

УДК 595.142.3

## ЭКОМОРФИЧЕСКИЙ АСПЕКТ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ОРГАНИЗАЦИИ СООБЩЕСТВА МЕЗОПЕДОБИОНТОВ УРБОТЕХНОЗЕМА

Кунах О. Н.<sup>1</sup>, Жуков А. В.<sup>2</sup>, Балуяк Ю. А.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара, Днепропетровск

<sup>2</sup>Днепропетровский государственный аграрный университет, Днепропетровск, Zhukov\_dnepr@rambler.ru

В работе приведены результаты изучения пространственного варьирования экоморфической структуры почвенной мезофауны технозема методами ОМІ- и RLQ-анализа. Показано, что биогеоэценотическая обстановка в месте расположения экспериментального полигона имеет типично лугово-лесной мега-мезотрофный ксеромезофильный облик. Данные для исследования собраны с помощью ручной разборки почвенных образцов площадью 0,25×25 см по регулярной сетке (7×15 образцов) с расстоянием между точками отбора 2 м (результаты представлены как L-таблица), проведено измерение температуры, электропроводности и твердости почвы, мощности подстилки и высоты травостоя (R-таблица). Почвенная мезофауна экспериментального участка представлена 27 видами с общей плотностью 93,89 экз./м<sup>2</sup>. В экологической структуре животного населения почвы преобладают пратанты и степанты, гигрофилы, мезотрофоценоморфы, эндогеиные топоморфы, сапрофаги. Такие эдафические характеристики, как твердость почвы, электропроводность, мощность подстилки а также высота травостоя играют важную роль в структурировании экологической ниши сообщества мезопедобионтов. Первые две оси ОМІ-анализа описывают 91,11 % инерции, что вполне достаточно, для того, чтобы описание дифференциации экологических ниш мезофауны на изучаемом полигоне проводить в пространстве первых двух осей. Для среднего значения маргинальности сообщества (ОМІ = 3,68) уровень значимости составляет  $p=0,001$ , что свидетельствует о важной роли выбранных переменных среды для структурирования сообщества почвенной мезофауны. В результате RLQ-анализа и последующей кластерной процедуры выявлены три ключевых функциональных группы мезопедобионтов и найдена роль эдафических факторов в их пространственном варьировании. Каждая из функциональных групп интерпретирована в терминах экоморфического подхода.

*Ключевые слова:* почвенная мезофауна, экологическая ниша, пространственная экология, экоморфы.

### ВВЕДЕНИЕ

Под анализом экологической структуры сообщества понимается выявление взаимосвязей живых организмов и среды, а также установление степени приспособления отдельных частей сообщества к наиболее важным элементам биогеоценоза. Приспособления видов к биоценозу в целом и к каждому из структурных элементов экотопа в отдельности (климатопу, гелиотопу, термотопу и т. д.) называются экоморфами [7].

А. Д. Покаржевский и соавторы [31] рассматривают организацию сообществ почвенных животных на уровнях исследуемой точки, биогеоценоза, ландшафта и региональном уровне. Фактически, на основе ландшафтно-экологического распределения видов в экологическом пространстве устанавливается их принадлежность к той или иной экологической группе – экоморфе. Различные направления выделения экоморф на ландшафтном уровне условно считаются независимыми и формируют экологическую матрицу (в многомерном пространстве – многомерную матрицу, или тензор) [13, 26]. На уровне биогеоценоза степень коррелированности экоморф, вероятно, будет выше, поэтому почвенные животные будут формировать локальные, но функционально значимые, группировки. Регулярное соотношение экоморф в этих функциональных группах будет отражением их организационной структуры и экологического разнообразия. Полученные данные свидетельствуют о справедливости высказанного предположения [26]. Важно отметить тот факт, что функциональные группы, выделенные в экологическом пространстве посредством RLQ-анализа, демонстрируют регулярные паттерны пространственной изменчивости. Локальные функциональные группы характеризуются экологическими характеристиками, которые раскрывают в терминах одних экоморф свойства других, занимающих более высокое иерархическое положение. Так, установлено, что в пределах изученного полигона, степные экоморфы представлены мегатрофами, ксерофилами, мегатрофоценоморфами и большей частью – фитофагами или хищными формами. Луговые и болотные формы являются преимущественно подстилочными (болотные) или норниками (луговые), гигрофилами или ультрагирофилами, ультрамегатрофоценоморфами, сапрофагами [26].

Пионерный комплекс деструктивных локусов представлен функциональной группой, которая не имеет четкого ценотического статуса, но тяготеет к степному типу. Такой результат приближает нас к пониманию механизмов трансформации сообщества почвенных животных под антропогенным воздействием. Для этого нужно вернуться к пониманию ценоморф как индикаторов типов круговорота веществ и потока энергии по А. Л. Бельгарду [7]. В такой трактовке мы наблюдаем разрушение системного ценотического единства комплекса под антропогенным воздействием, а функциональная группа предстает перед нами как ситуативное множество видов. Очевидно, такая трактовка является гипотетичной и требует своей дальнейшей проверки. Однако рассмотренный алгоритм сбора материалов и их статистической обработки дает практический инструмент для решения данной задачи.

Оценка свойств местообитаний является необходимым условием для прогноза воздействия пертурбаций на сообщества живых организмов и для идентификации свойств окружающей среды, которые важны для охраны разнообразия и поддержания функций экосистем [38]. Различия композиции видов в сообществе и вариабельность реакции на условия окружающей среды являются ключевым препятствием для разработки модели местообитаний, которая могла бы быть применена к различным видам в различных экосистемах [47]. Функциональная классификация животных, в которой виды, характеризующиеся общностью экологических особенностей, объединяются вместе, представляет альтернативу индивидуальным моделям вид–окружающая среда и может обойти указанное препятствие [38, 44]. Группы видов, имеющие общие экологические свойства формируют операционные единицы, которые реагируют на факторы окружающей среды более предсказуемо, чем отдельные виды, значительно увеличивая предсказательные способности модели местообитаний в сравнении с моделями, созданными для высоких уровней таксономического разрешения, таких как вид [36]. Объединение видов в соответствии с их экологическими особенностями является также способом идентификации функциональных групп видов для оценки ключевых функций экосистемы, что является важнейшим шагом для выяснения функционального разнообразия внутри и между экосистем [38, 46]. Гипотеза фильтрации местообитаний предполагает, что виды, имеющие подобные экологические потребности, формируют функциональные группы, которые занимают подобные местообитания [52, 53]. Объединение видов по таким признакам, как морфология или поведение, является одним из способов упростить изучение разнообразных в видовом отношении сообществ [35].

А. Л. Бельгард [7] отмечает, что основой анализа экологической структуры сообществ живых организмов является жизненная форма. Эту же позицию занимают К. В. Арнольди, Л. В. Арнольди [6], Ю. И. Чернов [33] и С. Н. Кирпотин [23], которые рассматривают экоморфы как базовые элементы структурной организации экосистем. Разнообразие биоморф (экоморф), или жизненных форм является важной компонентой биологического разнообразия [30]. Как считают Д. Н. Кашкаров [20–22], Ю. Г. Алеев [4] и И. Я. Павлинов [30], в экоморфах в равной степени проявляется как собственная (физиологическая, морфологическая и т. п.), так и «внешняя» (связи со средой) специфика организмов. По мнению А. Л. Бельгарда [7], экоморфы отличны от жизненных форм, так под этими последними чаще всего принято понимать приспособления, которые отражаются во внешнем облике живого организма. Жизненные формы, как известно, не всегда сопряжены с изменениями в морфо-анатомической структуре, что в первую очередь касается приспособлений растений к почвенному плодородию и к термическим условиям.

Как отмечает Д. А. Криволицкий [24], жизненная форма – это прежде всего биологический индикатор определенных природных условий. По набору жизненных форм, представленных на некоторой территории, можно довольно верно судить о степени разнообразия среды обитания. В своем обширном труде «Экоморфология» Ю. Г. Алеев [4] отмечает, применительно к животным термин и понятие жизненной формы впервые употребил ботаник Х. Гамс [43]. Он предложил систему жизненных форм, которая охватывала и растения, и животных. Однако его исследование имело ботаническую направленность и не привлекло достаточного внимания зоологов. Существенный вклад в развитие идеи жизненных форм животных сделали К. Фредерикс [42] и Д. Н. Кашкаров [20–23]. Согласно К. Фредериксу [42] к одной и той же жизненной форме относятся те живые существа (виды, поколения или стадии развития), которые живут в сходных

местообитаниях и ведут сходный образ жизни. Д. Н. Кашкаров [22] так определяет жизненную форму: «Тип животного, находящийся в полной гармонии с окружающими условиями, мы называем жизненной формой, беря этот термин у ботаников. В «жизненной форме», как в зеркале, отражаются главнейшие, доминирующие черты местообитания. Можно различать, например, тип нырца, тип землероя, тип древесного лазящего животного и т.д.». Д. Н. Кашкаров [21] считал, что при установлении экологических типов или «жизненных форм» необходимо базироваться не на конституальных, филогенетических признаках, а на признаках адаптивных, приспособительных, между которыми и факторами среды существует определенная зависимость, гармония.

В 1948 г. М. П. Акимов опубликовал свою работу «Биоценотическая рабочая система жизненных форм – биоморф» [48], в которой изложил свои представления о структуре биоценоза и о биоморфическом подходе для анализа структуры животного населения. Он так определяет биоморфу: «В аспекте биоценоза каждый вид растения или животного, входящий в его состав, следует рассматривать как определенную жизненную форму, понимая под этим термином тот или иной тип приспособления организма к основным факторам среды его обитания». При выделении биоморф важным является характеристика организма с точки зрения отношения его к абиотическим и биотическим факторам среды, а также в отношении места и роли его в биоценозе. Применение системы биоморф дает возможность кратко охарактеризовать каждый вид животного со стороны основного свойственного ему местообитания и формы передвижения, состава пищи и способа ее добывания и, наконец, в отношении размеров его тела, которые в значительной мере определяют место, занимаемое видом в цепях и цикле питания [3]. В системе биоморф животных выделяются топоморфы, хемоморфы (для гидробионтов), климаморфы (для аэробиионтов) и трофоморфы [1].

Для почвенных животных можно выделить следующие экоморфы: ценоморфы, трофоморфы, трофоценоморфы, топоморфы, гигроморфы [12, 15]. В условиях конкретного сообщества варибельность экоморфической структуры сопряжена с согласованной изменчивостью тех или иных экоморф. Корреляционные композиции экоморф раскрывают природу механизмов адаптации сообщества к динамике факторов окружающей среды.

