

УДК 591.521

ДИНАМИКА ПОЧВЕННОЙ МЕЗОФАУНЫ В ИМИТАЦИОННОЙ МОДЕЛИ
АГРОФИТОЦЕНОЗА НА ПРИМЕРЕ СООБЩЕСТВА
ПОДЗЕМНОГНЕЗДЯЩИХСЯ ПЧЕЛ

А.Г. Краснопёров

Государственное научное учреждение Калининградского
научно-исследовательского института сельского хозяйства Российской Академии
сельскохозяйственных наук,
Россия, 238651, Калининградская обл., Полесский район, пос. Славянское,
переул. Молодежный, 9; E-mail: akras_01@rambler.ru

Условия жизни подземногнездящихся пчел в различных сорных растительных ассоциациях агроценозов дают основания полагать, что их обитание сходно с экологическими условиями в естественных местах обитания. Это позволяет рассматривать изученные сообщества пчел, гнездящихся в земле в агроценозах, как выборку из естественных ценозов, обладающую сходными характеристиками. Установлено, что численность сообщества подземногнездящихся пчел в агроценозах регулируется, главным образом, внутренними механизмами.

подземногнездящиеся пчелы, сообщество, агроценоз, имитационная динамическая модель

ВВЕДЕНИЕ

Статистические модели живых объектов строятся при допущении, что исследуемый процесс случаен и может быть изучен с помощью статистических методов анализа систем [1]. Они включают: эмпирические и динамические статистические модели, корреляционный и факторный анализ, многомерное шкалирование, анализ временных рядов. Для снижения размерности статистических моделей используется ряд методов, например выделение главных компонент в регрессионных уравнениях и гармонических рядах.

Динамические математические модели предназначены для прогнозирования и оперативного управления в агроценозе продукционным процессом с учетом складывающейся агрометеорологической обстановки. В основе динамического моделирования – описание системы с помощью обыкновенных дифференциальных уравнений и уравнений в частных производных, параметры которых определяют по эмпирическим данным.

Поэтому целью настоящей работы явилось смоделировать динамику численности сообщества пчел-опылителей, гнездящихся в земле, и определить механизмы регулирования их численности в агроценозах с активной обработкой почвы и без таковой для управления продукционным процессом.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использованы материалы по сообществу подземногнездящихся пчел на контролируемых участках с нулевыми зяблевыми обработками зернового севооборота и бессменной пшеницы за 16 лет исследований на полевом стациона-

ре ГНУ Сибирского НИИ земледелия и химизации СО РАСХН (ОПХ «Элитное» Новосибирской области Новосибирского района). Были привлечены также первичные восьмилетние материалы и отчеты отдела земледелия исследователей-комплексантов ГНУ Калининградского НИИСХ Россельхозакадемии (пос. Славянское Полесского района). Выборка анализируемого материала проводилась из 500 учетных площадок, 334 раскопанных гнездовых яйцекладок, 387 помеченных самок подземногнездящихся пчел.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Корреляционный анализ показал, что между выборками материала из зернопарового севооборота и поля с бессменной пшеницей отсутствует разница в видовых составах. После проверки по ранговому корреляционному анализу и данный факт подтверждается с вероятностью не ниже 99,97% для всех лет наблюдений. Кроме того, общая динамика численности подземногнездящихся пчел в системе севооборота и вне его на участках с нулевой зяблевой обработкой имела сходный характер, что позволяет в дальнейшей работе объединить выборки и рассматривать обитающих здесь подземногнездящихся пчел как единое сообщество.

Условия жизни подземногнездящихся пчел в различных сорных растительных ассоциациях дают основания полагать, что их обитание сходно с экологическими условиями в естественных местах, что также согласуется с литературными данными по другим группам беспозвоночных [2-4]. Это позволяет рассматривать полученные данные в агроценозах с систематическим отсутствием зяблевой обработки почвы в зернопаровом севообороте и на поле с бессменной пшеницей и как выборку из естественных сообществ, обладающую сходными характеристиками.

