

УДК 631:95:631.427:631.468.514.239
© 2016

О.В. ЖУКОВ,
доктор біологічних наук

Д.Б. ШАТАЛІН,
здобувач

Дніпропетровський національний
університет імені Олеся Гончара –
Дніпропетровський державний
аграрно-економічний університет,
Україна
E-mail: zhukov_dnepr@rambler.ru
м. Дніпропетровськ, вул. Ворошилова, 25

ЕКОЛОГО-МОРФОЛОГІЧНІ
ОСОБЛИВОСТІ
ДОЩОВИХ ЧЕРВ'ЯКІВ
СТЕПОВОГО ПРИДНІПРОВ'Я

Показано, що представники регіональної фауни дощових черв'яків можуть бути розподілені на 3 екологічні групи: епігейні (8 видів); ендогейні (6 видів) та норники (3 види). Найбільш поширені види належать до ендогейних видів (*Aporrectodea rosea*, *Aporrectodea trapezoides*). Найбільш типовим серед епігейних видів є *Dendrobaena octaedra*, а серед норників – *Octodrilus transpadanus*. У просторі, який заданий вимірами довжини тіла дощових черв'яків та його подовженості, можуть бути чітко виокремлені представники основних функціональних груп за Буше. Епігейні форми та норники відрізняються більші високими значеннями відношення $\log W / \log L$. Це свідчить про те, що форма їх тіла менш видовжена, ніж форма тіла ендогейних форм. Норники загалом є найбільшими за розмірами та найменш видовженими представниками *Lumbricidae*. Простір, який заданий ступенями видовженості сегментів та тіла дощових черв'яків, дозволяє встановити наявність груп видів, які повністю відповідають життєвим формам дощових черв'яків, за Т.С. Перель. У цьому просторі група норників займає чітко відокремлену позицію. Для них характерна низька видовженість тіла та висока видовженість сегментів. Відносною довжиною сегментів від норників відрізняються ґрунтово-підстилкові черв'яки. Група епігейних форм в обраному морфологічному просторі чітко диференціюється на ґрунтово-підстилкових та підстилкових дощових черв'яків. Вони чітко розрізняються за видовженістю тіла та сегментів. Ґрунтово-підстилкові мають децю менш видовжені тіла та сегменти, ніж представники групи підстилкових.

Ключові слова: дощові черв'яки, морфологія, екологічні групи, епігейні, ендогейні, норники.

Анеліди колонізували морські, прісноводні і наземні місцеперебування. Понад 3500 видів так званих дощових черв'яків живуть у ґрунті. Найбільш вивченою і поширеною є родина *Lumbricidae*, представники якої особливо численні в Палеарктиці. Сільськогоспо-

дарська діяльність і промислове виробництво мали драматичні наслідки для цих тварин. Багато хто з великих видів (представники яких перевищують розміри 18–25 см) були витиснуті зі сільськогосподарських і промислових територій і збереглися в деяких природних

біогеоценозах. Дощові черв'яки традиційно розглядаються як зручний біоіндикатор ґрунтової родючості. Ще Tanara [34] (цит. за [32]) відзначав, що присутність на полі птахів, наприклад сорок і ворон, які приваблюються ґрунтовими безхребетними, котрі витягаються на поверхню ґрунту при оранці, здебільшого дощовими черв'яками, є переконливим показником родючості ґрунту [10].

Дощові черв'яки трансформують ґрунт як середовище існування [7], змінюючи розподіл речовин і потоку енергії в ґрунтових харчових ланцюгах, що згодом призводить до створення або руйнування місцеперебування підлеглих видів [27, 36].

Як наголошує Д.О. Криволуцький [16], життєва форма – це насамперед біологічний індикатор певних природних умов. За набором життєвих форм, представлених на деякій території, можна досить правильно дійти висновку про ступінь різноманіття середовища існування. У своїй значній праці “Екоморфологія” [4] Ю.Г. Алєєв підкреслював, що стосовно до тварин термін і поняття життєвої форми вперше використав ботанік Х. Гамс [26]. Він запропонував систему життєвих форм, що охоплювала рослин і тварин. Однак його дослідження мало ботанічну спрямованість і не залучило достатньої уваги зоологів. Істотний внесок у розвиток ідеї життєвих форм тварин зробили К. Фредерікс [25] і Д.М. Кашкаров [13–15]. Згідно з К. Фредеріксом (Friederichs, 1930), до однієї життєвої форми належать ті живі істоти (види, покоління або стадії розвитку), які живуть у подібних місцеперебуваннях і ведуть подібний спосіб життя. Д.М. Кашкаров [15] так визначає життєву форму: “Тип тварини, що перебуває в повній гармонії з навколишніми умовами, ми називаємо життєвою формою, використовуючи термін ботаніків. У “життєвій формі”, як у дзеркалі, відбиваються найголовніші, домінуючі риси місцеперебування. Можна розрізняти, наприклад, тип нириця, тип землерія, тип деревної лазаючої тварини й т. ін.”. Д.М. Кашкаров вважав, що при встановленні екологічних типів або “життєвих форм” необхідно базуватися не на конституціональних, філогенетичних ознаках, а на ознаках адаптивних, пристосувальних,

між якими та факторами середовища існує певна залежність, гармонія [18].