Использование морфологических или физиологических особенностей животных для оценки степени видовых различий применимо для однородных таксономических или экологических групп, обладающих сравнимыми характеристиками, которые также можно интерпретировать экологически [26]. Почвенная мезофауна представлена высоким таксономическим и экологическим разнообразием форм, сравнить которых по морфологическим или физиологическим критериям весьма затруднительно. Экологическое насыщение характеристик в разных группах будет не одинаковой, а базис для их сравнения будет неравнозначным. Поэтому для описания экологических особенностей мы применяем экоморфический анализ почвенных животных [12].

Принадлежность к экологическим группам животных носит условный характер и определяется пространственным диапазоном, в пределах которого установлена соответствующая экологическая классификация и масштабным уровнем, который определяет степень детализации классификационной системы. Экоморфы растений и животных как экологическая классификация также являются контекстно-зависимой генерализацией сведений об их взаимоотношении с окружающей средой. Ландшафтно-биогеоценотический уровень является базовым при рассмотрении экологических явлений в традиции степного лесоведения [8]. Именно это обстоятельство определяет масштабный уровень экоморф растений [7] и животных [1, 5, 12, 13, 15]. Соотношение экоморф в сообществе характеризует его экоморфическую структуру. Экоморфы между собой находятся в определенных взаимоотношениях, что создает экоморфическую организацию. Экоморфические матрицы являются формой представления экоморфической организации [13, 15].

Для лесного сообщества в степи главными внешними ординатами, которые задают экоморфическую организацию, являются режим влажности и минерализации эдафотопы [8]. Эти ординаты принимаются как независимые и формируют типологическую систему лесов степной зоны. В действительности независимость (ортогональность) ординат не выполняется, но на

ландшафтном уровне этим обстоятельством можно пренебречь. Ортогональность означает, что каждой градации трофности должны соответствовать все возможные градации влажности или наоборот. Если этого нет (а не все ячейки типологии А. Л. Бельгарда заполнены), тогда между трофностью и влажностью возникает взаимная зависимость, или корреляция, а типологическая система (как экологическая матрица) является косоугольной. Экоморфическая матрица является не двумерным объектом, а многомерным, поэтому более правильно ее называть гиперматрицей или тензором. Таким образом, экоморфический тензор отражает сложный характер взаимодействия живых организмов с окружающей средой. Этот тензор не является ортогональным, так как между ординатами всегда существует корреляция, а структура корреляций является характеристическим показателем, который отражает уровень экоморфической организации конкретного сообщества.

Целью работы является изучить пространственную организацию экоморфического разнообразия почвенной мезофауны технозема модельного полигона в пределах урбанизированной территории в условиях интенсивной рекреационной нагрузки (Ботанический сад Днепропетровского национального университета имени Олеся Гончара, г. Днепропетровск).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в 5 июня 2012 г. в ботаническом саду ДНУ имени Олеся Гончара (ранее – территория парка им. Ю. Гагарина, г. Днепропетровск). Исследуемый полигон № 8 находится на склоне отрога балки Красноповстанческой восточной экспозиции (48°25'58.29"С, 35°2'17.89"В). Естественный тальвег и часть склона засыпаны технической смесью строительного мусора.

Антропогенно-глубокопреобразованные почвы образуют группу собственно городских почв – урбаноземов, в которых горизонт «иг» – урбик имеет мощность >50 см. Поверхностные почвенные образования – это насыпные, смешанные, намывные образования, полностью созданные человеком (искусственно созданные почвоподобные образования) [28].

Почва на исследуемом участке – урботехнозем (дерновый урбопедозем на технической смеси строительного мусора, так как при создании почвенной конструкции был сформирован верхний слой из черноземовидной массы). А. Н. Кабарь [18] почвы исследуемого участка относит к ряду техногенных почв, типу – техноземов, подтипу – техноземов черноземных, роду – гумуссированных, литографической серии – гетерогенных, виду – слабогумусных, среднемощных, разновидности – среднесуглинистых. Описание свойств почв экспериментального участка приведено по работе А. Н. Кабаря [18].

Полигон состоит из 15 трансект, направленных в перпендикулярном направлении от направления тальвега балки. Каждая трансекта составлена из 7 пробных точек. Расстояние между рядами в полигоне составляет 2 м.

Участок представляет собой искусственное газонное насаждение с отдельно стоящими деревьями. Древостой представлен кленом остролистным (*Acer platanoides* L.), каштаном конским (*Aesculus hippocastanum* L.), орехом грецким (*Juglans regia* L.) и березой повислой (*Betula pendula* Roth). В травостое обильный гравилат городской (*Geum urbanum* L.), мятлик узколистный (*Poa angustifolia* L.), одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* Wigg.), пырей ползучий (*Elytrigia repens* (L.) Nevski). Растительность имеет лугово-лесной облик (45,76 % видов относятся к лесной экоморфе, 38,98 % – к луговой), присутствуют рудеранты и степанты (5,08 и 10,17 % соответственно). Фитоиндикационное оценивание позволяет трофотоп изучаемого полигона оценить как мега-мезотрофный, так как 59,32 % видов растений относятся к мезотрофам, а 38,98 % – к мегатрофам. Гигротоп в целом имеет ксеромезофильный характер (50,85 % видов – ксеромезофилы) с тенденцией к мезофильным условиям (37,29 % – мезофилы).

В каждой точке были сделаны почвенно-зоологические пробы для сбора почвенной мезофауны (результаты представлены как L-таблица), проведено измерение температуры, электропроводности и твердости почвы, мощности подстилки и высоты травостоя (R-таблица). Почвенно-зоологические пробы имели размер 25×25 см. Измерение твердости почв производилось в полевых условиях с помощью ручного пенетromетра Eijkelkamp на глубину до 50 см с

интервалом 5 см. Средняя погрешность результатов измерений прибора составляет  $\pm 8\%$ . Измерения производились конусом с размером поперечного сечения  $2\text{ см}^2$ . В пределах каждой точки измерения твердости почвы производились в однократной повторности. Для проведения измерения электропроводности почвы *in situ* использовался сенсор HI 76305 (Hanna Instruments, Woodsocket, R. I.). Этот сенсор работает совместно с портативным прибором HI 993310. Тестер оценивает общую электропроводность почвы, т.е. объединенную проводимость почвенного воздуха, воды и частиц. Результаты измерений прибора представлены в единицах насыщенности почвенного раствора солями – г/л. Сравнение результатов измерений прибором HI 76305 с данными лабораторных исследований позволили оценить коэффициент перевода единиц как  $1\text{ дС/м} = 155\text{ мг/л}$  (Pennisi, van Iersel, 2002). Почвенную температуру измеряли в период с 13 до 14 часов цифровыми термометрами WT-1 (ПАО «Стеклоприбор», <http://bit.steklopribor.com>, точность –  $0,1^\circ\text{C}$ ) на глубине 5–7 см. Мощность подстилки измерялась линейкой, высота травостоя – мерной рулеткой. Измерения электропроводности, температуры, высоты травостоя и мощности подстилки сделаны в трехкратной повторности в каждой пробной точке.

Характеристика экоморф растений приведено по А. Л. Бельгарду [7] и В. В. Тарасову [32], *Q*-таблица представлена экоморфами почвенных животных [13, 15].

Взаимоотношения между видовыми особенностями и свойствами окружающей среды обычно оцениваются непрямо с помощью двухшагового анализа. Во-первых, обилие видов связывается с условиями окружающей среды, а реакция видов на изменчивость свойств среды соотносится затем с биологическими или физиологическими особенностями видов [38, 49, 51]. Анализ RLQ позволяет соотнести экологические особенности видов с условиями окружающей среды [39, 40]. Этот анализ исследует совместную структуру между трех таблиц данных: *R*-таблица (содержит переменные окружающей среды), *Q*-таблица (содержит видовые особенности) и *L*-таблица (обилие видов) [39, 41]. *L*-таблица выполняет функцию связи между таблицами *R* и *Q* и измеряет интенсивность связи между ними. Перед собственно анализом, проводятся три отдельных анализа. Анализ соответствий применяется для *L*-таблицы, в результате чего получают оптимальную корреляционную структуру между сайтами и весами численности видов. Ординация таблиц *R* и *Q* выполняется с помощью анализа главных компонент. Таким образом, RLQ выполняет анализ коинерции кросс-матриц *R*, *Q* и *L*. Этот анализ максимизирует ковариацию между весами изучаемых сайтов с учетом свойств окружающей среды, выраженных таблицей *R*, и весами видов с учетом их экологических свойств, выраженных таблицей *Q* [45]. В результате может быть получена лучшая совместная комбинация ординации сайтов по их характеристикам окружающей среды, ординации видов по их свойствам и одновременно ординация видов и сайтов [51]. RLQ-анализ объединяет три отдельных ординационных решения с максимизацией ковариации между особенностями видов и свойствами окружающей среды посредством анализа коинерции [37]. Далее, иерархический кластерный анализ весов видов по двум осям RLQ по методу Варда дает функциональные группы [45]. Кластеры показывают распределение видов в пространстве особенности видов – экологическое пространство [45].

Статистические процедуры RLQ- и OMI-анализов выполнены с помощью пакета ade4 для оболочки R [50]. Значимость RLQ оценена с помощью процедуры `randtest.rlq`. Сущность и особенности OMI-анализа обсуждается в работе А. Е. Пахомова и соавт. [29].

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристика таксономического и экологического разнообразия сообщества мезопедобионтов изучаемого полигона представлено в таблице 1.

На исследуемом участке было обнаружено 26 видов почвенных животных. Плотность почвенной мезофауны изученного полигона составляет  $93,89\text{ экз./м}^2$ . Дождевые черви являются многочисленной и разнообразной группой сапрофагов в пределах полигона и представлены 5 видами. Доминантом является собственно-почвенный верхнеярусный *Aporrectodea c. trapezoides* (Duges, 1828). Его численность составляет  $30,63\text{ экз./м}^2$ . Собственно-почвенные дождевые черви представлены также *A. r. rosea* (Savigny, 1826) и *Octolasion lacteum* (Oerley, 1885), а почвенно-подстилочные – *Lumbricus rubellus* Hoffmeister, 1843 и *Dendrobaena veneta* (Rosa, 1896).

