
SOIL ZOOLOGY



O. N. Kunah¹

Cand. Sci. (Biol.), Assos. Pof.

A. V. Zhukov²

Dr. Sci. (Biol.), Professor

Ju. A. Baljuk¹

UDK 595.142.3

¹ Oles Gonchar Dnipropetrovsk National University,
Dnipropetrovsk, Ukraine

² Dnipropetrovsk State Agrarian University,
Dnipropetrovsk, Ukraine,

e-mail: Zhukov_dnepr@rambler.ru

THE SPATIAL ORGANIZATION OF THE URBANOZEM MESOPEDOBI-ONTS

Abstract. The results of studying of the spatial organization of soil mesofauna of the ur-banozem of the grassland within artificial forest planting have been processed by OMI- and RLQ-analysis methods. Researches are spent to June, 1st, 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 talveg (48°25'58.68"C, 35°2'20.44"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. The vegetation has typically pratum mesotrophic xeromesophilic character (43.24 % – pratantss, 81.08 % – mesotrophes, 64.86 % – 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 21 species and with total abundance 119.31 ind./m². 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

© O. N. Kunah, A. V. Zhukov, Ju. A. Baljuk, 2013

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. 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 organisation of the soil animal.

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

УДК 595.142.3

О. М. Кунах¹

канд. біол. наук, доц.

О. В. Жуков²

д-р біол. наук, проф.

Ю. О. Балюк¹

¹ Дніпропетровський національний університет
ім. О. Гончара, м. Дніпропетровськ, Україна

² Дніпропетровський державний аграрний
університет, м. Дніпропетровськ, Україна,

e-mail: Zhukov_dnepr@rambler.ru

ПРОСТОРОВА ОРГАНІЗАЦІЯ УГРУПОВАННЯ МЕЗОПЕДОБІОНТІВ УРБОТЕХНОЗЕМУ

У роботі наведені результати вивчення просторового варіювання екоморфічної структури ґрунтової мезофауни технозему з трав'янистим покривом методами ОМІ- і RLQ-аналізу. Показано, що біогеоценотична обстановка у місці розташування експериментального полігону є типово луговою, ксеромезофільною та мезотрофною. 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 вимір температури, електропровідності й твердості ґрунту, потужності підстилки та висоти травостою (R-таблиця). Ґрунтова мезофауна експериментальної ділянки представлена 21 видом з загальною щільністю 119,31 экз./м². В екологічній структурі тваринного населення ґрунту переважають пратанти та степанти, гігрофіли, мезотрофоценоморфи, ендегейні топоморфи, сапрофаги. Такі едафічні характеристики, як твердість ґрунту, електропровідність, потужність підстилки, а також висота травостою відіграють важливу роль у структуруванні екологічної ніші угруповання мезопедобіонтів. Перші дві осі ОМІ-аналізу описують 88,47 % інерції, що цілком достатньо для того, щоб опис диференціації екологічних ніш мезофауни на досліджуваному полігоні проводити в просторі перших двох осей. Для середнього значення маргінальності угруповання (ОМІ = 3,12) 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 виявлено чотири ключових функціональних групи мезопедобіонтів і знайдено роль едафічних факторів у їх просторовому варіюванні. Кожна функціональна група інтерпретована у термінах екоморфічного підходу.

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

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВА МЕЗОПЕДО-БИОНТОВ УРБОТЕХНОЗЕМА

В работе приведены результаты изучения пространственного варьирования экоморфической структуры почвенной мезофауны технозема с травянистым покровом методами ОМІ- и RLQ-анализа. Показано, что биогеоэценотическая обстановка в месте расположения экспериментального полигона имеет типично луговой 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 21 видом с общей плотностью 119,31 экз./м². В экологической структуре животного населения почвы преобладают пратанты и степанты, гигрофилы, мезотрофоценоморфы, эндогейные 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 88,47 % 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 = 3,12) 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 четыре 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

А. Л. Бельгард (1950) отмечает, что основой анализа экологической структуры сообществ живых организмов является жизненная форма. Эту же позицию занимают К. В. Арнольди, Л. В. Арнольди (1963), Ю. И. Чернов (1991) и С. Н. Кирпотин (2005), которые рассматривают экоморфы как базовые элементы структурной организации экосистем.

Под анализом структуры понимается выявление взаимосвязей живых организмов и среды, а также установление степени приспособления отдельных частей сообщества к наиболее важным элементам биогеоэценоза. Приспособления видов к биоэценозу в целом и к каждому из структурных элементов экотопа в отдельности (климатопопу, гелиотопу, термотопу и т. д.) называются экоморфами (Бельгард, 1950).

Разнообразие биоморф (экоморф), или жизненных форм является важной компонентой биологического разнообразия (Павлинов, 2010). Как считают Д. Н. Кашкаров (1938), Ю. Г. Алеев (1986) и И. Я. Павлинов (2010), 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

(1950), 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.

