиологический профиль микробного сообщества зависит от состава функциональных групп дождевых червей (идиосинкратический тип реакции).
- Все три функциональные группы дождевых червей, отдельно и в комбинациях, по-разному влияют на физиологический профиль микробного сообщества.
- Потеря любой функциональной группы дождевых червей привела бы к значительным изменениям в структуре и функционировании микробного сообщества.

Ecological groups of earthworms



1. Epigeic:
Dendrodrilus rubidus



2. Anecic:
Lumbricus terrestris

3. Endogeic:
Octolasion tyrtaeum

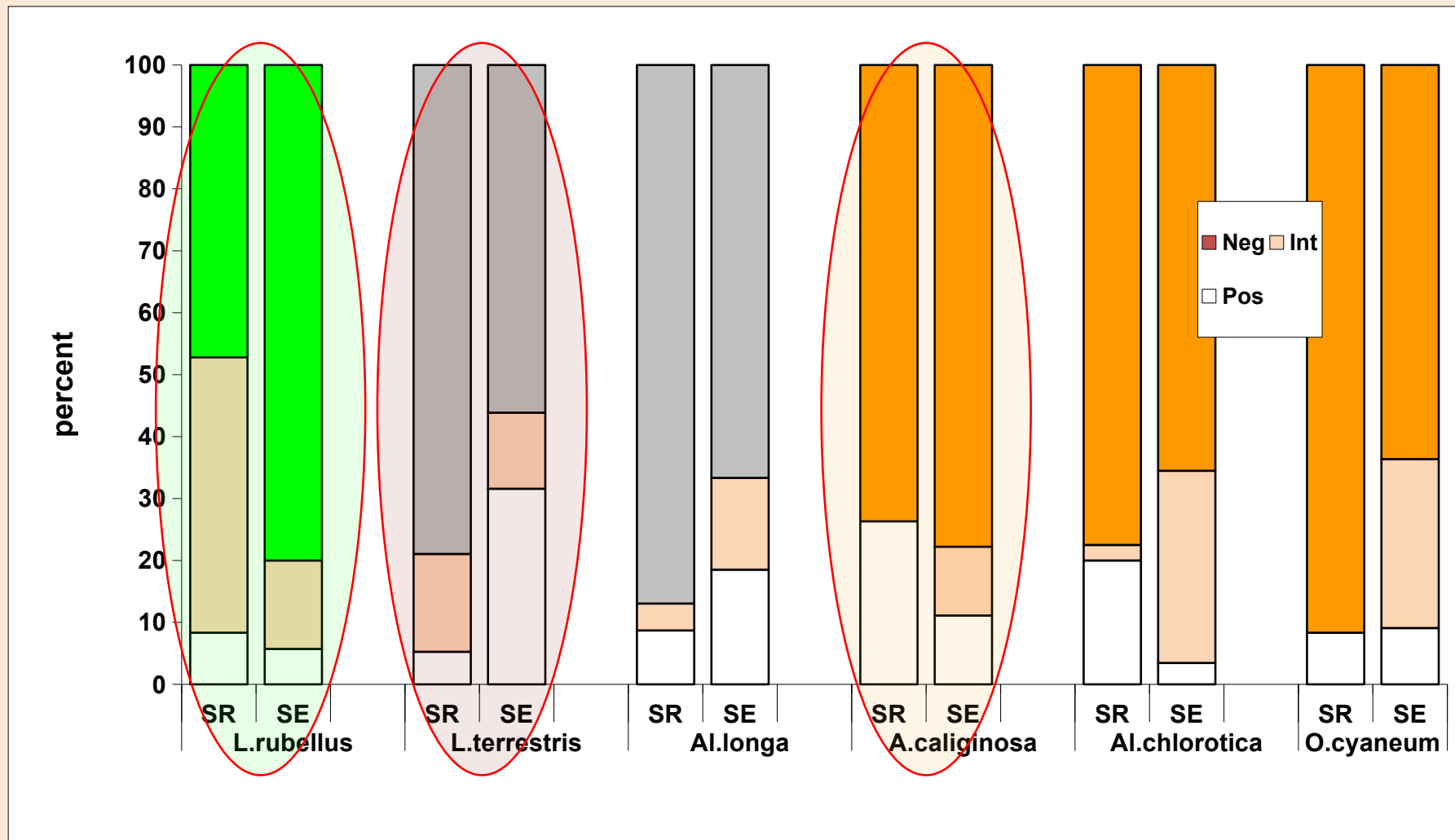


Species	Ete	Sma	Drub	Doct	Dven	Ean	Efe	Lc	Lr	Lt	Ano	Ag	Alo	Aca	Atr	Aros	Achl	Otyr	Ocya
Ete	n ¹									p ³⁴									
Sma										p ^{2,34}			p ²						
Drub						3i ²⁴				p ^{3,34}									
Doct				3n ⁴ ; n ⁵					n ⁶ ; 3n ⁷										
Dven					2n ⁹				(2i; n) ³²	(2i; n) ³²							(2i; n) ³²		(2i; n) ³²
Ean			(p; i) ²⁴ n ²⁴			p ^{10,11,12} n ²⁰ ; 2n ¹⁰ (4n) ^{11,12}	4i ²¹ n ^{20,22,23}		(p; i) ²⁴ n ²⁴										
Efe						4i ²¹ n ^{20,22,23}	p ¹⁷ ; i ¹⁸ n ^{14,16,20} ; (7n) ^{15,18} 5n ¹⁷ ; 2n ^{18a} ; 4n ¹⁹			i ²⁵					n ²⁶				
Lc										p ³⁴									
Lr				(p; i) ⁷	(i; n) ³²	(2i; n) ²⁴			(p; i) ²⁷ 5n ²⁷ ; 3n ³¹	p ³⁴ ; 2i ²⁸ ; i ^{31,32} 2n ²⁸ ; 5n ³⁰ n ^{31,32}			i ^{31,50}	p ²⁹ (i; n) ³¹			2i ³⁰ ; i ^{31,32} 3n ³⁰ ; n ³²		(i; n) ³²
Lt					2n ³²		(i; n) ²⁵		2i ³⁰ 5n ²⁸ (2n) ^{31,32}	p ^{31,33,34} ; 2p ³² ; i ³⁷ n ^{30,35,36,38} (2n) ^{31,42,44} ; 6n ³⁷			p ³² n ^{30,40,45} 2n ³¹ ; 3n ³²	i ⁴⁴ n ^{30,31,41}			2i ³⁰ n ^{30,31,32} 2n ⁴²		p ³² 2n ³²
Ano											p ⁵⁴ n ^{53,54}						p ⁵⁴ ; i ⁵³ n ^{53,55}		
Ag												n ⁴⁶		n ⁴¹					
Alo									n ³¹	p ³⁴ n ^{30,31,40,45} 4n ³²			i ⁵¹ n ^{30,50,51,52} 2n ³¹	p(?) ⁴⁹ n ^{30,31,50} 2n ⁵²	i ⁵²		n ^{30,31,32,47}		2n ³²
Aca									p ²⁹ n ²⁹	p ^{34,43} n ^{30,44}	n ⁵⁶	? ⁴¹	p(?) ⁴⁹ 3n ⁵⁰ n ³⁰ ; 2n ⁵²	p ⁶¹ n ^{30,50} 2n ⁴⁴	n ⁵⁹	p ⁶¹ n ⁵⁹	n ^{30,58}		
Atr							p ²⁶						i ^{50,52}		n ⁶² ; 3n ⁶³				
Aros										p ³⁴						n ⁶¹			
Achl					3n ³²				4n ³⁰ ; 2n ³¹ 3n ³²	p ^{30,34} ; 4p ⁴² 4n ³⁰ ; 3n ³¹ ; n ³²	i ⁵⁵ 2n ⁵³ ; n ⁵⁴		p ^{31,48} n ^{30,32,47}	n ^{30,58} 2n ³¹			i ⁵³ n ³⁰ ; 4n ⁴² (3n) ^{31,57}		n ³²
Otyr										p ³⁴									
Ocya					2n ³²				2n ³²	p ³⁴ ; 4n ³²	n ^{56*}		n ³²				n ³²		3n ³²