У 1948 р. М.П. Акімов опублікував свою роботу “Біоценотична робоча система життєвих форм-біоморф” [3], у якій виклав свої думки про структуру біоценозу та про біоморфічний підхід до аналізу структури тваринного населення. Він так визначає біоморфу: “В аспекті біоценозу кожний вид рослини або тварини, що входить до його складу, варто розглядати як певну життєву форму, розуміючи під цим терміном той або інший тип пристосування організму до основних факторів середовища його перебування”. При встановленні біоморф важливим є характеристика організму з погляду відносини його до абіотичних і біотичних факторів середовища, а також відносно місця та ролі його в біоценозі. Застосування системи біоморф надає можливості скороченої характеристики кожного виду тварини з боку головного властивого йому місцеперебування, форми пересування, складу їжі й способу її добування та, нарешті, відносно розмірів його тіла, які значною мірою визначають місце, яке вид займає в ланцюгах і циклі харчування [1]. У системі біоморф тварин виділяються топоморфи, хемоморфи (для гідробіонтів), клімаморфи (для аеробіонтів) і трофоморфи [2].

Д.Е. Вільке [35] запропонував екологічний поділ Lumbricidae. Він виділив в одну групу види, які мешкають на поверхні, в іншу – що живуть у гумусовому горизонті ґрунту. Черв'яки, які населяють гумусовий горизонт ґрунту, поділені у свою чергу на тих, що мігрують усередину під час діпаузи, і на тих, які не мають фази діпаузи, які живуть у постійно вологих ґрунтах. В окрему групу об'єднані великі види, що прокладають у ґрунті глибокі ходи. Схема, запропонована Д.Е. Вільке, була прийнята багатьма дослідниками [22]. Буше дає більш докладну характеристику виділених Вільке форм, назвавши їх *epigees*, *aneciques* і *endogees* і відмовившись від поділу “внутрішньоґрунтових” черв'яків (*endogees*) на дві групи [10, 19].

Ендегейні (*Endogean*, *endogées*, з грецької *endon* – всередині та *gaia* – земля) – група черв'яків, які мешкають та живляться в міне-

ральних ґрунтових горизонтах у межах або нижче зони інтенсивного розвитку систем коренів рослин [21]. Група еквівалентна групі “тих, хто живиться під поверхнею” [29].

Епігейні (Epigean, epigaen, epigeic, epigenous, epigées, з грецької *epi* – на поверхні та *gaia* – земля) – група черв'яків, які мешкають на поверхні ґрунту [21], еквівалентна “мешканцям підстилки” [29].

Норні (Anecic, французьке *anéciques* від грецької *anekas* – досягати поверхні) – черв'яки, здатні рити глибокі нори та живитися органічними рештками, які знаходяться на поверхні ґрунту; еквівалентні групі “глибокорийних” [30].

Мета нашої роботи полягала у вивченні морфологічних особливостей екологічних груп дощових черв'яків степового Придніпров'я.

Матеріал та методи дослідження. Перелік та біогеоценотична характеристика пробних площ, де проведені дослідження, наведені в публікації [8]. Морфометричні характеристики дощових черв'яків одержані за власних досліджень, а також на підставі відомостей, наведених у роботах [6, 17, 19, 23].

Розмір геному визначений як вміст ДНК у галоїдному наборі хромосом, яке має назву С-значення. Відомості про масу геному одержані з бази даних Animal Genome Size Database, Release 2.0 (<http://www.genomesize.com>).

Значення для видів, відомості про яких у базі не представлені, були розраховані за допомогою регресійної процедури нейронних мереж (модуль Neural Network програми Statistica 7.0) зі застосуванням екологічних та на еколого-морфологічних особливостей як предиктори.