Видовой состав подземногнездящихся пчел за весь период наблюдений существенно не менялся, что подтверждается ранговым корреляционным анализом: из всех сравнивавшихся пар выборок корреляция ниже 95% наблюдалась только при сопоставлении данных 2001 г. с 1995, 1996 и 2000 гг. (достоверность корреляции здесь 81,8-87,6%), а также у выборки 2002 г. в сравнении с 1996 и 2000 гг. (достоверность корреляции 86,0 и 69,5% соответственно). У всех остальных сравнивавшихся 23 пар выборок достоверность корреляции составляла 95,4-100,0%. Таким образом, можно допустить, что эти отклонения были вызваны флуктуациями численности, возникшими в результате случайных миграций подземногнездящихся пчел. Такое предположение подтверждается случайным характером колебаний показателей видового разнообразия и доминирования в течение периода наблюдений (см. табл. 1).

В связи с однородностью выборок встает вопрос: какой уровень организации принять для дальнейшего исследования – популяции, т.е. совокупности животных одного вида, населяющих определенную территорию, или сообщества, т.е. совокупность популяций, населяющих эту же территорию. В случае с жужелицами рассмотрение особенностей динамики на уровне сообщества предпочтительнее не только из-за того, что популяции в пределах такого сообщества функционируют как единое целое, но и вследствие обитания в тесной трофической связи с выделенными нами сходными сорными растительными ассоциациями.

Таблица 1. Видовой состав подземногнездящихся пчел на участках без зяблевой обработки, %

Table 1. Specific structure of female bee nesting under the ground on sites without autumn tillage, %

Виды	Число лет исследований							
	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Rhophitoides canus</i> <i>Eversm.</i>	20.0	63.6	47.9	60.9	56.9	40.7	35.4	35.8
<i>Melitta leporine</i> Pans	50.0	13.5	18.3	18.8	27.5	36.3	14.4	30.0
<i>Melitturga clavicornis</i> Latr	30.0	9.1	9.7	1.5	7.0	9.3	14.5	11.4
<i>Andrena albofasciata</i> <i>Thoms.</i>	-	4.6	7.8	4.3	3.9	3.9	12.4	6.8
<i>Andrena labialis</i> Kirby.	-	4.6	14.3	8.7	3.9	7.4	8.6	11.4
<i>Halictus</i> sp.	-	4.6	2.0	4.3	-	0.5-	-	2.3
<i>Eucera interrupta</i> Vacr.	-	-	-	1.5	-	1.9	10.4	2.3
Видовое разнообразие	0.95	1.28	1.53	0.84	1.20	0.95	1.16	1.36
Доминирование	0.38	0.44	0.25	0.42	0.39	0.30	0.19	0.19

Различные биологические ритмы популяций внутри сообщества обладают синхронностью, так что рассмотрение особенностей динамики на этом уровне только внесет неоправданные сложности в понимание ее механизмов. В качестве исходного материала, как уже упоминалось выше, были использованы данные о суточной, сезонной и многолетней динамике подземногнездящихся пчел. Информация заносилась в базу данных DCNEST, из которых были использованы следующие признаки: 1) вид особи; 2) пол особи; 3) на какой репродуктивной стадии находится самка (до откладки яиц, после откладки яиц); 4) вид отлова (ручной, ловушка); 5) причины гибели особи (механическое повреждение, химическое отравление, другие причины); 6) информация о почвенной кладке яиц; 7) количество почвенных кладок на 100 м².

Кроме приведенных данных, необходимо знание численности сообщества. Прежде чем перейти к дальнейшему изложению, следует уточнить, что мы понимаем под данным показателем. Согласно изложенным выше соображениям, это численность самок в период откладки яиц, так как от их количества будет зависеть и численность сообщества в течение всего следующего сезона. Количество самок можно определить, используя метод многократных мечений Джолли-Зебера [5] (табл. 2).

Таблица 2. Результаты учетов самок подземногнездящихся пчел по методу Джолли-Зебера, 2008-2009 гг.