Species	<i>L. rubellus</i>					<i>L. terrestris</i>					<i>A. longa</i>					<i>A. caliginosa</i>					<i>Al. chlorotica</i>					<i>O. cyaneum</i>							
	SR			SE		SR			SE		SR			SE		SR			SE		SR			SE		SR			SE				
<i>Ete</i>									p																								
<i>Sma</i>									2p					p																			
<i>Drub</i>									p																								
<i>Doct</i>	p	i			4n																												
<i>Dven</i>		i	n		2i	n		2n		2i	n								3n		2i	n				2n		2i	n				
<i>Efe</i>							i	n		i																							
<i>Ean</i>		2i	n	p	i	n																											
<i>Lc</i>									p																								
<i>Lr</i>							2i	9n	p	4i	9n		n	2i		p	n	p	i	n		9n		4i	4n		2n		i	n			
<i>Lt</i>	p	4i	9n		2i	9n							p	8n	p	8n	2p	2n		i	3n	6p	8n	2i	5n	p	4n	p		2n			
<i>Ano</i>																	n					i	3n	p	i	2n		n					
<i>Agi</i>																																	
<i>Alo</i>		2i			n	p	i	8n	p		8n					p	6n	p		n	2p	3n		4n		n			2n				
<i>Aca</i>	p	i	n	p		n		i	3n	2p	2n	p	5n	p	6n							4n		2n									
<i>Atr</i>												i		2i			n																
<i>Aros</i>									p							p	n																
<i>Achl</i>		4i	4n		9n		2i	5n	6p		8n		4n	2p	3n		2n		4n							n			n				
<i>Otyr</i>									p																								
<i>Ocyra</i>		i	n		2n	p		2n	p		4n		2n		n							n		n									
Total	3	16	17	2	5	28	2	6	30	18	7	32	2	1	20	5		14	2	2	14	8	1	31	1	9	19	1		11	1	3	7

‘Интерактивные портреты’ лямбрицид:

пропорции положительных (Pos), негативных (Neg) и нейтральных (Int) реакций [SR] и влияний [SE] видов



Накопленные к настоящему времени знания позволяют предполагать, что

- Как внутри-, так и межвидовые взаимодействия наблюдаются в любой функциональной группе;**
- Взаимодействия между видами разных экологических групп (т.е. с четко выраженным разделением ниш) также обычны;**
- Преобладают негативные взаимодействия, которые, предположительно, являются результатом конкуренции за ресурсы;**
- Интенсивность взаимодействий может зависеть от степени перекрывания ниш и, предположительно, выше у представителей одного вида или у видов сходных экологических групп.**
- Взаимодействия могут быть асимметричными или симметричными, мутуалистическими или антагонистическими. Например, консорция видов люмбрицид пользуется запасами подстилки, собираемыми червями *Lumbricus terrestris* вокруг своих нор, снижая объем их ресурсов;**
- Характер взаимодействий может быть модифицирован стадией развития: так, рост ювенильных особей *L. terrestris* стимулируется комменсализмом на запасах родителя, но позже переходит в конкуренцию за ресурсы и пространство.**