В 1948 г. М. П. Акимов опубликовал свою работу «Биоценотическая рабочая система жизненных форм – биоморф» (Акимов, 1948), 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 её добывания и, наконец, в отношении размеров его тела, которые в значительной мере определяют место, занимаемое видом в цепях и цикле питания (Акимов, 1948). В системе биоморф животных выделяются топоморфы, хемоморфы (для гидробионтов), климаморфы (для аэробиионтов) и трофоморфы (Акимов, 1954).

Как отмечает Д. А. Криволицкий (1999), 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» (1986) Ю. Г. Алеев отмечает, применительно к животным термин и понятие жизненной формы впервые употребил ботаник Х. Гамс (Gams, 1918). 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. Фридерикс (Friederichs, 1930) и Д. Н. Кашкаров (1933, 1938, 1945). Согласно К. Фридериксу (Friederichs, 1930) 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 (1933) 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 лазающего животного и т.д.». Д. Н. Кашкаров (1938) 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.

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 (Бельгард, 1971). Именно это обстоятельство определяет масштабный уровень экоморф растений (Бельград, 1950) и животных (Акимов, 1954; Апостолов, 1970; Жуков, 2007, 2009). 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 (Жуков, 2007, 2009).

Для лесного сообщества в степи главными внешними ординатами, которые задают экоморфическую организацию, являются режим влажности и минерализации эдафотопы (Бельгард, 1971). 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 её 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.

Для почвенных животных можно выделить следующие экоморфы: ценоморфы, трофоморфы, трофоченоморфы, топоморфы, гигроморфы (Жуков, 2007, 2009). В условиях конкретного сообщества вариабельность 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 (Кунах, 2013). Почвенная мезофауна представлена высоким таксономическим и экологическим разнообразием форм, сравнивать которые по морфологическим или физиологическим критериям весьма затруднительно. Экологическое насыщение характеристик в разных группах будет не одинаковым, а базис для их сравнения будет неравнозначным. Поэтому для описания экологических особенностей мы применяем экоморфический анализ почвенных животных (Жуков, 2009)

А. Д. Покаржевский и соавт. (2007) рассматривают организацию сообществ почвенных животных на уровнях исследуемой точки, биогеоценоза, ландшафта и регионального 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) (Жуков, 2010; Кунах, 2013). 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 (Кунах, 2013). Важно отметить тот факт, что функциональные группы, выделенные в экологическом пространстве посредством RLQ-анализа, демонстрируют регулярные паттерны пространственной изменчивости. Локальные функциональные группы характеризуются экологически-

ми 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 (Кунах, 2013). 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 (1950). 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 гипотетической 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 (Brind'Amour et al., 2011). Различия композиции видов в сообществе и варибельность реакции на условия окружающей среды являются ключевым препятствием для разработки модели местообитаний, которая могла бы быть применена к различным видам в различных экосистемах (Olden, Jackson, 2002). Функциональная классификация животных, в которой виды, характеризующиеся общностью экологических особенностей, объединяются вместе, представляет альтернативу индивидуальным моделям вид-окружающая среда и может обойти указанное препятствие (McGill et al., 2006; Brind'Amour et al., 2011). 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 (Austen et al., 1994). 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 экосистемами (Brind'Amour et al., 2011; Mouillot, 2006). Гипотеза фильтрации местообитаний предполагает, что виды, имеющие подобные экологические потребности, формируют функциональные группы, которые занимают подобные местообитания (Топп et al., 1990; Zobel, 1997). Объединение видов по таким признакам, как морфология или поведение, является одним из способов упростить изучение разнообразных в видовом отношении сообществ (Angermeier, Winston, 1998).

Целью работы является изучить пространственную организацию экоморфического разнообразия почвенной мезофауны 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 1 июня 2012 г. в ботаническом саду ДНУ имени Олеся Гончара (ранее – территория парка им. Ю. Гагарина, г. Днепропетровск). Исследуемый полигон № 7 находится в тальвеге отрога балки Красноповстанческой

(48°25'58.68"С, 35°2'20.44"В). Естественный тальвег засыпан 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) (Мирзак, 2001).

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 (2003) почвы исследуемого участка относит к ряду техногенных почв, типу – техноземов, подтипу – техноземов черноземных, роду – гумуссированных, литографической серии – гетерогенных, виду – слабогумусных, среднемощных, разновидности – средне-суглинистых.