Усього в степовому Придніпров'ї встановлена наявність 16 видів дощових черв'яків [8], які в статті наведені під такими номерами: 1 – *Aporrectodea rosea* (Savigny, 1826); 2 – *Aporrectodea trapezoides* (Duges, 1828); 3 – *Dendrobaena auriculata* (Rosa, 1897); 4 – *Dendrobaena nassonovi* (Kulagin, 1889); 5 – *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826); 6 – *Eisenia veneta* (Rosa, 1886); 7 – *Dendrodrilus rubidus* (Savigny, 1826); 8 – *Eisenia fetida* (Savigny, 1826); 9 – *Eisenia gordejefi* (Michaelsen, 1899); 10 – *Eisenia nordenskioldi* (Eisen, 1879);

11 – *Eiseniella tetraedra* (Savigny, 1826); 12 – *Proctodrilus tuberculatus* (Cernosvitov, 1935); 13 – *Lumbricus rubellus* (Hoffmeister, 1843); 14 – *Lumbricus terrestris* (Linnaeus, 1758); 15 – *Octodrilus transpadanus* (Rosa, 1884); 16 – *Octolasion lacteum* (Orley, 1885)

Назви видів наведено відповідно до бази даних Drilobase (<http://taxo.drilobase.org>).

Результати дослідження та їх обговорення. Відомості про еколого-морфологічні особливості дощових черв'яків степового Придніпров'я наведені в таблиці. Одержані результати свідчать про те, що розмір геному дощових черв'яків степового Придніпров'я варіює в межах від 0,43 (*Lumbricus rubellus*) до 1,24 пг (*Dendrodrilus rubidus*). Підкреслимо, що існує неповна інформація про розмір геномів тварин родини Lumbricidae, у тому числі представлених у фауні регіону, тому потрібна інформація була відтворена за допомогою регресійного аналізу. Встановлено, що розмір геному негативно корелює з довжиною (L) та шириною (W) тіла черв'яків ($r = -0,50$; $p = 0,05$ та $r = -0,6$; $p = 0,01$ відповідно), а також відношенням $\text{Log}W / \text{Log}L$ ($r = -0,63$; $p = 0,01$). Між довжиною окремого сегмента та розміром геному знайдена позитивна кореляція ($r = 0,48$; $p = 0,05$).

Дощові черв'яки можуть бути розподілені в три функціональні групи за Буше [23], або топоморфи за Жуковим [9]: епігейні, ендогейні та норники. Група епігейних, або за Перель [29] підстилкових та ґрунтово-підстилкових, складається з 8 видів: *Dendrobaena octaedra*, *Eisenia veneta*, *Dendrodrilus rubidus*, *Eisenia fetida*, *Eisenia nordenskioldi*, *Eiseniella tetraedra*, *Lumbricus rubellus*. Група ендогейних дощових черв'яків дещо менш різноманітна та складається зі 6 видів: *Aporrectodea rosea*, *Aporrectodea trapezoides*, *Dendrobaena auriculata*, *Eisenia gordejefi*, *Proctodrilus tuberculatus* та *Octolasion lacteum*. Група норників найменша за своїм видовим багатством та включає 3 види: *Dendrobaena nassonovi*, *Lumbricus terrestris*, *Octodrilus transpadanus*. Серед норників найбільш типовим є *Octodrilus transpadanus*, тоді як інші зустрічаються дуже рідко. Так, у природних умовах *Lumbricus terrestris*, який є досить поширеним у місцях перебування Лісостепу

Еколого-морфологічні особливості дощових черв'яків

Показник	Вид															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
С-значення, пг	1,10	0,67	1,15*	0,46*	1,20	0,46	1,24	0,70	0,80*	0,91*	0,90	0,78*	0,43	0,60	0,70	0,90
Топоморфи	Er	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
	End	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1
	An	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
Простоміум	Epi	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1
	Tan	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
Flat	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0
Set	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1
L	140	180	70	450	60	110	60	75	180	115	60	70	100	350	400	180
W	4,0	5,0	2,5	12,0	4,0	6,0	4,0	4,5	5,0	6,0	4,1	3,5	6,0	10,0	11,0	5,0
logW/log L	0,28	0,31	0,22	0,41	0,34	0,38	0,34	0,35	0,31	0,38	0,34	0,29	0,39	0,39	0,4	0,31
Кількість сегментів	Min	90	100	90	120	75	90	75	95	80	70	80	90	110	115	95
	Max	170	200	140	300	100	140	140	175	135	120	126	145	270	252	173
Довжина сегментів, мм		0,82	0,9	0,5	1,5	0,6	0,79	0,55	1,03	0,85	0,5	0,56	0,69	1,3	1,59	1,04
Dors_pore	N	4	9	4	5	4	5	4	4	4	4	4	5	8	12	8
	%	3,08	6	3,48	2,38	4,57	4,35	3,72	2,96	3,72	4,21	3,88	4,26	4,21	6,54	5,97
Клітелом	Початок	24	26	23	25	27	26	26	22	26	22	25	26	32	30	30
	Довжина	9	9	11	7	7	6	5	6	12	7	8	6	5	7	5
Gland		1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0
	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0
	2	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1
	3	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0

Умовні позначки: види 1–16 – див. "Матеріали та методи"; * – розрахункові значення маси геному; С-значення – маса геному; Er – епітеїні; End – ендоеїні; An – норічки; Epi – простоміум епілобичний; Tan – простоміум танлобичний; Flat – сплюснений кардуальний кінець тіла (1) або не сплюснений (0); Set – щетинки зближені попарно (1) або не зближені (0); L – максимальна довжина тіла, мм; W – максимальний діаметр тіла, мм; Dors_pore – розташування проміжсегментних пор (N – порядок від першого сегмента; % – від загальної кількості сегментів); Gland – чоловічий статевий отвір, оточений здуттями, яке виходить за край сегмента (1) або не виходить (0); забарвлення: 1 – буре; 2 – відсутнє; 3 – червоно-коричнече або червоно-фіолетове.