Видовой состав и обилие почвенной мезофауны участка № 8

Класс	Семейство	Вид	Ценоморфа	Гигроморфа	Центрофо-морфа	Топоморфа	Трофоморфы	Плотность, экз./м <sup>2</sup>
Oligochaeta	Lumbricidae	<i>Aporrectodea caliginosa trapezoides</i> (Duges, 1828)	Pr	Hg	MsTr	End	SF	30,63
		<i>Aporrectodea rosea rosea</i> (Savigny, 1826)	St	Ms	MgTr	End	SF	3,20
		<i>Dendrobaena veneta</i> (Rosa, 1896)	Sil	Hg	UMgTr	Ep	SF	1,22
		<i>Lumbricus rubellus</i> Hoffmeister, 1843	Pal	UHg	MsTr	Ep	SF	7,92
		<i>Octolasion lacteum</i> (Oerley, 1885)	Sil	Ms	MsTr	End	SF	16,15
Arachnida	Aranei	<i>Aranea</i> sp. sp.	St	Ks	MsTr	Ep	ZF	2,59
Chilopoda	Geophilidae	<i>Geophilus proximus</i> C.L.Koch 1847	St	Ms	MsTr	Anec	ZF	1,07
Diplopoda	Julidae	<i>Megaphyllum rossicum</i> (Timotheew, 1897)	St	Ms	MsTr	Ep	SF	1,22
	Polydesmidae	<i>Schizothuranius dmitriewi</i> (Timotheew, 1897)	Sil	Hg	MgTr	Ep	SF	1,07
Insecta	Cantharididae	<i>Cantharis rustica</i> Fallen 1807	St	Ks	OITr	Ep	ZF	3,20
	Carabidae	<i>Brachinus crepitans</i> (Linnaeus, 1758)	Pal	Hg	MsTr	Ep	ZF	1,52
		<i>Ophonus brevicollis</i> (Audinet-Serville 1821)	Sil	Ms	UMgTr	Ep	FF	1,52
	Cerambycidae	<i>Dorcadion fulvum</i> (Scopoli, 1763)	St	Ks	MsTr	End	FF	1,07
	Coccinellidae	<i>Coccinella septempunctata</i> Linnaeus 1758	St	Ms	MgTr	Ep	ZF	0,15
	Coleoptera	Coleoptera (im.)	St	Ms	MsTr	End	FF	0,15
	Curculionidae	Curculionidae sp. sp.	St	Ks	OITr	End	FF	0,15
	Elateridae	<i>Athous haemorrhoidalis</i> (Fabricius 1801)	Pr	Ms	MsTr	End	ZF	0,76
	Hymenoptera	Formicidae sp. sp.	St	Ks	UMgTr	End	ZF	1,68
	Noctuidae	Lepidoptera sp. sp.	St	Ms	MsTr	End	FF	0,91
	Scarabaeidae	<i>Amphimallon solstitiale</i> (Linnaeus 1758)	St	Ks	MsTr	End	FF	7,92
		<i>Melolontha melolontha</i> (Linnaeus 1758)	St	Ks	OITr	End	FF	3,20
	Staphylinidae	<i>Staphylinus caesareus</i> Cederhjelm 1798	Sil	Hg	MsTr	Ep	ZF	0,76
Therevidae	Therevidae	St	Ks	OITr	Ep	ZF	1,07	
Melolonthidae	<i>Rhizotrogus aestivus</i> (Olivier 1789)	St	Ks	MgTr	End	FF	1,83	
Malacostraca	Trachelipodidae	<i>Trachelipus rathkii</i> (Brandt 1833)	Pr	UHg	MgTr	Ep	SF	1,22
Gastropoda	Enidae	<i>Chondrula tridens</i> (O. F. Muller 1774)	St	Ks	MgTr	Ep	FF	1,68

Примечание к таблице. St – степанты, Pr – пратанты, Pal – паллюданты, Sil – сильванты; Ks – ксерофилы, Ms – мезофиллы, Hg – гигрофилы, UHg – ультрагигрофилы; MsTr – мезотрофоценоморфы; MgTr – мегатрофоценоморфы; UMgTr – ультрамегатрофоценоморфы; топоморфы: End – эндогейные. Ep – эпигейные, Anec – норники; Трофоморфы: SF – сапрофаги; FF – фитофаги; ZF – зоофаги.

Эпибионтные дождевые черви отсутствуют ввиду слабого развития подстилки. Значительное количество строительного мусора и как следствие – резкое увеличение твердости с глубиной – делают невозможным существование дождевых червей-норников в данном биотопе.

Гигроморфы дождевых червей представлены ультрагигрофилами, гигрофилами и мезофилами. Ценоморфический спектр также весьма широк – среди дождевых червей представлены пратанты, степанты, паллюданты и сильванты. Таким образом, с одной стороны, комплекс дождевых червей изучаемого полигона обилен и разнообразен как в таксономическом, так и экологическом аспектах. С другой стороны, мы наблюдаем супердоминирование одного вида – собственно-почвенного гигрофильного лугового *Aporrectodea c. trapezoides* (Duges, 1828).

Помимо дождевых червей к трофической группе сапрофагов принадлежат эпигейные кивсяки *Megaphyllum rossicum* (Timotheew, 1897) (1,22 экз./м<sup>2</sup>), многосвязы (1,07 экз./м<sup>2</sup>) и мокрицы *Trachelipus rathkii* (Brandt 1833) (1,22 экз./м<sup>2</sup>).

Хищные губоногие многоножки представлены землянкой *Geophilus proximus* C. L. Koch 1847 (1,07 экз./м<sup>2</sup>), которые для своего перемещения используют систему почвенных нор и трещин. Хищники также представлены кантаридами *Cantharis rustica* Fallen 1807, имаго жужелиц *Brachinus crepitans* (Linnaeus, 1758), имаго коротконадкрылых жуков *Staphylinus caesareus* Cederhjelm 1798, личинками жуков-щелкунов *Athous haemorrhoidalis* (Fabricius 1801), личинками двукрылых сем. Therevidae и пауками.

Группа фитофагов разнообразна и представлена личинками подгрызающих совок, пластинчатоусых жуков, жужелиц, жуков-усачей, жуков-долгоносиков и моллюсками.

Основу ценоморфической структуры мезофауны составляют пратанты (34,7 % по обилию), несколько меньше степантов (31,3 %) и сильвантов (22,1 %), значительно меньше палюдантов (11,8 %) (рис. 1). Таким образом, ценоморфический облик животного населения изучаемого полигона можно охарактеризовать как луговой со степными элементами. Ценоморфическая структура животного населения почвы отличается от ценоморфической структуры растительного покрова большей остепенностью при значительной роли луговой компоненты.

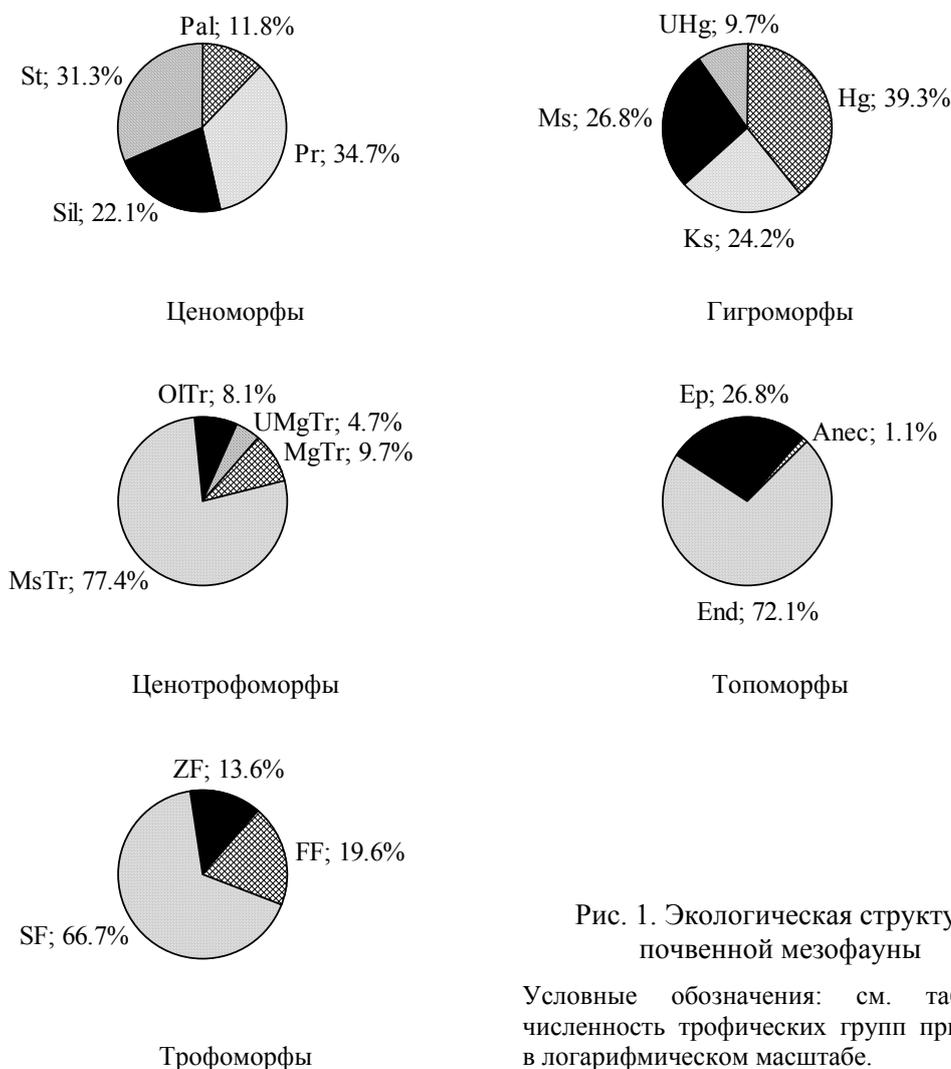


Рис. 1. Экологическая структура почвенной мезофауны

Условные обозначения: см. табл. 1; численность трофических групп приведена в логарифмическом масштабе.

Среди гигроморф преобладают гигрофилы (39,3 %), значительно меньше мезофилов (26,8 %) и ксерофилов (24,2 %), очень редко встречаются ультрагигрофилы (9,7 %). Гигроморфическая структура населения является мезогигрофильной, что находится в некотором противоречии с ксеромезофильным обликом растительности. Очевидно, что наибольший пик численности почвенной мезофауны наблюдается в ту фазу годового цикла, когда наблюдаются условия повышенной влажности. Таким образом, различия гигроморфической структуры животного населения и растительности можно объяснить контрастностью режима влажности данного урботехнозаема.

В сообществе доминируют мезотрофоценоморфы (77,4 %), что повторяет трофоморфическую структуру растительности. В структуре топоморф очевидным является преобладание эндогейных форм (72,1 %). Существенно меньше эпигейных форм (26,8 %) и норников (1,1 %). В трофической структуре безусловными доминантами являются сапрофаги (66,7 %). Доля зоофагов составляет 13,6 %, а фитофагов – 19,6 %.