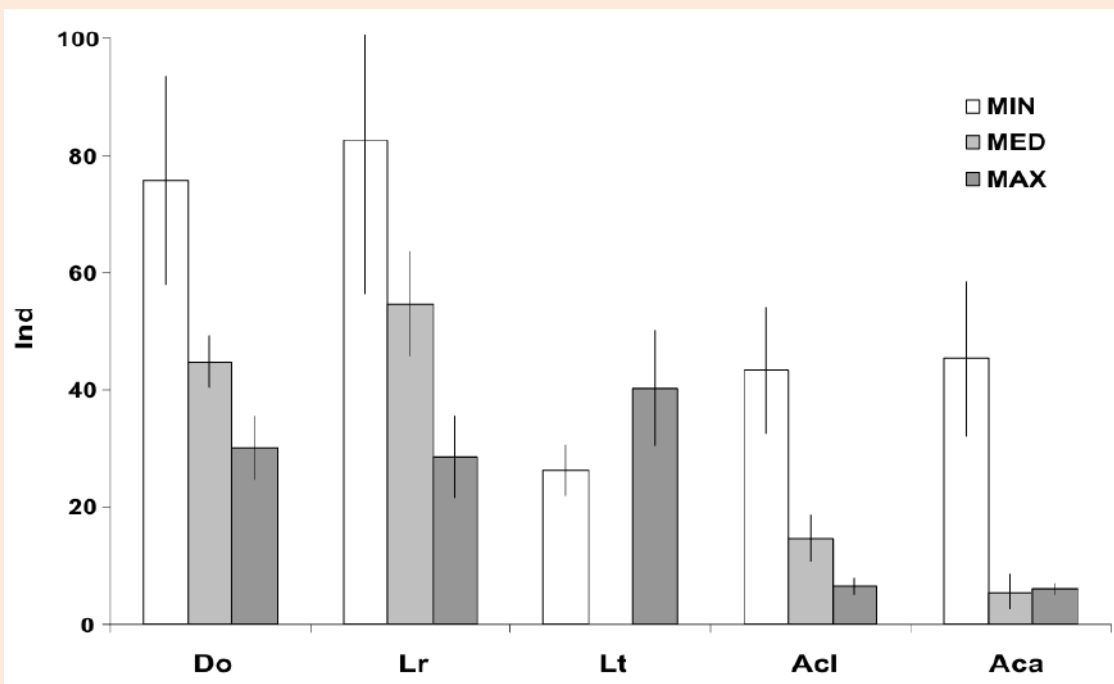


**Centre for Ecological
Research PAN**

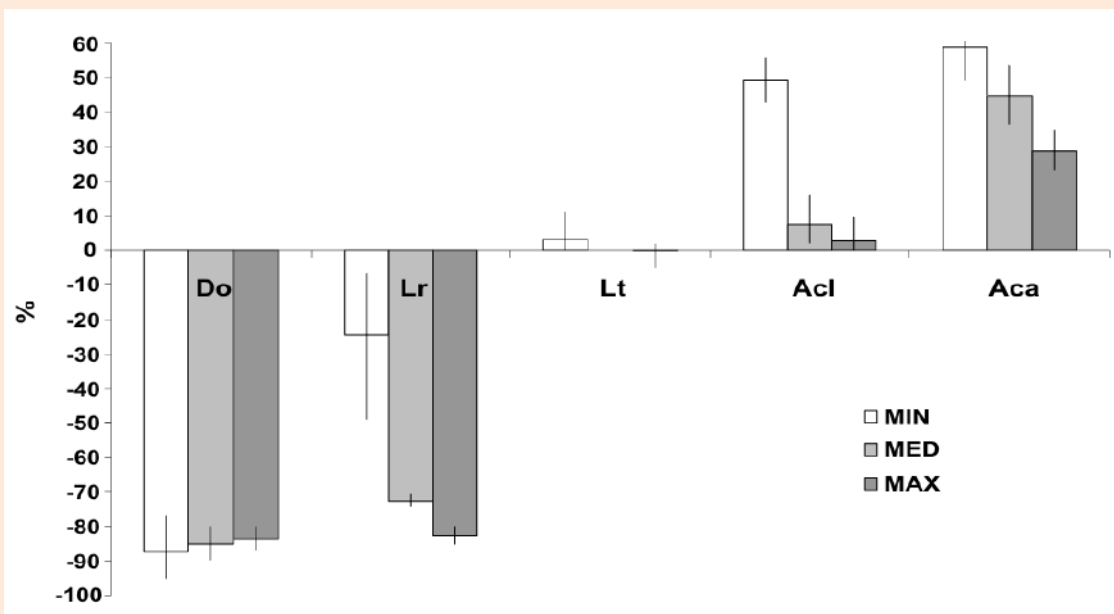
Зависимые от плотности реакции у 5 видов люмбрицид

В градиенте от средней до
высокой естественной
плотности популяции
(MIN – MED – MAX)

-- снижается продукция коконов
в расчете на половозрелую особь



-- растут энергозатраты (потери
массы тела или снижение
темпов роста)

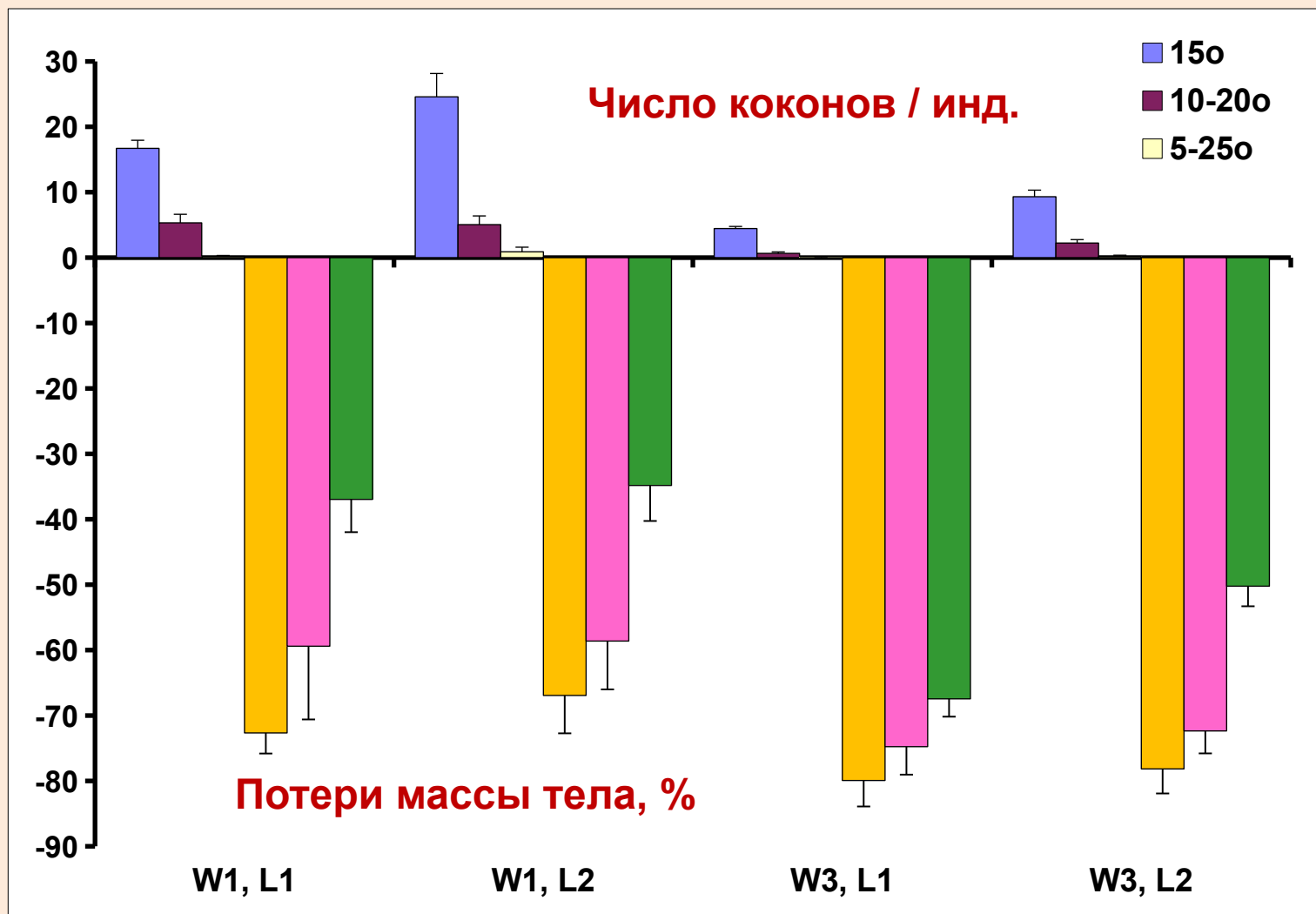


Do – *Dendrobaena octaedra*,
Lr – *Lumbricus rubellus*,
Lt – *L. terrestris*,
Acl – *Allolobophora chlorotica*,
Aca – *Aporrectodea caliginosa*

(Uvarov, Pedobiologia 2017, 61: 1-8)

Реакции популяционных и экофизиологических параметров на рост плотности в одновидовых популяциях у 5 видов дождевых червей: Do – *Dendrobaena octaedra*, Lr – *Lumbricus rubellus*, Lt – *L. terrestris*, Acl – *Allolobophora chlorotica*, Aca – *Aporrectodea caliginosa*. Символы: ‘+’ – $P < 0.05$, ‘(+)’ – $(0.1 \leq P \leq 0.05)$, ‘–’ – $P > 0.1$; ‘НО’ – не определено.

Параметр	Do	Lr	Lt	Acl	Aca
Рост смертности	–	–	–	(+)	+
Снижение биомассы особи	–	+	–	+	(+)
Замедление полового созревания	НО	НО	НО	+	+
Снижение продукции коконов	+	+	–	+	+
Изменение массы коконов	+	+	+	+	+