Table 2. Survey results of female bee nesting under the ground by the method of Jolly Zeber, 2008-2009

Год	Дата учета	Численность (шт.)	Стандартное отклонение	Убыль (шт.)	Пополнение (шт.)
2008	11.8	147	37	28	34
	14.8	155	34	18	55
	16.8	163	43	18	67
2009	20.8	138	45	29	110
	27.8	219	56	31	202
	05.8	327	270	230	27

Пополнение сообщества происходит только за счет миграции, так как рождаемость в период весеннего поиска самки мест для гнездования отсутствует. Убыль складывается из двух процессов – эмиграции инертных и гибели активных самок. Разделить эти показатели, пользуясь методом Джолли-Зебера, невозможно. Для определения показателя смертности мы использовали визуальные учеты подземногнездящихся пчел на трансектах за счет неопределенной ширины [6]. Учеты проводились на большой площади (примерно 40 га), чтобы компенсировать флуктуации численности, возникающие вследствие миграций к участкам местности с повышенной привлекательностью (березовый колос, лесозащитная полоса), и охватывали период поиска мест с яйцекладками с 15.08 по 15.09. Полученные временные ряды численности позволили определить вероятность гибели самки: она для всех данных составила 11.6-15.5% в день. Такое совпадение значений в разные годы в севообороте и вне его позволяет говорить о неслучайном и неоднородном механизме формирования показателя смертности. Данный период совпадает с проведением уборочных работ и частым движением транспортных сельскохозяйственных средств. Такой высокий показатель гибели самок подземногнездящихся пчел зафиксирован при полном отсутствии зяблевых обработок почвы в исследуемых участках. Возможно, на величину показателя вошли какие-то неучтенные нами факторы (например, гибель от паразитов и болезней).

Таким образом, приведенные в табл. 2 данные о численности самок подземногнездящихся пчел в период откладки яиц являются основой, на которой базируется все последующее развитие данного сообщества в течение следующего сезона. Действительно, как показали результаты наблюдений за подземногнездящимися пчелами, гибель их до производства потомства колеблется от 48 до 79% в разные годы и в пределах одного сезона однородна для всех наблюдавшихся видов. Вследствие этого, численность сообщества будет некоторой долей от количества самок. Не загружая работу большим объемом фактического материала (шесть показателей за восемь лет для шести видов подземногнездящихся пчел), ограничимся сообщением, что достоверность сходства показателей, выражавшаяся в процентах от общего объема выборок и оценивавшаяся как разность выборочных долей, в пределах одного года для всех выборок равнялась 95.22-100.00%. Между годами разница гораздо выше, и достоверность сходства показателей составляла 52.37-89.29%.

Проведение учетов по методу Джолли-Зебера является довольно трудоемкой методикой и не оправдано, когда необходимо лишь дать оценку относительной численности сообщества. Поэтому в дальнейшей работе были использованы показатели, основывающиеся на количественном соотношении пойманных и не пойманных самок в ловушки. Вследствие этого, можно определить относительную численность самок подземногнездящихся пчел по методу Лэсли-Дэвиса [7], который был модифицирован из следующих соображений. Частота попадания в ловушки рассматривается как распределение Пуассона для нулевого и первого класса при отсутствии срабатывания и срабатывании ловушки соответственно. Параметр распределения P будет оценкой относительной плотности:

$$P = -\ln \times \left(1 - \frac{X}{y} \right),$$

где x – количество сработавших, а y – общее количество установленных ловушек. Если представить частоту в виде $P = kn$, где n – абсолютная численность сообщества, k - коэффициент, то количество занятых ловушек

$$Y = X(1 - e^{-kn}) \quad (1.1)$$

будет возрастать линейно с увеличением общего количества установленных ловушек при $n = \text{const}$, что, очевидно, не будет соблюдаться, когда количество будет приближаться к общей численности сообщества. Поэтому, если мы будем проводить в данном случае оценку по разночисленным группам ловушек, то она будет иметь ошибку. Мы как раз имеем дело с таким случаем: численность сообщества жужелиц порядка 100 особей, и устанавливается такое же количество ловушек, к тому же разное в разные годы.