Таблица 2

## Детерминанты экологического пространства почвенной мезофауны

Параметры среды	Среднее	Доверительный интервал		CV, %	RLQ ось 1	RLQ ось 2
		– 95 %	+ 95%			
Твердость почвы на глубине, МПа						
0–5 см	3,08	2,94	3,22	23,95	–0,44	–0,20
5–10 см	4,23	4,01	4,45	26,74	–0,87	–0,01
10–15 см	6,12	5,76	6,48	30,42	–0,95	–0,10
15–20 см	7,83	7,50	8,16	21,87	–0,95	–0,12
20–25 см	8,85	8,49	9,20	20,73	–0,92	0,03
25–30 см	9,59	9,15	10,02	23,48	–0,96	0,09
30–35 см	10,19	9,67	10,71	26,38	–0,96	0,12
35–40 см	10,64	10,05	11,24	28,85	–0,96	0,11
40–45 см	11,03	10,37	11,69	30,93	–0,95	0,10
45–50 см	11,38	10,66	12,09	32,58	–0,94	0,10
Физические свойства и высота травостоя						
Электропроводность, дСм/см	0,54	0,51	0,56	25,06	0,48	0,28
Температура слоя почвы 5–7 см, °С, 05.06.2012	19,71	19,41	20,01	7,91	–0,27	–0,85
– 31.08.2013	19,40	19,16	19,63	6,28	–0,43	–0,79
Мощность подстилки, см	0,40	0,31	0,50	120,84	–0,20	0,41
Высота травостоя, см	23,49	21,50	25,48	43,75	0,09	0,38

Эдафические характеристики могут рассматриваться как детерминанты экологического пространства сообщества мезопедобионтов (табл. 2).

Для твердости почвы в изучаемом участке характерно резкое увеличение с ростом глубины. В верхнем почвенном слое твердость в среднем составляет 3,08 МПа, а в нижнем – 11,38 МПа. Таким образом, средние значения твердости почвы в пределах изучаемого полигона велики и значительно превышают критические для роста корневых систем растений (3–3,5 МПа) [17] уже начиная с верхних почвенных слоев. Это позволяет предположить высокое структурирующее влияние пространственной вариабельности твердости почвы на организацию почвенного животного населения. Установлено, что локальный максимум коэффициента вариации твердости наблюдается в почвенных слоях 10–15 и 45–50 см (30,42 и 32,58 % соответственно). Очевидно, зона повышенной вариабельности твердости почвы маркирует слой, где происходит сочетание грунтовой основы из строительного мусора высокой твердости и верхнего менее твердого слоя из гумусосодержащего суглинка.

Электропроводность почвы в среднем составляет 0,54 дСм/см и характеризуется коэффициентом вариации 25,06 %. Основным модулятором электропроводности почвы в пределах данного полигона можно признать влажность почвы. При измерении температуры мы в большей степени преследовали цель изучить пространственный аспект этого важного экологического показателя. Температура почвенного слоя 5–7 см в период проведения исследования составляла 19,71°C при коэффициенте вариации 7,91 %. Коэффициент корреляции между температурой почвы 5 июня 2012 года и 31 августа 2013 года составил 0,71 ( $p=0,00$ ), что свидетельствует о наличии устойчивых паттернов изменчивости температуры. Этот тезис подтверждается результатами вычисления теста Мантеля для матриц различий между точками отбора проб по температуре. Тест Мантеля указывает на тесную достоверную корреляцию матриц расстояния –  $r=0,42$ ,  $p=0,00$ . Частный тест Мантеля с матрицей географических расстояний как контролирующей переменной равен  $r=0,32$ ,  $p=0,00$ . Это свидетельствует о наличии пространственной компоненты изменчивости температуры во времени, т. к. экстракция компоненты расстояния между точками несколько снижает силу связи во времени между точками. Таким образом, пространственная картина изменчивости температуры почвы в пределах участка не является неповторимой картиной, которая может быть иной в другой момент времени.

Мощность растительной подстилки в пределах участка составляет 0,4 см с коэффициентом вариации 120,84 %. Коэффициент вариации для высоты травостоя составляет 43,75 % при среднем уровне этого показателя 23,49 см.

Совместное измерение эдафических характеристик и особенностей структуры животного населения позволили оценить свойства экологической ниши почвенной мезофауны (табл. 3).

Общая инерция, которая может быть вычислена в результате ОМІ-анализа, пропорциональна средней маргинальности видов сообщества и представляет собой количественную оценку влияния факторов окружающей среды на сепарацию видов. В результате проведенного анализа установлено, что общая инерция составляет 3,87. Первая ось, полученная в результате ОМІ-анализа, описывает 77,84 %, а вторая – 13,28 % инерции. Таким образом, первые две оси описывают 91,11 % инерции, что вполне достаточно, для того, чтобы описание дифференциации экологических ниш мезофауны на изучаемом полигоне проводить в пространстве первых двух осей. Для среднего значения маргинальности сообщества (ОМІ=3,68) уровень значимости составляет  $p=0,001$ , что свидетельствует о важной роли выбранных переменных среды для структурирования сообщества почвенной мезофауны.

Маргинальность, которая статистически достоверно отличается от случайной альтернативы, характерна для 12 видов из 23, для которых проведен ОМІ-анализ (табл. 3). Таким образом, для большинства видов изучаемого полигона типичные эдафические условия не совпадают с центроидом их экологической ниши. Маргинальность ниши указывает на степень отличия оптимальных условий для обитания вида от типичных условий в пределах данного местообитания. Толерантность ниши – величина, обратная специализации: чем больше толерантность, тем меньше специализация. Остаточная толерантность указывает на роль случайных, нейтральных факторов и ошибки измерения. Такие виды, как *Dorcadion fulvum*, *Lepidoptera* sp., *Geophilus proximus* характеризуются высокой маргинальностью и специализацией (низкой толерантностью). Таким образом, изучаемое местообитание для данных видов является весьма экстремальным, в пределах которого они занимают очень ограниченное число микростаций. Толерантными к условиям данного местообитания являются такие виды, как *Octolasion lacteum*, *Ophonus brevicollis*, *Megaphyllum rossicum* и *Rhizotrogus aestivus*. Остаточная толерантность достаточно велика для всех видов (31,0–86,3 %), что позволяет предполагать значительную роль в структурировании сообщества почвенной мезофауны факторов нейтральной природы.

Конфигурация экологических ниш представлена на рисунке 2. Анализ данных, приведенных на нем свидетельствует о том, что ключевым аспектом структурирования экологической ниши почвенных животных является твердость почвы в слоях 5–10, ..., 45–50 см (ось 1). Также важную роль играет противоположная динамика твердости почвы на глубине 0–5 см и температуры почвы с одной стороны и высоты травостоя и электропроводность почвы – с другой (ось 2). Очевидно, ось 1 четко маркирует глубину проникновения корневых систем растений, которая ограничена повышенной твердостью почвы из-за залегания строительного мусора. Этот аспект почвы как

среды обитания, оказывается, имеет важное значение для структурирования экологической ниши мезопедобионтов. Высота травостоя является ключевым механизмом, который порождает существование структурирующего влияния на экологическую нишу комплекса факторов, которые отражаются осью 2. Высокий травостой способствует более низкой температуре почвы, меньшей твердости верхнего почвенного слоя и более высокой влажности, которая маркируется в нашем случае электропроводностью почвы.

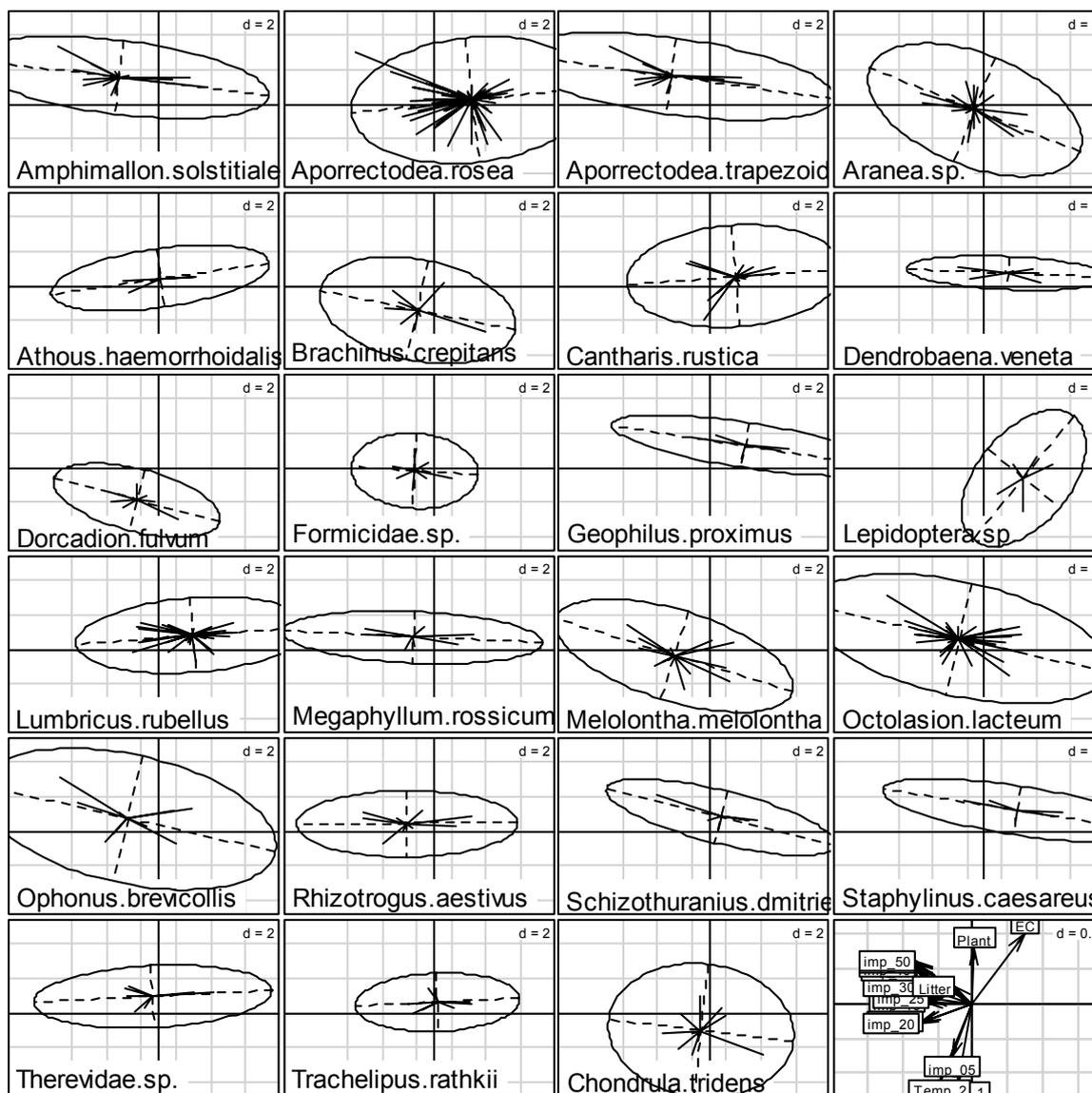


Рис. 2. Экологические ниши видов почвенной мезофауны

Координатные оси заданы компонентами маргинальности; начало координат – нулевая маргинальность. Эллипс обозначает инерцию экологической ниши. Лучи связывают центр масс экологической ниши с сайтами встречи вида в пространстве маргинальности сообщества. В правом нижнем углу – нормированные веса экологических переменных; сокращение названия видов – см. табл. 3.