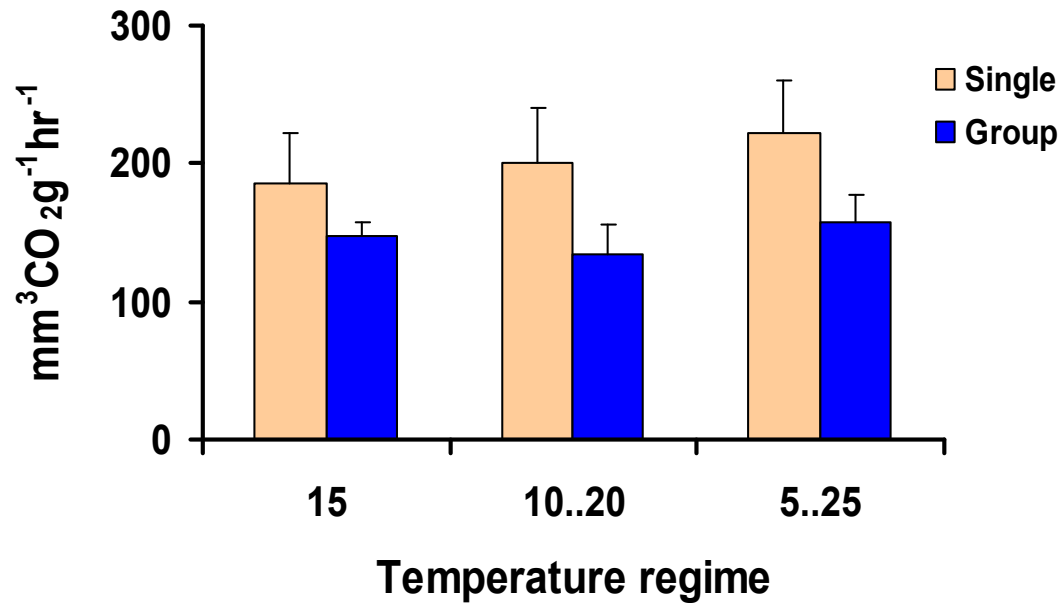


Продукция коконов ($\pm$ SE) и потери биомассы ($\pm$ SE) у единичных особей *Dendrobaena octaedra* (W1) или в группах из 3 особей (W3), в градиентах роста суточных флуктуаций температур (режимы 15°, 10-20° и 5-25°C) и запаса подстилки в микрокосмах (L1 = 2.5 г, L2 = 5.0 г). (Uvarov, Biol. Bull. 2024, 51, 6: 1718-1730)

Влияние режима температуры (амплитуды суточных флуктуаций), плотности населения (единичные черви или группы по 3 особи) и запасов подстилки в микроскомах на продукцию коконов и потери биомассы к концу сезона у дождевого червя *Dendrobaena octaedra*

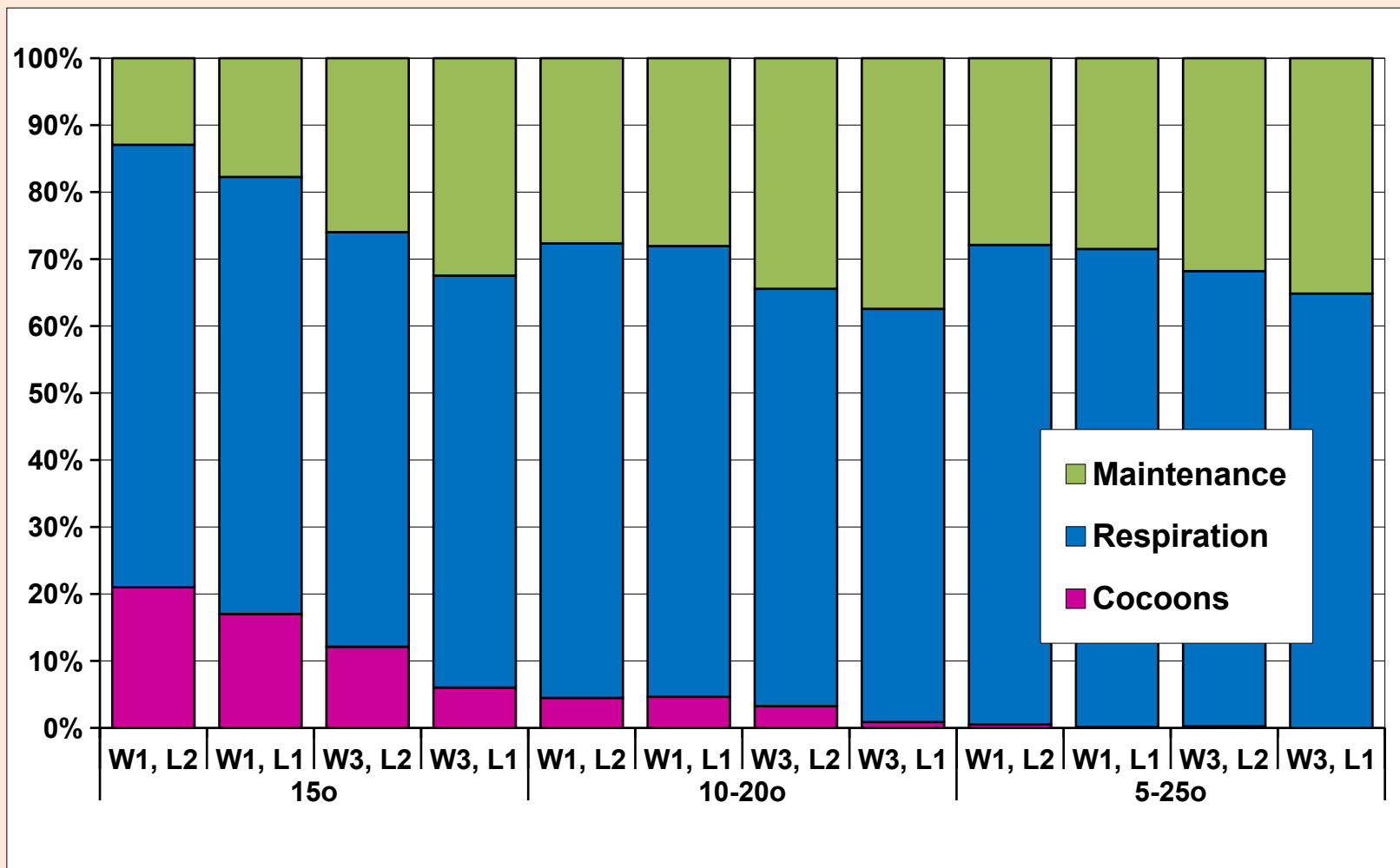
Effects	df	Offspring production			Biomass loss		
		SS	F	P	SS	F	P
Temperature regime	1	6.91	127.48	0.000	0.22	4.47	0.038
Litter amount	1	0.45	8.37	0.005	0.03	0.56	0.458
Earthworm numbers	1	2.58	47.60	0.000	0.57	11.54	0.001
Temperature × Litter	1	0.02	0.47	0.497	0.00	0.00	0.948
Temperature × EWNo	1	0.05	0.88	0.353	0.02	0.40	0.528
Litter × EWNo	1	0.24	4.50	0.037	0.00	0.00	0.963
Temperature × Litter × EWNo	1	0.02	0.43	0.514	0.00	0.08	0.774
Ind. body mass (covariate)	1	0.18	3.31	0.073	0.55	11.13	0.001
Error	71	3.85			3.49		

Дыхание *Dendrobaena octaedra* – эффект группы



При содержании в группе (3 особи/микрокосм), по сравнению с единичными особями, интенсивность дыхания снижается как при постоянной температуре, так и при режимах суточных флуктуаций температуры ($F_{1,23}=5.4$; $P<0.03$)