Для устранения этого недостатка можно подойти к методу не с позиций статистики, а феноменологически. В таком случае, если представить количество сработавших ловушек как функцию от численности самок подземногнездящихся пчел $Y = f(n)$, очевидно, что при малых приращениях Δn она будет возрастать на величину $f(n + \Delta n) - f(n)$. Кроме того, при данном количестве попавших в ловушки самок она будет пропорциональна доле еще не сработавших ловушек $X - Y$:

$$f(n + \Delta n) - f(n) \sim (X - Y) \times \Delta n,$$

откуда, разделив уравнение на n и переходя к пределу $n \rightarrow 0$, получим дифференциальное уравнение, описывающее эту зависимость (1.2):

$$\frac{dY}{dn} = k_1 (X - Y) \quad (1.2)$$

где k_1 – коэффициент пропорциональности, введенный для замены пропорциональности на равенство. Очевидно, граничным условием (1.2) будет $Y = 0$ при $x \rightarrow 0$, откуда, после интегрирования и преобразований, приходим к уравнению (1.2), в котором $k = k_1$.

Аналогичные рассуждения можно повторить при рассмотрении зависимости попадания самок подземногнездящихся пчел в ловушки от общего установленного их количества: оно будет пропорционально приращению количества установленных ловушек и количеству еще не пойманных ни одной самки ловушек:

$$f(X + \Delta X) - f(X) \sim (n - Y) \times \Delta X.$$

Произведя аналогичные преобразования и введя коэффициент пропорциональности k_2 , получим второе дифференциальное уравнение, которое, при объединении с (1.2), даст систему в частных производных, описывающую зависимость попадания самок при разной численности подземногнездящихся пчел и общего их количества:

$$Y = n \left(1 - e^{-k_2 X} \right) \quad (1.3)$$

Частным решением (1.3) будет уравнение (1.1) при $x = \text{const}$ и при $n = \text{const}$, описывающее два ортогональных сечения поверхности, образуемой общим решением. Имея частные решения, а также привязку к какой-либо точке поверхности, т.е. зная здесь некоторые значения Y_0 , X_0 и n_0 , можно из (1.1) и (1.4) выразить значение численности при любых X и Y :

$$\left. \begin{aligned} \frac{\partial Y}{\partial n} &= k_1 (X - Y) \\ \frac{\partial Y}{\partial X} &= k_2 (n - X) \end{aligned} \right\}; \quad (1.4)$$

$$n = n_0 \cdot \frac{\ln X - \ln (X - Y)}{\ln X - \ln \left[X - n_0 \left[1 - \left(1 - \frac{Y_0}{n_0} \right) \cdot \frac{X}{X_0} \right] \right]} \quad (1.5)$$

При $X_0 = X$ уравнение (1.5) совпадает с оценкой по (1.1): отношение численностей сообществ выразится как

$$\frac{n}{n_0} = \frac{\ln\left(1 - \frac{X}{Y}\right)}{\ln\left(1 - \frac{X}{Y_0}\right)}.$$

Чтобы не перегружать работу математическими выкладками, не имеющими прямого отношения к объекту наших исследований, мы опустим рассуждения о выводе уравнения (1.5), а также расчет его ошибки: он осуществляется программой NEST, производящей эти вычисления.

Сопоставление результатов учета численности самок жужелиц по методу многократных мечений и уравнению (1.5) показывает хорошее совпадение результатов. Используя в качестве привязки данные 2002 г., мы получили численность на 2003 г. 252 ± 64 особи, а численность по Джолли-Зеберу равна 290 ± 86 особей на 100 м^2 . Мы использовали самую раннюю дату учетов (см. табл. 2), обладающую малой ошибкой, так как оценка по (1.5) дается для сообщества, начавшего период откладки яиц. В дальнейшей работе численность оценивалась по этой методике. Для анализа состояния сообщества использовались следующие показатели:

- 1) численность.
- 2) смертность от естественных причин;
- 3) смертность от механических повреждений сельскохозяйственной техники;
- 4) гибель от других причин;
- 5) процент самок, погибших до откладки яиц;
- 6) коэффициент воспроизводства.