Результаты анализа RLQ представлены в таблице 2 и на рисунке 3. Установлено, что 93,11 % общей вариации (общей инерции) описывают первых две оси RLQ (79,85 и 13,66 % соответственно). Процедура randtest подтвердила значимость результатов RLQ-анализа на  $p$ -уровне 0,001.

Таблица 3

Анализ маргинальности видов сообщества мезофауны

Виды	Инерция	ОМІ	Tol	Rtol	omi	tol	rtol	p-уровень
<i>Amphimallon solstitiale</i>	11,23	1,34	1,31	8,58	11,90	11,60	76,40	0,04
<i>Aporrectodea rosea</i>	19,79	4,87	7,95	6,97	24,60	40,20	35,20	0,00
<i>Aporrectodea trapezoides</i>	28,39	7,52	10,57	10,30	26,50	37,20	36,30	0,00
<i>Aranea</i> sp.	13,83	0,82	2,95	10,06	5,90	21,30	72,70	0,33
<i>Athous haemorrhoidalis</i>	10,54	0,81	0,63	9,09	7,70	6,00	86,30	0,92
<i>Brachinus crepitans</i>	15,59	3,54	1,89	10,16	22,70	12,10	65,20	0,05
<i>Cantharis rustica</i>	16,56	3,29	5,49	7,78	19,90	33,10	47,00	0,04
<i>Dendrobaena veneta</i>	11,19	3,19	3,63	4,37	28,50	32,40	39,00	0,13
<i>Dorcadion fulvum</i>	14,20	5,89	1,26	7,05	41,50	8,90	49,60	0,03
<i>Formicidae</i> sp.	8,58	2,06	1,48	5,04	24,00	17,30	58,70	0,34
<i>Geophilus proximus</i>	20,65	7,36	4,44	8,85	35,60	21,50	42,90	0,05
<i>Lepidoptera</i> sp.	13,86	5,93	1,94	5,99	42,80	14,00	43,20	0,05
<i>Lumbricus rubellus</i>	18,80	4,97	6,14	7,69	26,40	32,60	40,90	0,00
<i>Megaphyllum rossicum</i>	15,23	2,86	6,55	5,81	18,80	43,00	38,20	0,16
<i>Melolontha melolontha</i>	19,84	5,37	7,43	7,04	27,10	37,50	35,50	0,00
<i>Octolasion lacteum</i>	22,21	2,76	11,43	8,01	12,40	51,50	36,10	0,01
<i>Ophonus brevicollis</i>	22,80	4,08	10,61	8,10	17,90	46,60	35,60	0,05
<i>Rhizotrogus aestivus</i>	13,53	3,64	5,69	4,20	26,90	42,10	31,00	0,09
<i>Schizothuranius dmitriewi</i>	12,74	2,64	0,63	9,48	20,70	4,90	74,40	0,23
<i>Staphylinus caesareus</i>	19,83	6,14	4,69	8,99	31,00	23,70	45,40	0,10
<i>Therevidae</i> sp.	13,64	2,09	1,67	9,89	15,30	12,20	72,50	0,37
<i>Trachelipus rathkii</i>	8,99	1,66	0,82	6,51	18,40	9,10	72,40	0,36
<i>Chondrula tridens</i>	14,93	1,85	2,05	11,03	12,40	13,80	73,90	0,18
ОМІ	3,68							0,00

Примечание к таблице. ОМІ – индекс средней удаленности (маргинальности) для каждого вида; Tol – толерантность, Rtol – остаточная толерантность; курсивом представлены данные индексов в % от суммарной вариабельности; p-уровень по методу Монте-Карло после 25 итераций.

Оси RLQ являются интегральными оценками взаимосвязи между факторами окружающей среды (в нашем случае – эдафические характеристики, мощность подстилки и высота травостоя), структурой сообщества и его экоморфической организацией. В одном метрическом пространстве мы имеем возможность отобразить структуру сообщества (расположение видов мезопедобионтов), точки отбора проб (пространственная компонента с учетом того, что координаты точек отбора фиксировались), веса факторов среды и веса экоморфических характеристик почвенных животных (рис. 3).

Факторы окружающей среды, которые структурируют сообщество, имеют сложную интегральную природу и отражаются через измеряемые характеристики. Комплексы связанных характеристик в многомерных техниках выделяются по различным критериям, так как число факторных решений бесконечно. Максимизация описываемой факторами дисперсии или корреляции являются целевыми критериями в многомерном факторном анализе и анализе главных компонент. Очевидно, что такой критерий имеет общий характер и не отражает специфики экологических задач. Критерием максимизации в RLQ-анализе является решение, которое наилучшим образом описывает связь между различными экологическими явлениями – средой, сообществом и его формальными экологическими свойствами.

Ось 1, выделенная в результате RLQ-анализа, характеризует значительную роль твердости почвы в структурировании сообщества мезопедобионтов с глубины 5–10 см и вплоть до предела измерения твердости (табл. 1). Достоверные коэффициенты корреляции RLQ-оси 1 со значениями твердости почвы наблюдаются на всех глубинах. Эта ось статистически достоверно не

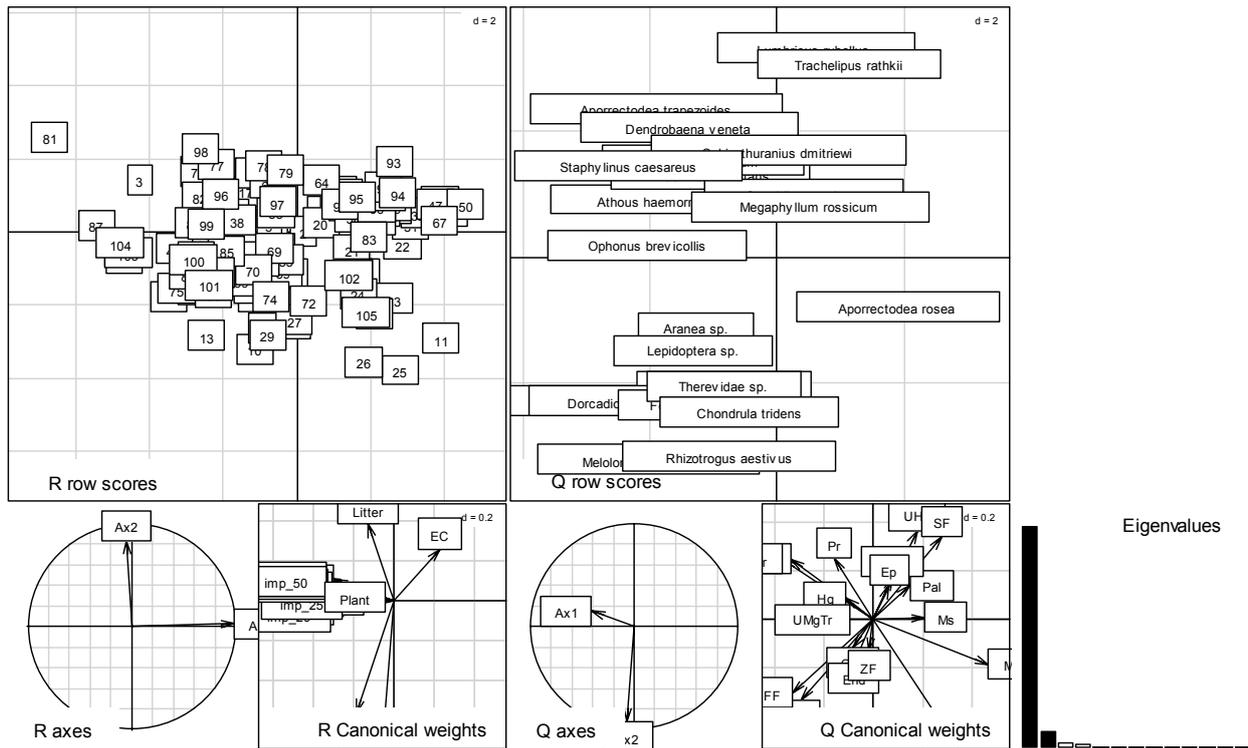


Рис. 3. Результаты анализа RLQ

коррелирует с высотой травостоя и мощностью подстилки, но достоверно негативно – с температурой верхнего почвенного слоя. Можно предположить, что близкое залегание к поверхности почвы строительного мусора приводит к увеличению твердости уже с малой глубины. Строительные материалы могут иметь специфические тепловые свойства, отличные от свойств почвы, что приводит к увеличению нагревания поверхности, подстилаемой близким слоем из строительных материалов.

Ось 2 достоверно не коррелирует с твердостью почвы, но зависит от высоты травостоя и мощности подстилки, что приводит к варьированию электропроводности и температуры почвы: при увеличении высоты травостоя и мощности подстилки закономерно увеличивается электропроводность и уменьшается температура почвы.

RLQ-анализ позволяет классифицировать животных по характеру их экологической структуры и связи с факторами окружающей среды. Кластерный анализ позволил выделить три комплекса видов, которые формируют функциональные группы А, В и С (рис. 4).

Расположение этих функциональных групп в пространстве RLQ осей представлено на рис. 5. Функциональная группа А включает ксерофильных эндогеичных фитофагов и зоофагов. Эта функциональная группа адаптирована к жизни в условиях высокой твердости почвы на всех глубинах. Повышенная температура почвы и сниженная влажность приводит к конкурентному преимуществу ксерофильных форм. Функциональная группа А представлена преимущественно степными формами, которые также входят в состав других функциональных групп данного участка.

Функциональная группа В включает сапрофагов эпигейных и норных форм, гигропреферентум которых не относится к ксерофильным стадиям. Животные, которые относятся к указанной экологической группе, предпочитают менее твердые участки почвы с высоким травостоем и мощной подстилкой. Сапротрофный блок маркирует условия преимущественного гумуса накопления, в противоположность фитофагов, которые маркируют процессы минерализации. Таким образом, зона активности функциональной группы В обозначают участки с более благоприятными для формирования гумуса условиями.