[12, 20], в умовах Степу виявлений нами тільки в байраку північного географічного варіанта [5] Капітановський на півночі Дніпровської області.

У свою чергу зустрічі *Dendrobaena nassonovi* тягнуть до південних районів Дніпровщини.

На першому сегменті (перистоміумі) у дощових черв'яків розташований ротовий отвір, над яким нависає виступ – головна лопать (простоміум). Форма головної лопаті в різних видів може бути трьох типів, які являють собою серію змін від найбільш примітивного пролобичного типу, що є незалежним від перистоміуму (перший дійсний сегмент), до танілобичного типу, що є язичком, який повністю розділяє перистоміум. У більшості видів дощових черв'яків простоміум належить до епілобичного типу. Найпримітивніший пролобичний тип може бути виявлений у деяких видів “архаїчного” роду *Allolobophora*. Танілобичний тип характеризує рід *Lumbricus*, але рідко зустрічається в інших видів з пурпурною пігментацією [10].

Серед досліджених видів простоміум представлений двома морфами – епілобичною і танілобичною. Остання морфа властива представникам роду *Lumbricus*, чим її представники відрізняються від інших видів регіональної фауни. Т.С. Перель [19] відзначає, що дощові черв'яки, які застосовують у їжу перегній, не пігментовані або дуже слабо пігментовані та мають циліндричну форму тіла. Головна лопать в них епілобична або проепілобична. Вони менш рухливі, ніж черв'яки, які живляться рослинними рештками, мають більш примітивний пучковатий тип розташування м'язових волокон. В.В. Іванців [12] вважає танілобичну лопать більш прогресивною, яка виникла як адаптація до механічної фрагментації підстилки.

Сплощена форма хвостового кінця тіла властива мешканцям підстилки, тобто, як правило, великим епігейним формам та норникам. Тому, крім норників, ця особливість встановлена для мешканця скупчень рослинних рештків, що розкладаються *Eisenia fetida*, підстилкового *Lumbricus rubellus* та ендегейного *Aporrectodea trapezoides*, який,

за класифікацією Т.С. Перель [19], належить до верхньоярусних власнегрунтових форм.

У дощових черв'яків перший сегмент позбавлений щетинок. На всіх інших сегментах у *Lumbricidae* є по 8 щетинок, розташованих поодинокі (ненаближених або малонаближених) або парами (сильнонаближених). В. Поп [33] був першим, хто розпізнав, що розташування щетинок є важливою ознакою для визначення родів *Lumbricidae*. Попарно зближені щетинки вважаються примітивною ознакою [31]. Серед досліджених видів дощових черв'яків 7 мають попарно зближені щетинки, а у 9 – щетинки не наближені попарно.

Розміри дощових черв'яків є важливою морфо-екологічною ознакою. Як відмічає В.В. Іванців [12], ґрунтові олігохети двічі змінювали розмір свого тіла протягом філогенетичного розвитку. Із переходом від водного до ґрунтового середовища вони збільшилися у багато разів. Пізніше, з виходом їх на поверхню ґрунту, відбулося зменшення розмірів тіла. Максимальна довжина дощових черв'яків регіональної фауни варіює у межах від 60 (*Dendrobaena octaedra*, *Dendrodrilus rubidus*, *Eiseniella tetraedra*) до 450 мм (*Dendrobaena nassonovi*). Між довжиною та шириною тіла в дощових черв'яків існує сильний кореляційний зв'язок ($r = -0,94$; $p = 0,00$). Ступінь видовженості тіла характеризує відношення логарифма ширини до логарифма довжини тіла. Цей показник варіює від 0,27 (*Dendrobaena auriculata*) до 0,41 (*Dendrobaena nassonovi*).

У просторі, який заданий вимірами довжини тіла дощових черв'яків та його видовженості, чітко можуть бути виокремлені представники основних функціональних груп (рис. 1).