Описание свойств почв экспериментального участка приведено по работе А. Н. Кабаря (2003). Мощность всего профиля почвы составляет 20–40 см. Поверхностный слой ($U_{h_0 10-20 \text{ см}}$) имеет рыжевато-палевую окраску, комковато-глыбистую структуру, легкосуглинистый, суховатый. Ниже располагается убро-горизонт (U) мощностью от 10 до 40 см, палево-желтой окраски с развитой мозаичностью за счет окраски включений антропогенного характера (щебень, битый кирпич, куски породы). Почва бесструктурная, пылевато-глыбистая, сменяющаяся в нижней части цементированным конгломератом. Весь слой пронизан выцветами карбонатов. Вскипание от 10 % HCl во всем профиле почвы, в направлении к породе усиливается. Данный почво-грунт слабогумуссирован (<0,3 % гумуса), содержание гумуса варьирует в профиле почвы от 2,85 % до 1,66 %. Реакция pH водной вытяжки грунта щелочная (pH = 8,5–8,84), содержание сухого остатка варьирует от 0,064 % до 0,191 %. В составе катионов водной вытяжки доминируют кальций и магний, в составе анионов – сульфаты и карбонаты. Засоление отсутствует. Сумма обменных оснований варьирует от 26,49 мг-экв./100 г почвы до 43,01 мг-экв./100 г почвы. Обменный кальций составляет 88,9–95,14 % от суммы обменных оснований, магний – 9,32–3,44 % от суммы, натрий – 1,77–1,42 %. Эти почвогрунты очень слабо обеспечены подвижными формами нитратов (0,5–0,4 мг/100 г почвы), фосфатами – низкообеспечены (9,7–10,1 мг/100 г почвы) и очень высоко – подвижным калием (35,4–31,3 мг/100 г почвы). Гранулометрический состав – легкий суглинок быстро сменяющийся средним суглинком (содержание физического песка – 62,15–76,07 %, физической глины – 23,91–37,82 %. Гигроскопичность почвы варьирует от 2,04 % до 2,25 %, максимальная гигроскопичность – от 4,69 % до 5,31 %, полевая влажность почвы – 5,04 %–9,26 %. Объемная масса этих почв свидетельствует об их значительной уплотненности (1,74–2,11 г/см³), как и плотность твердой фазы почвы (2,76–2,80 г/см³). Порозность варьирует за счет включений от 58,62 % до 32,70 % с увеличением глубины.

Микрорельеф – выровненная горизонтальная площадка. 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. В травостое обильный клевер ползучий (*Amoria repens* (L.) C. Presl), пастушья сумка обыкновенная (*Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik.), лютик ползучий (*Ranunculus repens* L.), подорожник средний (*Plantago media* L.). Растительность имеет луговой облик (43,24 % видов относятся к луговой экоморфе), присутствуют рудеранты и степанты (29,73 и 24,32 % соответственно). Фитоиндикационное оценивание позволяет трофотоп изучаемого полигона оценить как мезотрофный, так как 81,08 % видов растений относятся к мезотрофам. Гигротоп в целом имеет ксеромезофильный характер (64,86 %

видов – ксеромезофилы) с тенденцией к мезоксерофильным условиям (34,48 % – мезоксерофилы).

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 пенетрометра Eijkelkamp на глубину до 50 см с интервалом 5 см. Средняя погрешность результатов измерений прибора составляет ±8 %. Измерения производились конусом с размером поперечного сечения 2 см². 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 дС/м = 155 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°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 приведена по А. Л. Бельгарду (1950) и В. В. Тарасову (2005), *Q*-таблица представлена экоморфами почвенных животных (Жуков, 2007, 2009).

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 (Brind'Amour et al., 2011; Santoul et al., 2005; Thuiller et al., 2001). Анализ RLQ позволяет соотнести экологические особенности видов с условиями окружающей среды (Doledec et al., 1996; 2000). 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) (Doledec et al., 1996; Dray et al., 2002). *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* (Minden et al., 2012). 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 (Thuiller et al., 2004). RLQ-анализ объединяет три отдельных ординационных решения с максимизацией ковариации между особенностями видов и свойствами окружающей среды посредством анализа коинерции (Bernhardt-Romermann et al., 2008). Далее, иерархический кластерный анализ весов видов по двум осям RLQ по методу Варда дает функциональные группы (Minden et al., 2012). Кластеры показы-

вают распределение видов в пространстве особенности видов – экологическое пространство (Minden et al., 2012).

Статистические процедуры RLQ- и OMI-анализов выполнены с помощью пакета *ade4* для оболочки R (The R Foundation..., 2010). Значимость RLQ оценена с помощью процедуры *randtest.rlq*. Сущность и особенности OMI-анализа обсуждается в работе А. Е. Пахомова и соавт. (2013).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристика таксономического и экологического разнообразия сообщества мезопедобионтов изучаемого полигона представлена в табл. 1.