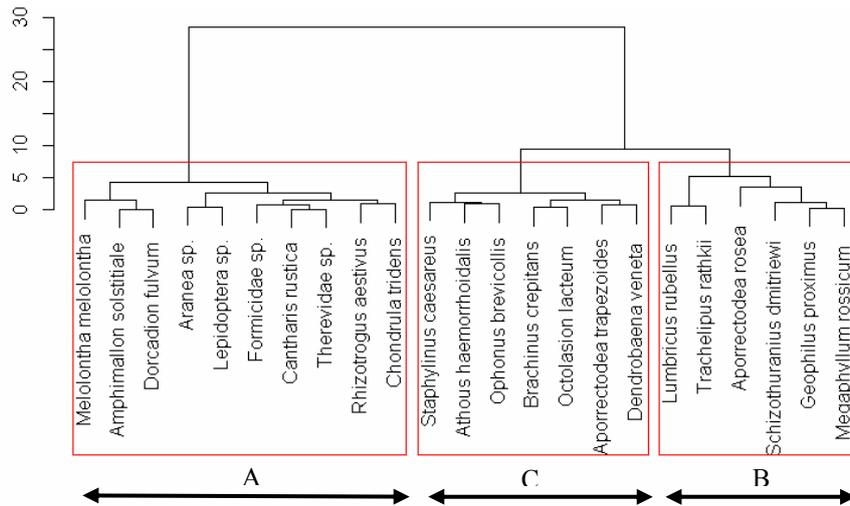


Рис. 4. Кластерный анализ структуры животного населения мезопедобионтов

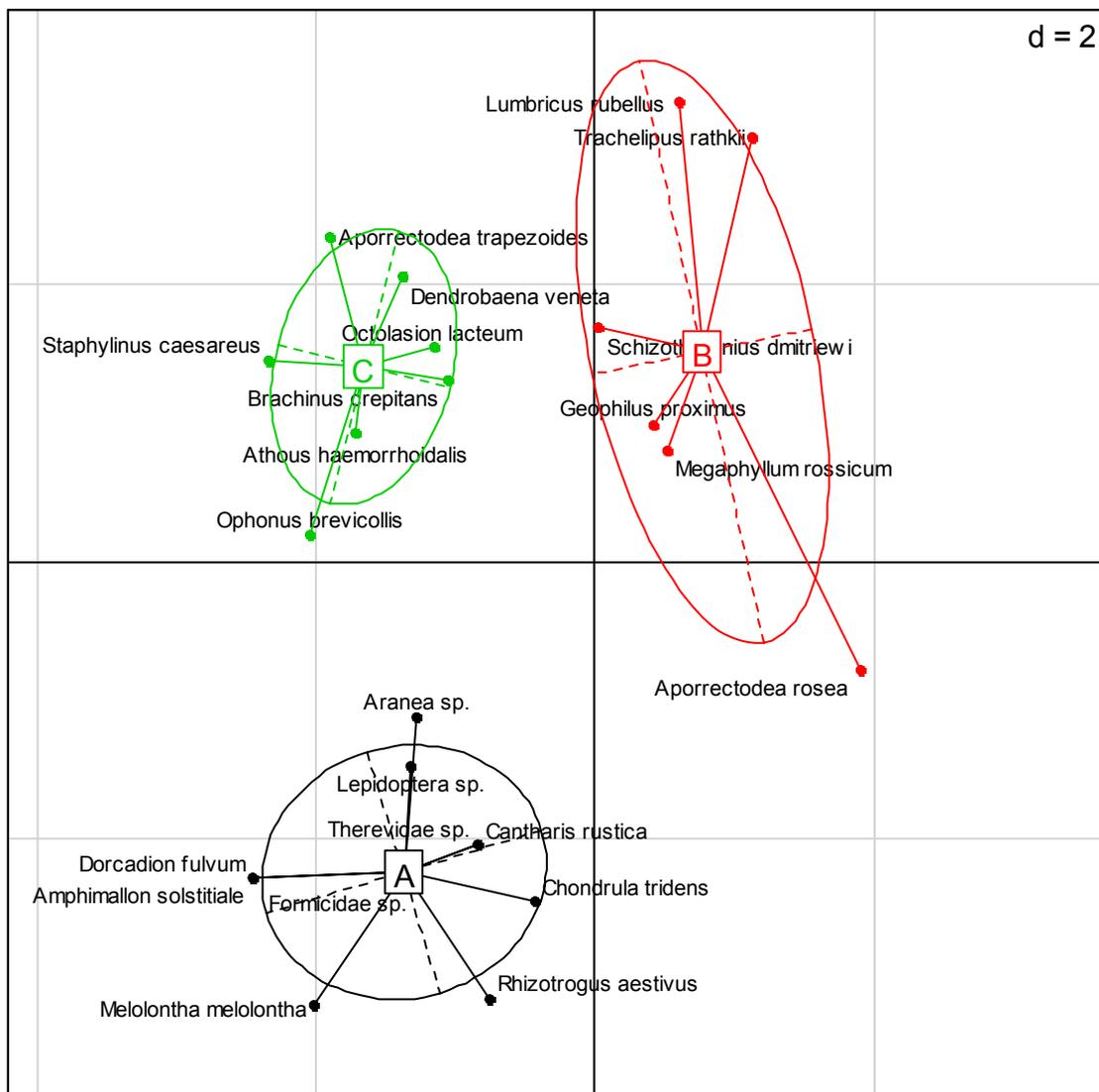


Рис. 5. Расположение функциональных групп в пространстве RLQ-осей

Функциональная группа С объединяет животных, которые способны обитать в условиях повышенной твердости почвы (негативные значения оси 1), но в более влажных микростациях с относительно высоким травостояем и мощной подстилкой (позитивные значения оси). В ее состав входят сильванты и пратанты, гигрофилы, мезотрофоценоморфы.

Пространственное размещение значений RLQ-осей представлено на рисунке 6. В изменчивости RLQ-оси 1 линейный тренд описывает 24,3 % дисперсии, при этом в регрессионной модели, в которой в качестве предиктора выступают географические координаты, достоверными являются как ось абсцисс, так и ось ординат. Анализ рисунка показывает, что наряду с общим трендом уменьшения твердости почвы в направлении от границы с тальвегом к участку, который находится на склоне балке, наблюдаются локалитеты с повышенной твердостью, имеющие округлую форму и размеры несколько метров. Можно предполагать, что эти неоднородности обусловлены характером размещения строительного мусора как почвообразующей породы. Правая часть полигона находится ближе к тальвегу, левая – упирается в склон восточной экспозиции.

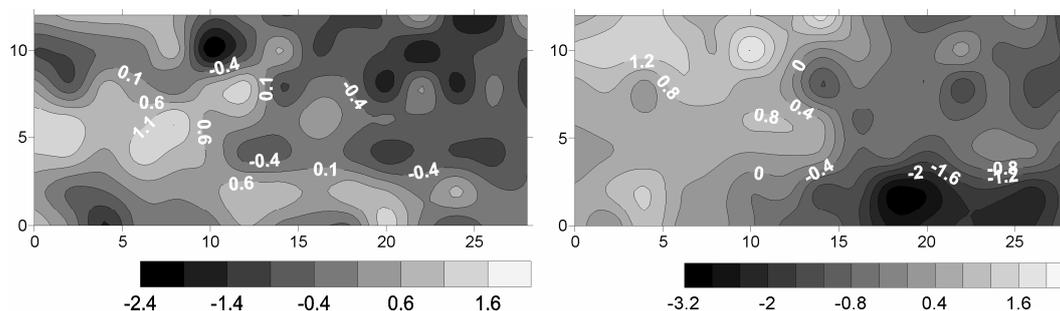


Рис. 6. Пространственная изменчивость RLQ-осей

Линейная модель с географическими координатами в качестве предикторов описывает 68,67 % дисперсии RLQ-оси 2. Эта ось демонстрирует неоднородность участка исследования по показателю интенсивности развития растительного покрова и мощности подстилки. Более мощный растительный покров формируется на склонах балки, а в зоне, приближенной к тальвегу растительность и мощность подстилки характеризуются относительно низкими значениями.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Животное население почв является надежным индикатором направленности биогеоценотических процессов [9]. Нами установлено, что это положение справедливо и для искусственных почвоподобных конструкций – техноземов. Недостатки конструкции данного технозема четко диагностируются по особенностям пространственной организации сообщества мезопедобионтов.

Процедура RLQ-анализа позволяет оценить взаимосвязь трех важнейших характеристик почвенной экосистемы: эдафических факторов, видового разнообразия и его экоморфической структуры [25]. Экоморфы отражают особенности адаптации животных к различным аспектам биогеоценотического окружения [12]. В реалиях конкретного сообщества наблюдается сопряженная изменчивость экоморф, что открывает возможность дать объемную характеристику его экоморфической организации.

Физические характеристики почвы описывают экологическую обстановку в почве [19]. Техноземы как искусственно созданные почвоподобные конструкции характеризуются высокой вариабельностью свойств [10, 11, 17, 34]. Наше исследование физических свойств технозема, созданного на склоне балки близ тальвега в пределах Ботанического сада ДНУ также показало его высокую неоднородность. Для характеристики пространственной неоднородности почвы нами выбраны показатели, которые удовлетворяют двум требованиям. Прежде всего, это экологическая релевантность, т.е. это показатели, которые способны информативно отобразить особенности почвы как среды обитания растений и почвенных животных. Поэтому важен еще один критерий –

для описания пространственной изменчивости экологических свойств показатель должен быть относительно легко измерим, т.е. за короткий промежуток времени можно получить значительный объем данных.

Как показано в нашей работе, такие показатели, как твердость, электропроводность и температура почвы с помощью современных инструментов могут быть достаточно быстро измерены в большом количестве, а оценки неоднородности почвы четко коррелируют со свойствами животного населения почвы. Такой подход показал свою эффективность при изучении почвенной мезофауны лесного биогеоценоза [25], лесного урбанозема [26, 29], пространственного размещения пороев слепышей [16], роли педотурбационной активности слепышей в структурировании пространственной организации сообщества герпетобионтных пауков [14].

Анализ маргинальности видов показал, что визуально однородный и относительно малый по размерам участок представляет собой неоднородную среду обитания для почвенных животных. Установлено, что конструктивные особенности технозема, которые проявляют себя через вариабельность твердости в горизонтальном и вертикальном направлении, приводят к значительной дифференциации животного населения почвы данного участка. Вариабельность твердости воздействует также на водный режим почвы, который оказывает влияние на растительный покров участка, что количественно отражается в показателях электропроводности и температуры почвы, а также высоты травостоя.