Мешканці підстилки, як епігейні форми, так і норники, відрізняються більш високими значеннями відношення $\log W / \log L$, що свідчить про форму їх тіла, менш подовжену, ніж форма тіла ендегейних форм. Норники загалом є найбільшими за розмірами та найменш видовженими представниками *Lumbricidae*. Розмірні показники ендегейних та епігейних форм дещо перетинаються, хоч і для ендегейних дощових черв'яків загалом властиві більш великі розміри.

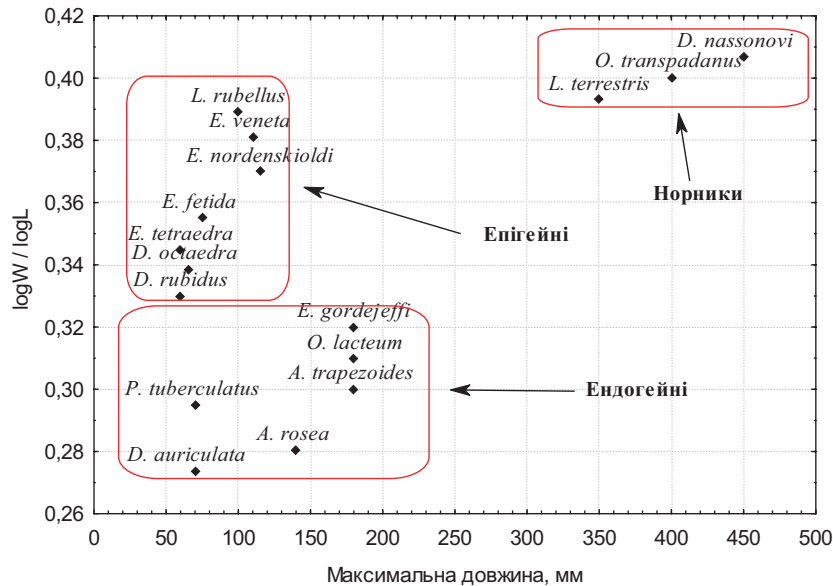


Рис. 1. Залежність ступеня видовженості тіла дощових черв'яків від їх довжини

Кількість сегментів дощових черв'яків закономірно залежить від довжини тіла. Максимальна та мінімальна кількість сегментів тісно корелює з довжиною тіла ($r = 0,97$; $p = 0,00$ та $r = 0,93$; $p = 0,00$ відповідно). У свою чергу довжина окремого сегмента, як частка довжини тіла та кількості сегментів, позитивно корелює з логарифмом довжини тіла ($r = -0,89$; $p = 0,00$). Як наслідок, у найбільш великих дощових черв'яків спостерігається така особливість, як псевдосегментація. Її роль важлива в перистальтиці травної системи [12].

Для порівняння відносної довжини сегментів у різних за розміром дощових черв'яків може бути обрахований показник видовженості сегментів як відношення логарифма довжини сегмента до логарифма довжини тіла: $\log SL / \log L$. Простір, який заданий ступенем видовженості сегментів та ступенем видовженості тіла дощових черв'яків, дозволяє встановити наявність груп видів, які повністю відповідають життєвим формам дощових черв'яків, за Т.С. Перель [19] (рис. 2). У цьому просторі група норників займає чітко відокремлену позицію. Для них характерна низька видовженість

тіла та висока видовженість сегментів.

Відносною довжиною сегментів від норників відрізняються ґрунтово-підстилкові черв'яки. У свою чергу група епігейних (за Буше [21]) чітко диференціюється на ґрунтово-підстилкових та підстилкових (за Перель [19]) дощових черв'яків. Вони чітко розрізняються за видовженістю тіла та видовженістю сегментів. Ґрунтово-підстилкові мають дещо менш видовжене тіло та видовжені сегменти, ніж представники групи підстилкових.

Ендогейні дощові черв'яки відрізняються більшою видовженістю тіла від норників та епігейних. Верхньоярусні порівняно з нижньоярусними наближені до норників за формою сегментів тіла. Вона в них більш видовжена. Таким чином, за морфологічними ознаками комплекс регіональної фауни розбивається на групи, які здебільшого відповідають життєвим формам Т.С. Перель [19], які можна розглядати як більш детальний варіант загальної класифікації екологічних груп дощових черв'яків, за Буше [21].