Показатели 1-5 выражались в численности самок. Коэффициент воспроизводства оценивался как среднее число яиц, отложенных одной самкой. Данные за 1995-2003 гг. по зернопаровому севообороту и вне его на поле с бессменной пшеницей сведены в табл. 3. При этом данные о коэффициенте воспроизводства за 1995 г. отсутствуют.

Таблица 3. Изменение показателей динамики сообщества подземногнездящихся пчел
Table 3. The change of dynamics community female bee nesting under the ground

Год	Показатели					
	1	2	3	4	5	6
Бессменная пшеница						
1995	526	56	22	11	11	-
1996	619	43	26	9	21	3.2
1997	247	57	17	26	0	4.9
1998	269	23	39	31	7	1.9
2000	230	24	29	53	8	3.0
2001	250	21	47	32	0	2.5
2002	272	33	33	34	0	1.3
2003	356	30	19	47	4	7.6
Зернопаровой севооборот						
2000	640	47	24	24	6	9.0
2001	79	71	8	11	0	8.0
2002	118	47	40	13	0	4.2
2003	252	21	29	50	0	2.7

По данным табл. 3 видно, что колебания численности в сообществах имеют вид осциллирующей кривой (рисунок).

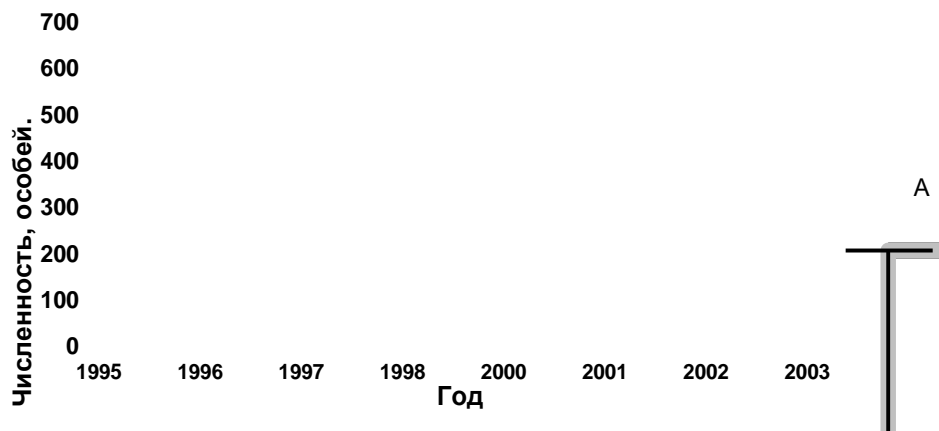


Рис. Динамика численности сообществ подземногнездящихся пчел в поле с бессменной пшеницей (А) и зернопаровом севообороте (Б)

Fig. Dynamics of the number of communities female bee nesting under the ground in perpetuating the wheat field with (A) and grain crop rotation steam (B)

Резкий спад численности между 1996 и 1997 гг. в поле с бессменной пшеницей и между 2000 и 2001 гг. в зернопаровом севообороте связан, по нашему мнению, с процессами конформации сообщества, обусловленными на участках с нулевыми зяблевыми обработками эффекта «охранного режима» (режим заповедника), связанного с отсутствием механических обработок почвы.

Колебания численности, кроме указанных выше лет, имеют в обоих случаях синхронный характер, что подтверждает высказанные выше соображения об уровне организации сообщества.

В дальнейшей работе был проведен анализ влияния показателей на численность. Данные за 1995-1996 гг. по полю с бессменной пшеницей и за 2000 г. по зернопаровому севообороту были выбракованы как артефакт.

Наибольшая корреляция наблюдалась между численностью и коэффициентом воспроизводства (признак 6) и между численностью и количеством самок, погибших до откладки яиц (признак 5), причем эта закономерность сохранялась как при парном, так и при множественном корреляционном анализе. Коэффициент ранговой корреляции между признаками 1 и 5 составил 0.994 (достоверность 99.98%), а между признаками 1 и 6 – минус 0,891 (достоверность 99.95%). Корреляция остальных признаков с численностью находилась ниже 89% и не признана достоверной на принятом нами уровне значимости. Результаты множественного корреляционного анализа совпадают с этим результатом и приведены в табл. 4. Поэтому в дальнейшем мы ограничились анализом влияния на численность только этих двух факторов.