Пространственная неоднородность технозема приводит к перестройкам структуры животного населения почвы, которая четко может быть идентифицирована и интерпретирована с помощью экоморфического анализа. Пространственно обособленные в географическом и экологическом пространстве группировки мезопедобионтов характеризуются специфичностью экоморфической организации. Установлено, что функциональная группа, которая по своему ценоморфическому облику является степной, добивается конкурентного преимущества в условиях экстремально высокой твердости технозема. Пространственно эта зона находится вблизи тальвега, который был засыпан строительным мусором, на котором в дальнейшем был сформирован технозем. Склон балки только в своей нижней части был задет засыпкой. Именно эта часть склона также попала в зону экспериментального участка. Она характеризуется микроучастками с экстремально высокой твердостью, промежутки между которыми заняты более рыхлым и менее твердым грунтом. По мере приближения к склону соотношение сдвигается в сторону менее твердых микростадий.

### Список литературы

1. Акимов М. П. Биоморфический метод изучения биоценозов / М. П. Акимов / Бюллетень московского о-ва испытателей природы. – 1954. – Т. LIX (3). – С. 27–36.
2. Акимов М. П. Биоценотическая рабочая схема жизненных форм – биоморф / М. П. Акимов // Научные записки Днепропетр. гос ун-та. – Днепропетровск, 1948. – С. 61–64.
3. Акимов М. П. Сравнительный биоценотический анализ животного населения порожистой части Днепра и Днепропетровского водохранилища в первые годы его существования / М. П. Акимов, А. И. Берестов // Сборник работ биологического ф-та. Науч. записки. – 1948. – Т. XXXII. – С. 161–176.
4. Алеев Ю. Г. Экоморфология / Ю. Г. Алеев / К.: Наук. думка, 1986. – 424 с.
5. Апостолов Л. Г. Вредная энтомофауна лесных биогеоценозов юго-востока Украины: автореф. дис. ... на соиск. уч. ст. докт. биол. наук. / Л. Г. Апостолов; Днепропетровский государственный университет. – Харьков, 1970. – 45 с.
6. Арнольди К. В., Арнольди Л. В. О биоценозе как одном из основных понятий экологии, его структуре и объеме / К. В. Арнольди, Л. В. Арнольди // Зоологический журнал. – 1963. – Т. 42, вып. 2. – С. 161–83.
7. Бельгард А. Л. Лесная растительность юго-востока УССР / А. Л. Бельгард / Киев.: Изд-во КГУ, 1950. – 263 с.
8. Бельгард А. Л. Степное лесоведение / А. Л. Бельгард // М.: Лесная промышленность, 1971. – 336 с.
9. Гиляров М. С. Зоологический метод диагностики почв / М. С. Гиляров / М.: Наука, 1965. – 276 с.
10. Демидов А. А. Пространственная агроэкология и рекультивация земель: монография / А. А. Демидов, А. С. Кобец, Ю. И. Грицан, А. В. Жуков / Днепропетровск: Изд-во «Свидлер А. Л.», 2013. – 560 с.
11. Жуков А. В. Пространственная изменчивость твердости педоземов / А. В. Жуков, Г. А. Задорожная // Біологічний вісник МДПУ ім. Б. Хмельницького. – 2013. – № 1 (7). – С. 34–49.
12. Жуков О. В. Экоморфичний аналіз консорцій ґрунтових тварин / О. В. Жуков / Дніпропетровськ: Вид-во «Свідлер А. Л.», 2009. – 239 с.
13. Жуков О. В. Экоморфи Бельгард–Акімова та екологічні матриці / О. В. Жуков // Екологія та ноосферологія. – 2010. – Т. 21, № 3–4. – С. 109–111.

14. Жуков А. В. Педотурбационная активность слепышей (*Spalax microphthalmus*) как фактор пространственной организации пауков (Aranei) / А. В. Жуков, О. Н. Кунах, Е. В. Прокопенко, Т. М. Коновалова // Вісник Дніпропетровського державного аграрного університету. – 2011. – № 2. – С. 28–35.
15. Жуков О. В. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Дощові черв'яки (Lumbricidae): монографія / О. В. Жуков, О. Є. Пахомов, О. М. Кунах / Дніпропетровськ: Вид-во Дніпропетровського національного університету, 2007. – 371 с.
16. Жуков А. В. Пространственное размещение пороев слепышей (*Spalax microphthalmus*) и твердость почвы / А. В. Жуков, О. Н. Кунах, Т. П. Коновалова // Поволжский экологический журнал. – 2013. – № 1. – С. 3–15.
17. Задорожная Г. А. Пространственная организация дерново-литогенных почв на красно-бурых глинах / Г. А. Задорожная, О. Н. Кунах, А. В. Жуков // Проблеми екології та охорони природи техногенного регіону. – 2012. – № 1 (12). – С. 226–237.
18. Кабарь А. Н. Биолого-экологические свойства почвенного покрова ботанического сада Днепропетровского национального университета (становление, развитие, рациональное использование): дис. ... на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. / А. Н. Кабарь; Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара. – Днепропетровск, 2003. – 203 с.
19. Карпачевский Л. О. Экологическое почвоведение / Л. О. Карпачевский / М.: Геос. – 2005. – 336 с.
20. Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных / Д. Н. Кашкаров / Л.: Учпедгиз. – 1945. – 383 с.
21. Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных / Д. Н. Кашкаров / М. Л.: Медгиз. – 1938. – 602 с.
22. Кашкаров Д. Н. Среда и общество (основы синэкологии) / Д. Н. Кашкаров / М.: Медгиз. – 1933. – 244 с.
23. Кирпотин С. Н. Жизненные формы организмов как паттерны организации и пространственные экологические факторы / С. Н. Кирпотин // Журнал общей биологии. – 2005. – Т. 66, № 3. – С. 239–250.
24. Криволицкий Д. А. Жизненные формы и биологическое разнообразие животных / Д. А. Криволицкий // Бюллетень московского о-ва испытателей природы. – 1999. – Т. 104, вып. 5. – С. 61–67.
25. Кунах О. Н. Экологический аспект твердости почвы в пристенной дубраве / О. Н. Кунах, А. А. Балдин // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2011. – Т. 1, вип. 19. – С. 65–74.
26. Кунах О. Н. Пространственное варьирование экоморфической структуры почвенной мезофауны урбазема / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология, химия». – 2013. – Т. 26 (65), № 3. – С. 107–126.
27. Кунах О. Н. Пространственная организация сообщества мезопедобионтов урботехнозема / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Грунтознавство. – 2013. – Т. 14, № 3–4. – С. 76–97.
28. Мірзак О. В. Досвід дослідження ґрунтів великих промислових центрів степової зони України (на прикладі м. Дніпропетровська) / О. В. Мірзак // Грунтознавство. – 2001. – Т. 1, № 1. – С. 87–92.
29. Пахомов А. Е. Пространственная организация экологической ниши почвенной мезофауны урбозема / А. Е. Пахомов, О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2013. – Т. 1, вип. 21 – С. 51–57.
30. Павлинов И. Я. Замечания о биоморфике (экоморфологической систематике) / И. Я. Павлинов // Журнал общей биологии. – 2010. – Т. 71, № 2. – С. 187–192.
31. Покаржевский А. Д. Пространственная экология почвенных животных / А. Д. Покаржевский, К. Б. Гонгальский, А. С. Зайцев, Ф. А. Савин / М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. – 174 с.
32. Тарасов В. В. Флора Дніпропетровської та Запорізької областей. Судинні рослини. Біологоекологічна характеристика видів / В. В. Тарасов / Дніпропетровськ: Вид-во Дніпропетровського національного університету, 2005. – 276 с.
33. Чернов Ю. И. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы / Ю. И. Чернов // Успехи современной биологии. – 1991. – Т. 11, вып. 4. – С. 499–507.
34. Шемавнев В. И. Устойчивое развитие сложных экотехносистем / В. И. Шемавнев, Н. А. Гордиенко, В. И. Дырда, В. А. Забалуев / Москва-Днепропетровск: Новая идеология, 2005. – 355 с.
35. Angermeier P. L. Local vs regional influences on local diversity in stream fish community of Virginia / P. L. Angermeier, M. R. Winston // Ecology. – 1998. – Vol. 79. – P. 911–927.
36. Austen D. J. Importance of the guild concept to fisheries research and management / D. J. Austen, P. B. Bayley, B. W. Menzel // Fisheries. – 1994. – Vol. 19. – P. 12–20.
37. Bernhardt-Romermann M. On the identification of the most suitable traits for plant functional trait analyses / M. Bernhardt-Romermann, C. Romermann, R. Nuske, A. Parth, S. Klotz, W. Schmidt, J. Stadler // Oikos. – 2008. – Vol. 117. – P. 1533–1541.
38. Brind'Amour A. Relationships between species feeding traits and environmental conditions in fish communities: A three-matrix approach / A. Brind'Amour, D. Boisclair, S. Dray and P. Legendre // Ecological Applications. – 2011. – Vol. 21 (2). – P. 363–377.
39. Doledec S. Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method / S. Doledec, D. Chessel, C. J. F. Ter Braak, S. Champely // Environmental and Ecological Statistics. – 1996. – Vol. 3. – P. 143–166.
40. Doledec S. Niche separation in community analysis: a new method / S. Doledec, D. Chessel, C. Gimaret-Carpentier // Ecology. – 2000. – Vol. 81. – P. 2914–2927.
41. Dray S. Matching data sets from two different spatial samples / S. Dray, N. Pettorelli, D. Chessel // Journal of Vegetation Science. – 2002. – Vol. 13. – P. 867–874.
42. 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.