Uvarov & Scheu,
Eur. J. Soil Biol., 2004, 40: 163-167

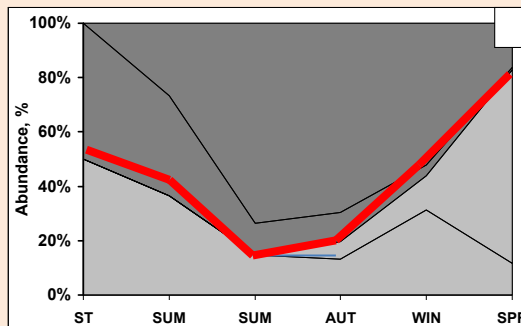
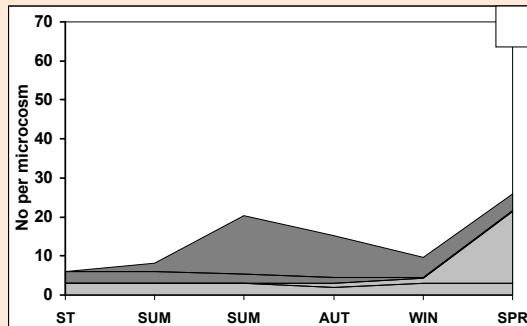
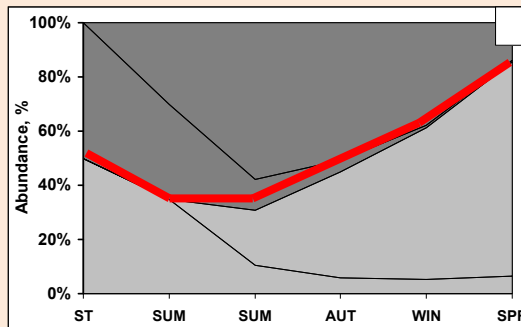
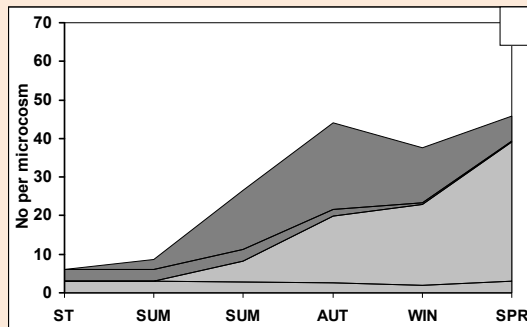
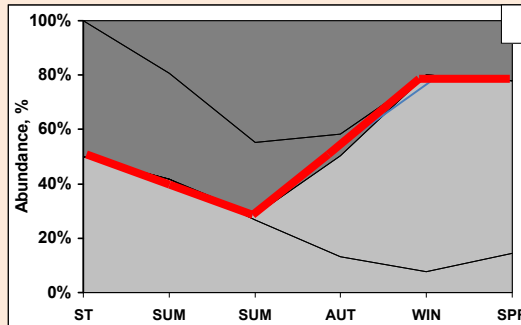
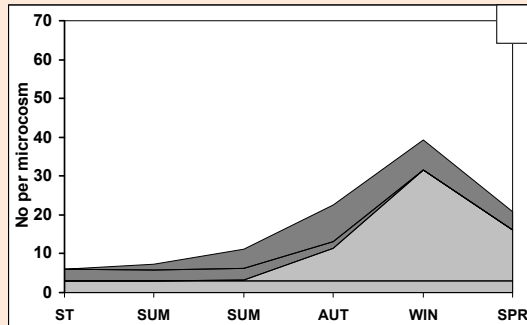
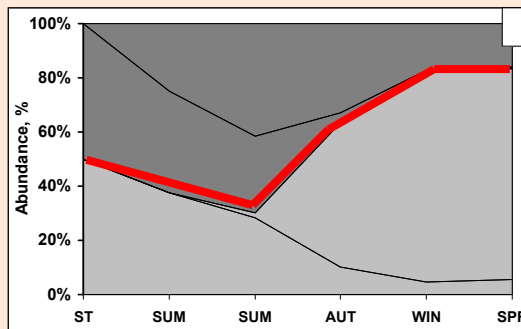
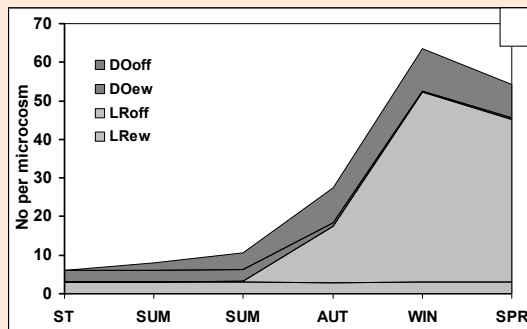


Соотношение главных элементов энергозатрат (% по углероду) у взрослых *D. octaedra*: расходы на размножение (Cocoons), дыхание (Respiration) и самоподдержание, включая мукус (Maintenance), при росте суточных флуктуаций температуры. W1–W3: рост числа особей; L1–L2: рост запасов подстилки в микрокосме. (Uvarov, Biol. Bull. 2024, 51, 6: 1718-1730)

12-мес. сосуществование
эпигейных любрицид *Lumbricus*
rubellus & *Dendrobaena octaedra*

Uvarov, Tiunov & Scheu,
Soil Biol.Biochem. 2011, 43: 559-570

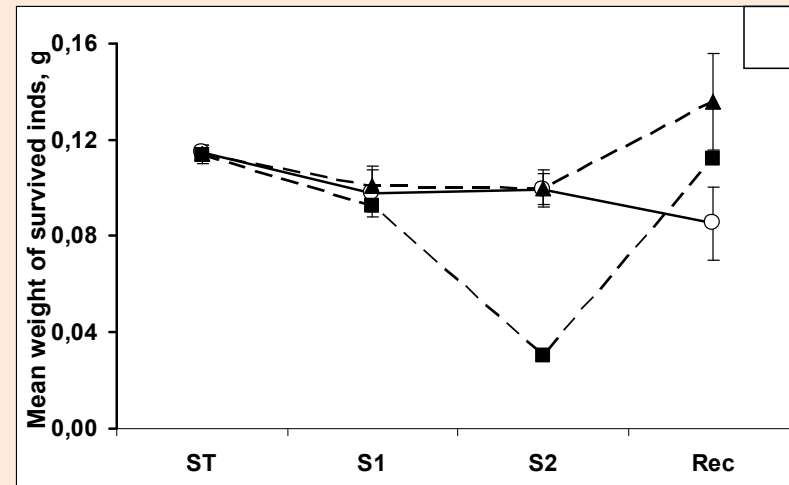
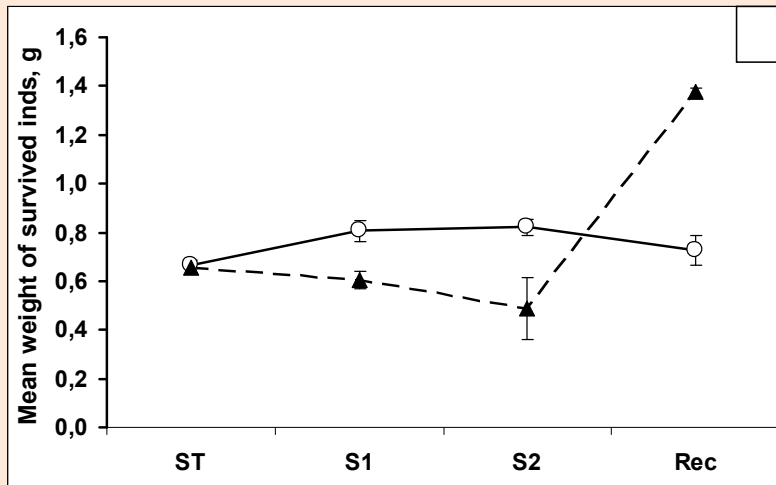
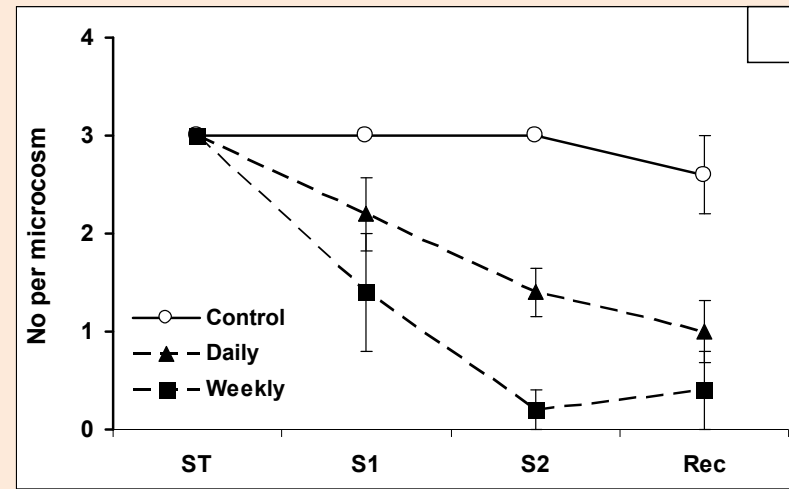
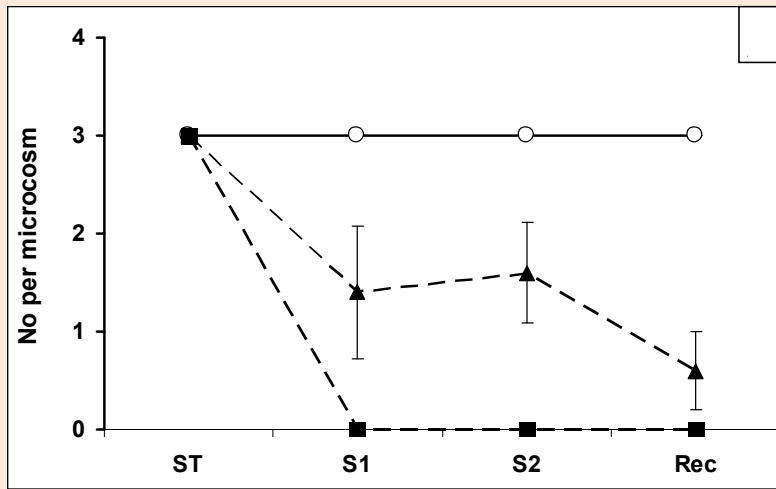