На спинному боці тулубу дощового черв'яка по середній лінії в поміжсегментних борозенках розташовуються спинні

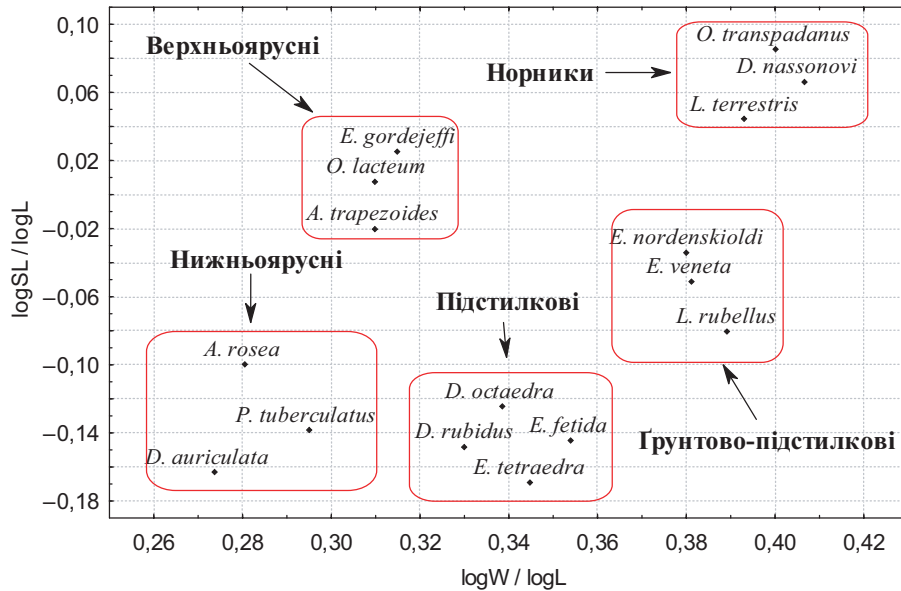


Рис. 2. Залежність видовженості сегментів (ось ординат) від ступеня видовженості тіла дощових черв'яків

пори. Положення першої дорсальної пори в особин одного виду більш чи менш постійне. У Lumbricidae в більшості видів перша спинна пора відкривається в поміжсегментній борозенці 4/5 (рідко 3/4) або далі до задньої частини. Іноді спинні пори відсутні або їх важко знайти. Цей показник у деяких випадках демонструє високу мінливість навіть у межах однієї популяції [24], тому він має обмежене значення для таксономії. В.В. Іванців [12] вважає, що виникнення спинних пор виявилось однією з умов морфо-екологічної адаптації предків олігохет до життя в ґрунті. Спинні пори знаходяться в поміжсегментних борозенках уздовж медіальної дорсальної лінії. Через них дощові черв'яки виділяють ціломічну рідину на поверхню тіла і звожують її. Була показана спряженість у розташуванні перших поміжсегментних пор лямбріцид з польовою вологістю едафотопів [12]. У значній кількості представників фауни дощових черв'яків регіону спинні пори відкриваються у поміжсегментну борозенку 4/5 (8 видів, або 50%). Слід відзначити, що серед 22 видів представників фауни лямбріцид західного регіону України таких видів тільки 7 (31,8%). Така

особливість може свідчити й про важливу роль розташування спинних пор в адаптації до режиму дефіциту вологості в ґрунті. У п'ятьох видів пори починаються з поміжсегментної борозенки 5/6, а в двох – з 8/9 та в одного – з 9/10 та 12/13 [12].

Для порівняння розташування спинних пор більш придатним може бути коефіцієнт, який вказує порядок розташування першої пори відносно загальної кількості сегментів (%). За цим показником найближчим до простому розташуванням спинних пор характеризуються види, які добре адаптовані до дефіциту вологості: *D. nassonovi*, *E. gordejefi*, *A. rosea*, та *D. auriculata*. Найдалше від простому розташуванням спинні пори відкриваються у досить вологолюбних видів: *E. tetraedra*, *D. rubidus*, *O. lacteum*, *A. trapezoides* та *O. transpadanus*.

Клітелом виконує важливу роль у розмноженні. Його розташування, як і інші морфологічні особливості, є суттєвим для видової ідентифікації дощових черв'яків. До сукупності морфо-екологічних особливостей цей показник, поряд з особливостями морфології чоловічого статевого отвору, було включено з дослідницькою метою.

Частина дощових черв'яків має порфіриновий пурпуровий пігмент, розташований у пігментних клітинах у субкутикулярному м'язовому шарі [28]. Забарвлення покривів нерідко помітно змінюється й вицвітає після фіксації. Однак наявність пігментації майже завжди можна встановити, особливо під час розтину на розрізі (пігмент утримується у м'язовій тканині). Пігментація може бути пурпуровою, бруною, різних відтінків зеленого. Рідко через присутність меланіну черв'яки бувають майже чорними. Кризь покриви може просвічувати порожнинна рідина, тому деякі види мають яскраве жовте забарвлення [10, 11].

Пігментація має важливу роль для пристосування у відповідному шарі ґрунту.