Таблица 4. Множественный корреляционный анализ влияния показателей динамики сообщества подземногнездящихся пчел на его численность
 Table 4. Multiple correlation analysis of the influence of the dynamics community female bee nesting under the ground on its number

Признак	Частный коэффициент корреляции	Достоверность (%)
2	0.428	79.6
3	-0,269	52.38
4	0.239	47.41
5	-0.123	99.07
6	0.321	97.58
Коэффициент множественной корреляции	0.970	99.81

Регрессионный анализ показывает, что связь численности и признака 6 может быть описана уравнением

$$X = 12.274 - 0,040 \times N \pm 1.220, \quad (1.6)$$

где X – коэффициент воспроизводства; N – численность. Поскольку показатели являются средними характеристиками, ошибка уравнения регрессии здесь и ниже определялась как ошибка выборочной группы. Зависимость эта обратно пропорциональна и близка к линейной (достоверность линейности 96.04%).

Связь между численностью и признаком 5 выражается уравнением

$$X = 12.274 - 0,040 \times N \pm 1.220, \quad (1.7)$$

где X – процент гибели самок до воспроизводства. Данная связь прямо пропорциональна и также близка к линейной (достоверность линейности 98.66%).

Приведенные данные позволяют предположить, что численность сообщества подземногнездящихся пчел регулируется, главным образом, внутренними механизмами, и в последующих расчетах можно ограничиться рассмотрением этих механизмов. Также сознательно был исключен климатический фактор. Хотя его влияние на любые организмы бесспорно, он по своей сути является фактором внешним и стохастическим и, следовательно, не может оказывать регулирующего действия на численность сообщества [6]. Поэтому введение его в модель будет лишь помехой для понимания механизмов динамики.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ЛИТЕРАТУРНЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Обучающиеся системы обработки информации и принятия решений / А.В. Лапко [и др.]. – Новосибирск: Наука, 1996. – 284 с.
2. Боднарчук, Л.И. Пчелы рофитоидесы и их использование для опыления семенных посевов люцерны / Л.И. Боднарчук, В.Г. Радченко // Вестник зоологии. – 1985. – №6. – С.38-44.
3. Душенков, В.М. Структура населения жуужелиц пшеничного поля / В.М. Душенков // Биоценоз пшеничного поля. – М.: Наука, 1986. – С. 102-107.
4. Шарова, И.Х. Видовой состав и структура населения жуужелиц в агроценозах Центрального Черноземья / И.Х. Шарова, М.Ю. Романкина // Тр. кафедры

зоолого- и медико-биологических проблем Мичуринского государственного педагогического института. – Мичуринск, 1997. – С. 4-19.

5. Коли, Г. Анализ популяций позвоночных / Г. Коли. – М.: Мир, 1979. – 362 с.

6. Гиммельфарб, А.А. Динамическая теория биологических популяций / А.А. Гиммельфарб [и др.]. – М.: Наука, 1974. – 455 с.

7. Боголюбов, А.Г. Об интерпретации учетов ловушками, рассчитанными на одно животное / А.Г. Боголюбов, Ю.А. Песенко // Количественные методы в экологии животных / АН СССР, Зоол. ин-т. – Л.: 1960. – С.24-28.

DYNAMICS OF SOIL MESOFAUNA IN AGROFITOTSENOZ'S IMITATING MODEL ON THE EXAMPLE OF COMMUNITY BEES THAT NESTING UNDERGROUND

A.G. Krasnoperov

The conditions of life of bee nesting under the ground in various weed plant associations agrocoenoses give grounds to believe that their dwelling is similar to the ecological conditions of the natural habitats. It allows to consider the studied community bee nesting in the underground in agrocoenoses as a sample of natural coenoses, possessing similar characteristics.

Therefore, the aim of this work is to identify the mechanisms of regulation of quantity of the community bees pollinating species nesting in the earth in agrocoenoses with the active soil processing and without such, for control of production process.

the bee nesting underground, community, agrocoenoses, imitating dynamic model