Сосуществование (12 мес.) эпигейных любмрицид *Lumbricus rubellus* & *Dendrobaena octaedra*

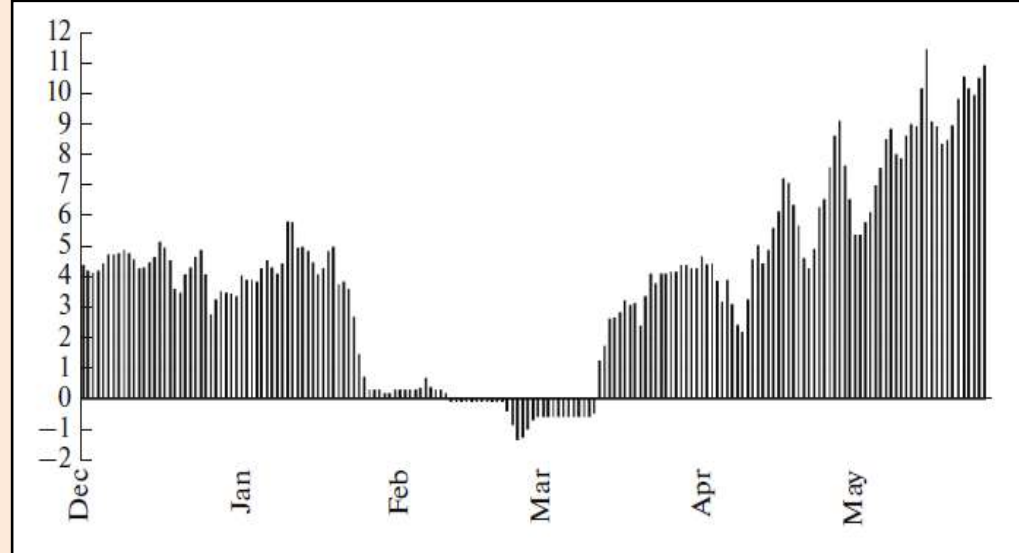
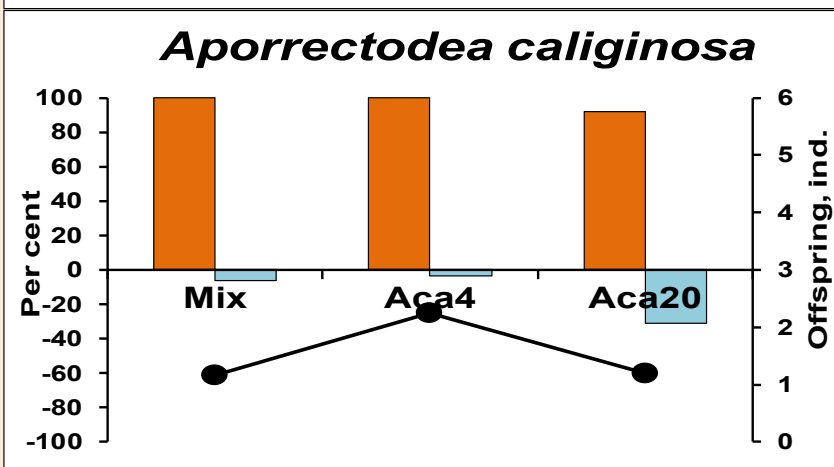
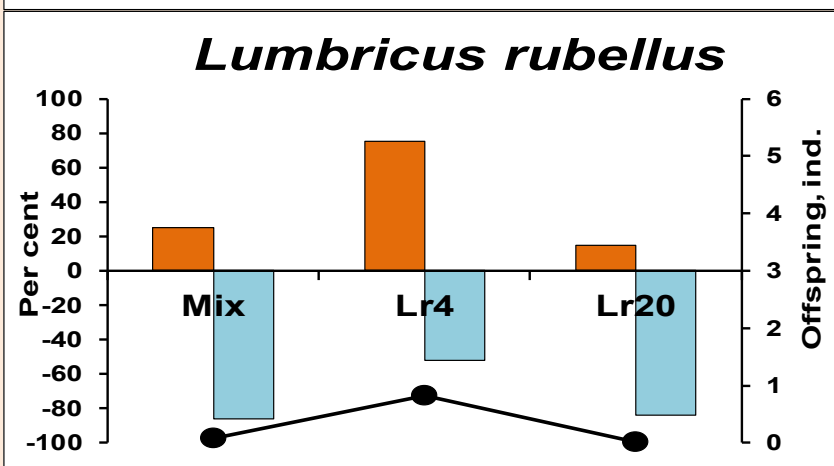
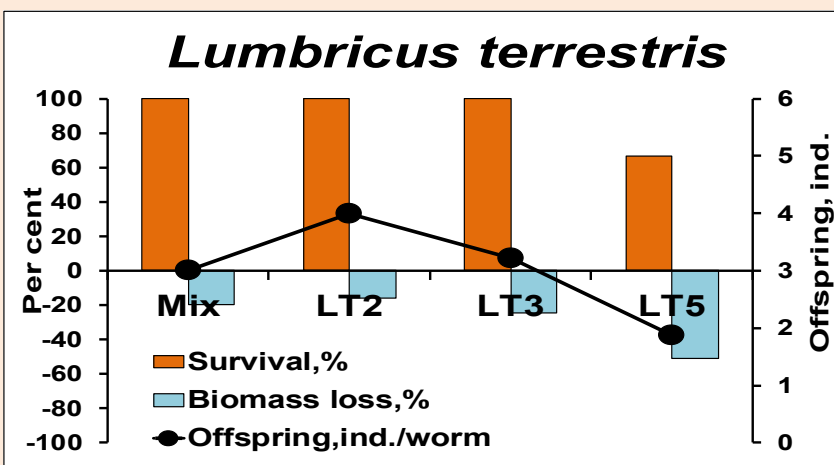
Лабораторный эксперимент:
Динамика популяций (A-D) и
структуры ассоциации (E-H)
любмрицид *Lumbricus rubellus* и
Dendrobaena octaedra. Режимы
температуры: А, Е [контроль,
10°C], В, F - [суточные флуктуации
±5°C], С, G - [сезонные
флуктуации ±5°C], D, H - [сезонно/
суточные флуктуации ±5°C]. LRew,
LROff, DOew, DOoff – число
взрослых червей и потомства *L.*
rubellus и *D. octaedra*,
соответственно.