Підстилкові форми звичайно пігментовані, ґрунтово-підстилкові та норники характеризуються більш пігментованими дорсальною та передньою частинами тіла. У ґрунтових форм пігментація відсутня, тому вони мають біле або рожеве забарвлення, або різні переходи між бурим та сірим кольорами. Нами були встановлені такі типи забарвлення дощових черв'яків: бурі, депігментовані форми та червоно-фіолетові або червоно-коричневі форми. Такий підхід дещо спрощує відображення реальних кольорових особливостей. Так, *E. tetraedra*, який, як правило, має оливковий колір, віднесено до категорії бурих. Але одержана формалізація більш придатна для подальшого статистичного аналізу.

Висновки

1. Представники регіональної фауни дощових черв'яків можуть бути розподілені на 3 екологічні групи: епігейні (8 видів); ендогейні (6 видів) та норники (3 види). Найбільш поширені види належать до ендогейних видів (*Aporrectodea rosea*, *Aporrectodea trapezoides*). Найтиповішим серед епігейних видів є *Dendrobaena octaedra*, а серед норників – *Octodrilus transpadanus*.

2. У просторі, який заданий вимірами довжини тіла дощових черв'яків та його видовженості, можуть бути чітко виокремлені представники основних функціональних груп за Буше. Епігейні форми та норники відрізняються більш високими значеннями відношення $\log W / \log L$, що свідчить про форму їх тіла, менш видовжену, ніж форма тіла ендогейних форм. Норники загалом є найбільшими за розмірами та найменш видовженими представниками *Lumbricidae*.

3. Простір, який заданий ступенем видовженості сегментів та ступенем видовженості тіла дощових черв'яків, дозволяє встановити наявність груп видів, які повністю відповідають життєвим формам дощових черв'яків, за Т.С. Перель. У цьому просторі група норників займає чітко відокремлену позицію. Для них характерна низька видовженість тіла та висока видовженість сегментів. Відносною довжиною сегментів від норників відрізняються ґрунтово-підстилкові черв'яки. У свою чергу група епігейних форм в обраному морфологічному просторі чітко диференціюється на ґрунтово-підстилкових та підстилкових дощових черв'яків. Вони чітко розрізняються за видовженістю тіла та видовженістю сегментів. ґрунтово-підстилкові мають дещо менш видовжене тіло та видовжені сегменти, ніж представники групи підстилкових.

Бібліографія

1. Акимов М.П. Сравнительный биоценологический анализ животного населения порожистой части Днепра и Днепровского водохранилища в первые годы его существования / М.П. Акимов, А.И. Берестов // Сборник работ биолог. ф-та и науч. записки. – 1948. – Т. XXXII. – С. 161–176.

2. Акимов М.П. Биоморфический метод изучения биоценозов / М.П. Акимов // Бюллетень московского общества исп. природы. – 1954. – Т. LIX(3). – С. 27–36.

3. Акимов М.П. Биоценологическая рабочая схема жизненных форм – биоморф / М.П. Акимов // Науч. записки Днепрпетр. гос. ун-та. – Днепрпетровск, 1948. – С. 61–64.

4. Алеев Ю.Г. Экоморфология / Ю.Г. Алеев. – К.: Наук. думка, 1986. – 424 с.

5. Бельгард А.Л. Степное лесоведение / А.Л. Бельгард. – М.: Лесная промышленность, 1971. – 336 с.

6. Всеволодова-Перель Т.С. Дождевые черви фауны России / Т.С. Всеволодова-Перель. – М.: Наука, 1997. – 102 с.

7. Гиляров М.С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых / М.С. Гиляров. – М; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. – 279 с.

8. Жуков А.В. Гигротоп и трофотоп биоценозов степного Приднєпровья как детерминанты β -разнообразия сообществ дождевых червей (*Lumbricidae*) / А.В. Жуков, Д.Б. Шаталин //

Біологічний вісник МДПУ імені Богдана Хмельницького. – 2016. – № 6(2), – С. 188–222.

9. Жуков О.В. Екоморфичний аналіз консорцій ґрунтових тварин / О.В. Жуков. – Дніпропетровськ: Вид-во “Свідлер А.Л.”, 2009. – 239 с.

10. Жуков О.В. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Дощові черв'яки (Lumbricidae): монографія / Жуков О.В., Пахомов О.С., Кунах О.М. – Дніпропетровськ: Вид-во ДНУ, 2007. – 371 с.

11. Жуков О.В. Еколого-фаунистичний огляд дощових черв'яків східної України / О.В. Жуков // Вісник Запорізького держ. ун-ту. – 2004. – № 2. – С. 145–154. – (Серія: Фізико-математичні науки. Біологічні науки).

12. Іванців В.В. Структурно-функціональна організація комплексів ґрунтових олігохет західного регіону України / В.В. Іванців. – Луцьк, 2007. – 400 с.

13. Каишаров Д.Н. Основы экологии животных / Д.Н. Каишаров. – Л.: Учпедгиз., 1945. – 383 с.

14. Каишаров Д.Н. Основы экологии животных / Д.Н. Каишаров. – М.; Л.: Медгиз., 1938. – 602 с.