43. Gams H. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Bergiffsklärung und Methodik der Biocoenologie / H. Gams // Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zurich. – 1918. – № 63. – S. 293–493.
44. McGill B. J. Rebuilding community ecology from functional traits / B. J. McGill, B. J. Enquist, E. Weiher, M. Westoby // Trends in Ecology and Evolution. – 2006. – Vol. 21. – P. 178–185.
45. Minden V. Plant-trait environment relationships in salt marshes: deviations from predictions by ecological concepts / V. Minden, S. Andratschke, J. Spalke, H. Timmermann, M. Kleyer // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. – 2012. – Vol. 14. – P. 183–192.
46. Mouillot D. Alternatives to taxonomic-based approaches to assess changes in transitional water communities / D. Mouillot, S. Spatharis, S. Reizopoulou, T. Laugier, L. Sabetta, A. Basset, T. Do Chi // Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems. – 2006. – Vol. 16. – P. 469–482.
47. Olden J. D. A comparison of statistical approaches for modelling fish species distributions / J. D. Olden, D. A. Jackson // Freshwater Biology. – 2002. – Vol. 47. – P. 1976–1995.
48. Pennisi B.V. 3 ways to measure medium EC / B. V. Pennisi, M. van Iersel // GMPro. – 2002. – Vol. 22(1). – P. 46–48.
49. Santoul F. Spatial patterns of the biological traits of freshwater fish communities in south-west France / F. Santoul, J. Cayrou, S. Mastroiello, R. Cereghino // Journal of Fish Biology. – 2005. – Vol. 66. – P. 301–314.
50. R Core Team (2014). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org>.
51. Thuiller W. Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for Leucadendron taxa / W. Thuiller, S. Lavorel, G. Midgley, S. Lavergne, T. Rebelo // Ecology. – 2004. – Vol. 85. – P. 1688–1699.
52. Tonn W. M. Intercontinental l comparison of small-lake fish assemblages: the balance between local and regional processes / W. M. Tonn, J. J. Magnuson, M. Rask, J. Toivonen // The American Naturalist. – 1990. – Vol. 136. – P. 345–375.
53. Zobel M. The relative role of species pools in determining plant species richness: alternative explanation of species coexistence? / M. Zobel // Trends in Ecology and Evolution. – 1997. – Vol. 12. – P. 266–269.

**Кунах О. М., Жуков О. В., Балуц Ю. О. Екоморфичний аспект просторової організації угруповання мезопедобионтів урботехноземи // Екосистеми, їх оптимізація та охорона. Сімферополь: ТНУ, 2014. Вип. 10. С. 159–176.**

У роботі наведені результати вивчення просторового варіювання екоморфичної структури ґрунтової мезофауни техноземи з трав'янистим покривом методами OMI- і RLQ-аналізу. Дослідження проведено 5 червня 2012 року в ботанічному саду Дніпропетровського національного університету імені Олеся Гончара (раніше – парк ім. Ю. Гагаріна). Досліджуваний полігон розташований на схилі балки Красноповстанської (48°25'58.29"С, 35°2'17.89"В). Полігон складається з 15 трансект, спрямованих у перпендикулярному напрямку стосовно тальвегу. Кожна трансекта утворена сімома точками відбору зразків. Дистанція між точками відбору проб становить 2 м. Координати лівого нижнього куту визначені як (0; 0). У межах полігону представлений штучний ґрасленд з окремими деревами. Показано, що біогеоценотична обстановка у місці розташування експериментального полігону є типово лугово-ліською, ксеромезофільною та мега-мезотрофною (45,76 % – сильвантів, 38,99 % – пратантів, 59,32 % – мезотрофів, 38,98 % – мегатрофів, 50,85 % – ксеромезофілів). Дані для дослідження зібрані за допомогою ручного розбирання ґрунтових зразків площею 0,25×25 см по регулярній сітці (7×15 зразків) з відстанню між точками відбору 2 м (результати представлені як L-таблиця), проведено вимірювання температури, електропровідності й твердості ґрунту, потужності підстилки та висоти травостою (R-таблиця). Ґрунтова мезофауна експериментальної ділянки представлена 26 видами з загальною щільністю 93,89 екз./м<sup>2</sup>. В екологічній структурі тваринного населення ґрунту переважають пратанти та степанти, гігрофіли, мезотрофценоморфи, ендегейні топоморфи, сапрофаги. Такі едафічні характеристики, як твердість ґрунту, електропровідність, потужність підстилки а також висота травостою відіграють важливу роль у структуруванні екологічної ніші угруповання мезопедобионтів. Застосування морфологічних та фізіологічних особливостей тварин для оцінки ступеню видових відмінностей може використовуватися для однорідних таксономічних або екологічних груп, які володіють порівняними характеристиками, які також можуть бути інтерпретовані екологічно. Ґрунтова мезофауна характеризується значним таксономічним та екологічним різноманіттям форм, тому морфологічне та фізіологічне порівняння не є можливим. Екологічний зміст характеристик різноманітних груп не буде ідентичним, а тому основа для їх порівняння буде не адекватною. Тому для опису екологічних особливостей ми застосували екоморфичний аналіз ґрунтових тварин. Організація угруповань ґрунтових тварин може бути розглянута на рівні досліджуваної точки, біогеоценозу, на ландшафтному та регіональному рівнях. На основі розподілу видів на ландшафтному рівні їх приналежність до певної екологічної групи в екологічному просторі дозволяє визначити їх екоморфу. Стійке співвідношення екоморф в таких функціональних групах є відображенням їх організаційної структури та екологічного різноманіття. Одержані дані підтверджують цю гіпотезу. Важливо відзначити, що розташування функціональних груп в екологічному просторі, встановлене за допомогою RLQ-аналізу, демонструють регулярні патерни просторової мінливості. Перші дві осі OMI-аналізу описують 91,11 % інерції, що цілком достатньо, для того, щоб описання диференціації екологічних ніш мезофауни на досліджуваному полігоні проводити в просторі перших двох осей. Для середнього значення маргінальності угруповання (OMI=3,68) рівень значимості становить  $p=0,001$ , що свідчить про важливу роль обраних змінних середовища для структурування угруповання ґрунтової мезофауни. У результаті RLQ-аналізу й наступної кластерної процедури виявлені три ключових функціональних групи мезопедобионтів і знайдена роль едафічних факторів у їх просторовому варіюванні. Кожна функціональна група інтерпретована у термінах екоморфичного підходу. Локальні функціональні групи характеризуються екологічними властивостями, які відображають в термінах одного типу екоморф інші, які займають більш високі ієрархічні позиції. Визначення просторової гетерогенності угруповання тварин та детермінація властивостей екологічної ніші ґрунтовими факторами є важливим результатом, але для розуміння природи неоднорідності був застосований просторовий варіант

екоморфичного аналізу за допомогою RLQ-аналізу. У межах відносно однорідного поля була знайдена просторова диференціація угруповання ґрунтових тварин на функціональні групи. Реальність їх існування доведена не тільки статистично, але й, що особливо важливо, змістовною інтерпретацією екоморфичних маркерів взаємозв'язків в групах та індикаторів екологічних властивостей ґрунту як середовища існування. Варіювання властивостей середовища у межах мікросайтів веде до перебудови екологічної структури угруповання ґрунтових тварин. Гетерогенність ґрунтового тіла та рослинна мозаїка формують патерни просторової організації ґрунтових тварин.

*Ключові слова:* ґрунтова мезофауна, екологічна ніша, просторова екологія, екоморфи.

**Kunah O. N., Zhukov A. V., Baljuk Ju. A. The ecomorphic aspect of the spatial organization of the urbanozem mesopedobionts** // Optimization and Protection of Ecosystems. Simferopol: TNU, 2014. Iss. 10. P. 159–176.

The results of studying of the spatial organization of soil mesofauna of the urbanozem of the grassland within artificial forest planting have been processed by OMI- and RLQ-analysis methods. Researches are spent to June, 5st, 2012 in Oles Gonchar University botanic garden (earlier – territory of park of J. Gagarin, Dnepropetrovsk). The studied plot is situated on the Krasnopostachekaya balka valley slope (48°25'58.29"C, 35°2'17.89"B). The plot consists of 15 transects directed in a perpendicular manner in relation to the talveg. Each transect is made of seven sample points. The distance between points is 2 m. The coordinates of lower left point have been taken as (0; 0). The plot represents artificial grassland with single tree. The vegetation has typically partum-forest mega-mesotrophic xeromesophilic character (45,76 % – silvants, 38,99 % – pratants; 59,32 % – mesotrophes, 38,98 % – megatrophes; 50,85 % – xeromesophiles). In each point the soil mesofauna was studied (data presented as *L*-table); temperature, electrical conductivity and soil penetration resistance, and herbage height were measured (data presented as *R*-table). Soil-zoological test area had a size of 25×25 cm. The soil mesofauna gave been found as being presented by 26 species and with total abundance 93,89 ind./m<sup>2</sup>. In ecological structure of the soil animal community have been found such groups dominant as saprohages, pratants and stepants, gygrophiles, mesotrophocoenomorphes, endogeic topomorphes. The measured edafic characteristics have been shown to play an important role in structurization of an ecological niche of mesopedobionts community. The usage of morphological or physiological features of animals for an estimation of degree of specific distinctions is applicable for homogeneous taxonomic or ecological groups possessing comparable characteristics which also can be interpreted ecologically. The soil mesofauna is characterized by high taxonomic and ecological diversity of forms and comparing which by morphological or physiological criteria it is rather inconvenient. Ecological sense of characteristics in different groups will be not identical, and the basis for their comparison will be inadequate. Therefore we apply to the description of ecological features ecomorphic analysis of soil animals. The organization of communities of soil animals may be considered at levels of an investigated point, a biogeocenosis, a landscape and regional level. Actually, on the basis of landscape-ecological distribution of species in ecological space their accessory to ecological groups – an ecomorphes is established. The regular ratio an ecomorphes in these functional groups will be reflexion of their organizational structure and an ecological diversity. The obtained data testifies to justice of the come out assumption. It is important to notice that fact that the functional groups allocated in ecological space by means of the RLQ-analysis, show regular patterns of spatial variability. The first two axes of the OMI-analysis describe 91,11 % of inertia that is quite enough to describe of differentiation of ecological niches of mesofauna on studied area in space of first two axes. For average marginality value (OMI=3,68) the significance level  $p=0,001$  that testifies to the important role of the chosen variables of environment for structurization of community of soil mesofauna. As a result of the RLQ-analysis and the subsequent cluster procedures are revealed three key functional mesopedobionts groups and role of the edafic factors in their spatial variation. Local functional groups are characterized by ecological characteristics which reflect in terms one ecomorphes of property of others, occupying higher hierarchical position. Ascertainning of spatial heterogeneity of the animal community and determinancy of properties of an ecological niche by soil factors is important result however for understanding of the nature of heterogeneity the spatial variant of ecomorphic the analysis with RLQ-analysis application has been processed. Within comparatively uniform field the spatial differentiation of the animal community on functional groups has been found. The reality of their existence proves to be true not only statistically, but that is especially important, substantial interpretation of ecomorphic markers of groups interrelation and indicators of ecological properties of soil as inhabitancies. The variation of environmental properties within microsities leads to rearrangement of ecological frame of the soil animal community. Heterogeneity of a soil body and vegetation mosaic form patterns of the spatial organization of the soil animal.

*Key words:* soil mesofauna, ecological niche, spatial ecology, ecomorphes.

*Поступила в редакцію 15.02.2014 г.*