(Uvarov, Tiunov & Scheu, 2011)



Переживание разных режимов зимних температур особями *L. rubellus* (A, C) и *D. octaedra* (D, F). A, D – число особей в микрокосме, C, F – биомасса выживших особей. Варианты: Контроль - +2°C, Daily и Weekly – суточные и недельные флуктуации температуры ($\pm 5^\circ\text{C}$). (Uvarov, Tiunov & Scheu, 2011)





Температурные условия зимовки
(на границе подстилка/почва)

Зимовка трех видов люмбрицид из норной (LT), эпигейной (Lr) и эндогейной (Aca) экологических групп в лесу Миколайки (Польша), 2006/07.

Варианты эксперимента:

(а) Моновидовые

LT2, LT3, LT5 – 2, 3, 5 особей /микрокосм;

Lr4, Aca4 – 4 особи /микрокосм;

Lr20, Aca20 – 20 особей /микрокосм;

(б) Смешанная ассоциация

Mix = LT2 + Lr4 + Aca4

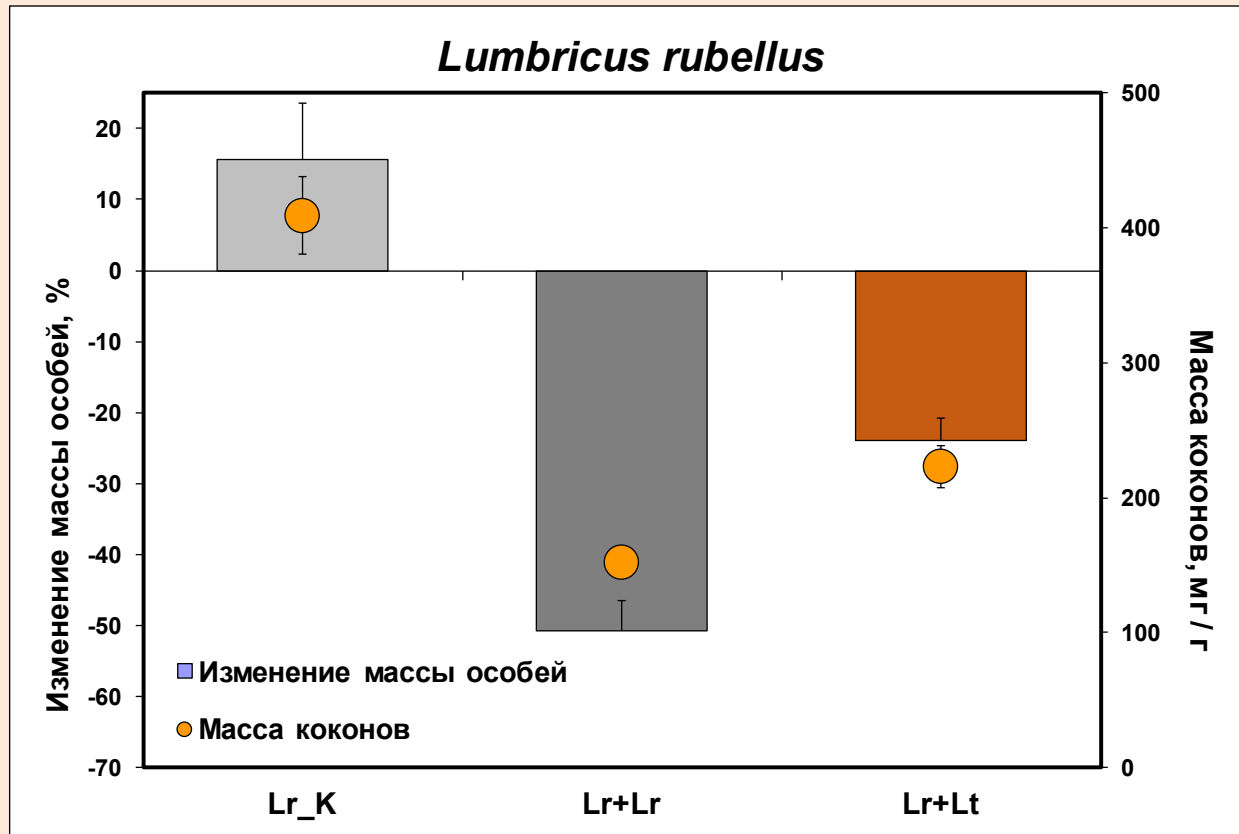
(Uvarov, Biol. Bull. 2021, 48, 6: 821-828)



2411000 2411000
AMERICAN BLEND
NEVADA
ORIGINAL
100% CIGARETTES
100% TOBACCO
100% CIGARETTES
100% TOBACCO

Сравнение влияния внутри- и межвидовых взаимодействий в группировках дождевых червей (числа – биомасса люмбрицид, г; подстрочные символы – количество червей в микрокосме) (Uvarov et al., Biol.Bull. 2019, 46, 5: 475-482)

ВАРИАНТЫ				
Почвообитающие виды				
Эксперимент 1: <i>Al. chlorotica</i> (vs. <i>A. caliginosa</i>)				
<i>Ach</i> ₅ (a) 1.0	<i>Ach</i> ₁₅ (b) 2.8	<i>Ach</i> ₅ + <i>Aca</i> ₃ (c) 2.7	<i>Aca</i> ₉ (b) 3.3	<i>Aca</i> ₃ (a) 1.4
		Эксперимент 2: <i>A. caliginosa</i> (vs. <i>Al. chlorotica</i>)		
Потребители листовой подстилки				
Эксперимент 3: <i>L. rubellus</i> (vs. <i>L. terrestris</i>)				
<i>Lr</i> ₃ (a) 2.6	<i>Lr</i> ₁₅ (b) 11.2	<i>Lr</i> ₃ + <i>Lt</i> ₂ (c) 11.1	<i>Lt</i> ₃ (b) 12.4	<i>Lt</i> ₂ (a) 8.7
		Эксперимент 4: <i>L. terrestris</i> (vs. <i>L. rubellus</i>)		