15. Каишаров Д.Н. Среда и общество (основы син-экологии) / Д.Н. Каишаров. – М.: Медгиз., 1933. – 244 с.

16. Кривоулицкий Д.А. Жизненные формы и биологическое разнообразие животных / Д.А. Кривоулицкий // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. Биол. – 1999. – Т. 104, вып. 5. – С. 61–67.

17. Кунах О.М. Морфологія дощових черв'яків (Lumbricidae) / Кунах О.М., Жуков О.В., Пахомов О.С. – Дніпропетровськ: ФОП; “Дрига Т.В.”, 2010. – 52 с.

18. Кунах О.Н. Экоморфическая проекция пространственной организации сообщества почвенной мезофауны / Кунах О.Н., Жуков А.В., Балуяк Ю.А. // Вестник Харьковского национального университета. – 2013. – Вып. 18, № 1079. – С. 118–131.

19. Перель Т.С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР / Т.С. Перель. – М.: Наука, 1979. – 272 с.

20. Попов В.В. Эколого-фаунистический обзор дождевых червей родов *Nicodrilus*, *Lumbricus* и *Eisenia* (Oligochaeta, Lumbricidae) Харьковской области / В.В. Попов // Изв. Харьк. энтомол. об-ва. – 1998. – Т. 6, вып. 1. – С. 120–124.

21. Bouche M.B. Strate gies lombriciennes / M.B. Bouche // Soil Organisms as Components of Ecosystems. Ecological Bulletins. – Stockholm, Sweden, 1977. – P. 122–132.

22. Bouché M.B. Lombriciens de France. Écologie et systématique / M.B. Bouché. – Paris: Institut national de la recherche scientifique, 1972. – 671 p.

23. Csuzdi Cs. Earthworms of Hungary (Annelida: Oligochaeta; Lumbricidae) / Cs. Csuzdi, A. Zicsi. – Hungarian Natural history Museum Budapest, 2003. – 271 p.

24. Fender W.M. *Dendrobaena attemsi* in an American greenhouse, with notes on its morphology and systematic position / W.M. Fender // Megadrilogica. – 1982. – Vol. 4. – P. 8–11.

25. Friederichs K. Die Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, insbesondere der Entomologie / K. Friederichs. – Berlin: Parey, 1930. – Bd. 1. – 417 S.; Bd. 2 – 463 S.

26. Gams H. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Berggiffsklarung und Methodik der Biocoenologie / H. Gams // Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zurich. – 1918. – № 63. – S. 293–493.

27. Jones C.G. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers / C.G. Jones, J.H. Lawton, M. Shachak // Ecology. – 1997. – Vol. 78, № 7. – P. 1946–1957.

28. Kobayashi S. The spectroscopic observations on porphyrin found in the integument of earthworm, *Allolobophora foetida* (Sav.) / S. Kobayashi // Tokoku Imp. Univ. Sci. Repts. Ser. 3. – 1928. – P. 467–480.

29. Lee K.E. Earthworms: their ecology and relationships with soil and Land use / K.E. Lee. – London: Acad. Press, 1985. – 411 p.

30. Lee K.E. The earthworm fauna of New Zealand / K.E. Lee / N.Z. Dept // Scient. Ind. Res. – Wellington, 1959. – Vol. 130. – P. 1–486.

31. Mršič N. Monograph on earthworms (Lumbricidae) of the Balkans / N. Mršič. – I-II. – Slovenska Akademija Znanosti in Umetnosti, Zazred za Naravoslovne Vede Opera. 31. Ljubljana, 1991. – 757 p.

32. Paoletti M.G. Using bioindicators based on biodiversity to assess landscape sustainability / M.G. Paoletti // Agriculture, Ecosystems and Environment. – 1999. – Vol. 74. – P. 1–18.

33. Pop V. Zur phylogenie und Systematik der Lumbriciden / V. Pop // Zoologische Jahrbücher Abteilung für Systematik Ökologie und Geographie der Tiere. – 1941. – № 74. – S. 487–522

34. Tanara V. L'economia del cittadino in villa / V. Tanara. – 10-th ed. – Venezia: G. Bortoli, 1644. – 525 p.

35. Wilcke D.E. Über die vertikale Verteilung der Lumbriciden im Boden / D.E. Wilcke // Zeitsch. f. Morph. u. Ökol. d. Tiere. – 1953. – Vol. 41. – S. 372–385.

36. Wright J.P. Patch dynamics in a landscape modified by ecosystem engineers / J.P. Wright, W.S.C. Gurney, C.G. Jones // Oikos. – 2004. – Vol. 105. – P. 336–348.

Рецензент – доктор сільськогосподарських наук,
професор **Ю.І. Ткаліч**