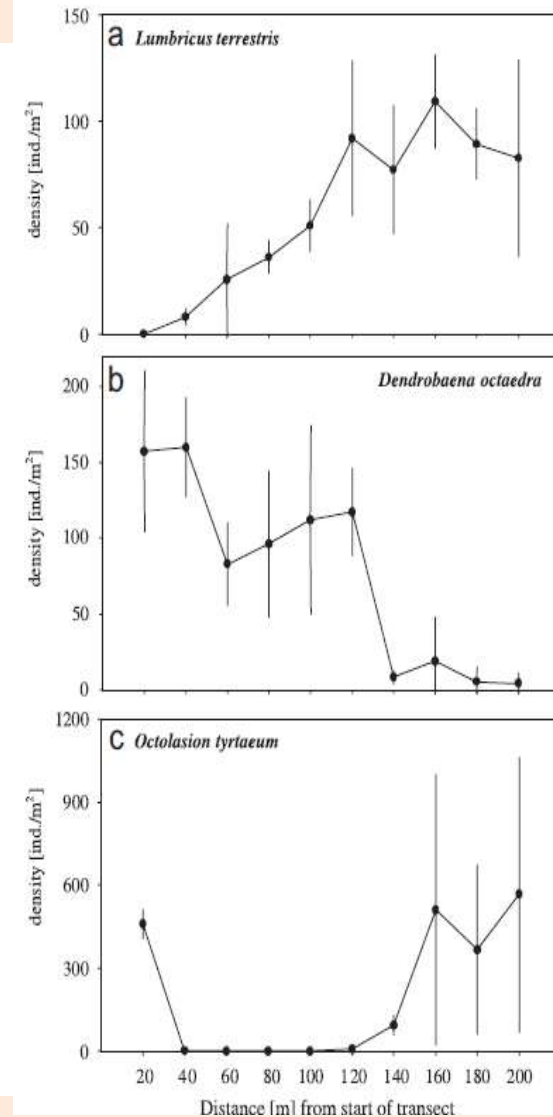
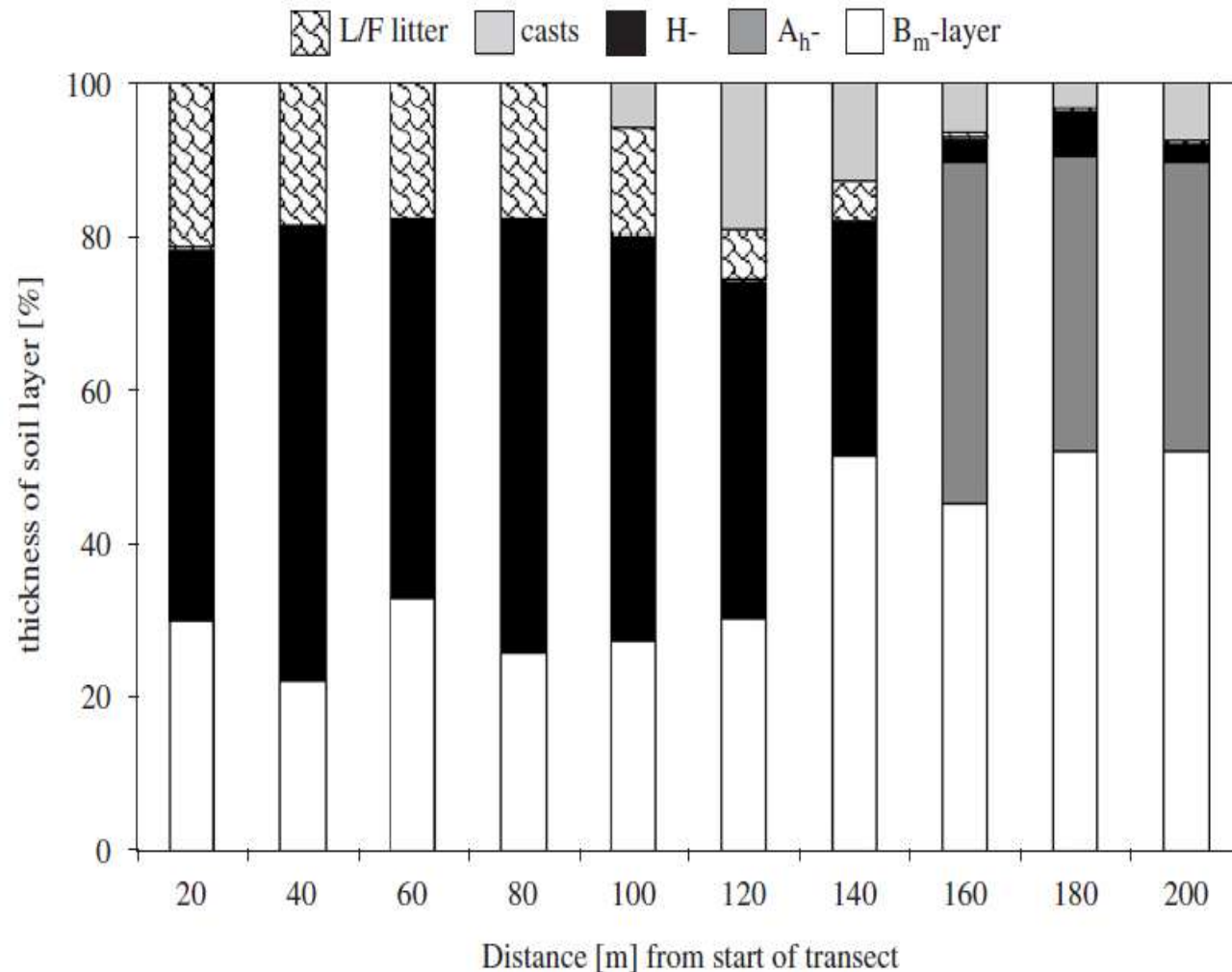
Потери массы тела (%) и снижение удельной плодовитости особей (в расчете на 1 г массы тела) у дождевых червей *Lumbricus rubellus* в плотных популяциях (Lr+Lr) и двухвидовых ассоциациях с *L. terrestris* (Lr+Lt), по сравнению с контролем – разреженными моновидовыми популяциями (Lr_K). (Uvarov et al., Biol.Bull. 2019)

Вместо выводов - предположения

- **Внутри- и межвидовые отношения люмбрицид в ассоциациях существенно модифицируют их состав, экологическую структуру и функционирование в почве.**
- **Экофизиологические и популяционные реакции дождевых червей сильно зависят от плотности видовых популяций.**
- **Характер межвидовых взаимодействий люмбрицид контекст-специфичен; имеют значение также экологические группы взаимодействующих видов.**
- **Взаимодействия дождевых червей регулируются как трофическими, так и нетрофическими механизмами. Среди нетрофических механизмов важную роль играют, по-видимому, конкуренция за пространство и нарушения среды обитания (disturbance).**
- **К пониманию механизмов взаимодействий можно приблизиться путем проведения долгосрочных натурных экспериментов, охватывающих сезонные циклы, в том числе зимовку, и несколько последовательных генераций взаимодействующих видов/популяций.**

Изменение структуры почвы в осиновом лесу (Канада) как следствие активности ассоциаций люмбрицид разного состава

(Eisenhauer et al., Soil Biol. Biochem., 2007, 39: 1099-1110)



A photograph of a forest floor. In the foreground, there is a large, weathered log lying horizontally, partially covered in moss. The ground is covered with a thick layer of dry, brown leaves and some small green plants. In the background, several tree trunks are visible, and the forest appears to be dense with green foliage. The text "Спасибо за внимание !" is overlaid in the center of the image in a bold, yellow font.

Спасибо за внимание !