Плотность почвенной мезофауны изученного полигона составляет 119,31 экз./м². Дождевые черви являются многочисленной и разнообразной группой сапрофагов в пределах полигона и представлены 4 видами. Доминантом является собственно-почвенный верхнеярусный *Aporrectodea c. trapezoides* (Duges, 1828). Его численность составляет 83,35 экз./м². Собственно-почвенные дождевые черви представлены также *A. r. rosea* (Savigny, 1826) и *Octolasion lacteum* (Oerley, 1885), а почвенно-подстилочные – *Lumbricus rubellus* Hoffmeister, 1843. Эпибионтные дождевые черви отсутствуют ввиду полного отсутствия 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 палюданты 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 гигрофильно-лугового *Aporrectodea c. trapezoides* (Duges, 1828).

Помимо дождевых червей к трофической группе сапрофагов принадлежат малощетиноковые черви *Enchytraeidae*, численность которых очень незначительна (0,3 экз./м²), а также малочисленные эпигейные кивсяки *Megaphyllum rossicum* (Timotheew, 1897) (0,3 экз./м²).

Хищные губоногие многоножки представлены землянкой *Geophilus proximus* C.L.Koch 1847 (2,44 экз./м²), которые для своего перемещения используют систему почвенных нор и трещин. Хищники также представлены кангаридами *Cantharis rustica* Fallen 1807, личинками жуужелиц *Carabidae* и пауками.

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

Основу ценоморфической структуры мезофауны составляют пратанты (73,4 % по обилию), значительно меньше степантов (24,0 %) и палюдантов (2,0 %), редки встречи сильвантов (0,7 %) (рис. 1). Таким образом, ценоморфический облик животного населения изучаемого полигона можно охарактеризовать как луговой со степными элементами. Ценоморфическая структура животного населения почвы находится в соответствии с ценоморфической структурой растительного покрова.

Среди гигроморф преобладают гигрофилы (73,5 %), значительно меньше мезофилов (13,7 %) и ксерофилов (10,9 %). 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 урботехнозема.

Таблица 1

Видовой состав и обилие почвенной мезофауны участка № 7

Класс	Семейство	Вид	Цено-морфа	Гигро-морфа	Центрогро-морфа	Топо-морфа	Трофо-морфы	Плотность, экз./м ²	
Oligochaeta	Enchytraeidae	<i>Enchytraeidae</i> sp. sp.	Pr	Hg	MsTr	End	SF	0,30	
		<i>Aporrectodea caliginosa trapezoides</i> (Duges, 1828)	Pr	Hg	MsTr	End	SF	83,35	
		<i>A. rosea rosea</i> (Savigny, 1826)	St	Ms	MgTr	End	SF	9,30	
	Lumbricidae	<i>Lumbricus rubellus</i> Hoffmeister, 1843	Pal	UHg	MsTr	Ep	SF	2,13	
		<i>Octolasion lacteum</i> (Oerley, 1885)	Sil	Ms	MsTr	End	SF	0,30	
Tum Arthropoda									
Arachnida	Aranei	<i>Aranea</i> spp.	St	Ks	MsTr	Ep	ZF	0,15	
Chilopoda	Geophilidae	<i>Geophilus proximus</i> C.L.Koch, 1847	St	Ms	MsTr	Aneс	ZF	3,20	
Diplopoda	Julidae	<i>Megaphyllum rossicum</i> (Timotheew, 1897)	St	Ms	MsTr	Ep	SF	0,30	
Insecta	Cantharididae	<i>Cantharis (Cantharis) rustica</i> Fallen 1807	St	Ks	OITr	Ep	ZF	5,94	
		<i>Amara (Amara) aenea</i> (De Geer 1774)	St	Ks	OITr	Ep	FF	1,83	
		Bembidion sp.	Pal	Hg	MsTr	Ep	ZF	0,15	
		Carabidae (larv.)	St	Ks	OITr	Ep	ZF	1,68	
		<i>Harpalus (Harpalus) affinis</i> (Schrank 1781)	Pr	Hg	OITr	Ep	FF	0,30	
		<i>Ophonus (Hesperophonus) azureus</i> (Fabricius 1775)	St	Ks	MgTr	Ep	FF	0,91	
		<i>Platyderus (Platyderus) rufus</i> (Duftschmid 1812)	Sil	Ms	MgTr	Ep	ZF	0,46	
		<i>Dorcasion fulvum fulvum</i> (Scopoli, 1763)	St	Ks	MsTr	End	FF	1,83	
		Curculionidae sp. sp.	St	Ks	MsTr	End	FF	0,15	
		Noctuidae	<i>Lepidoptera</i> spp. (larv.)	St	Ms	MsTr	End	FF	0,30
		Scarabaeidae	<i>Amphimallon solstitiale</i> (Linnaeus 1758) <i>Melolontha melolontha</i> (Linnaeus 1758)	St	Ms	MsTr	End	FF	0,91
				St	Ms	MsTr	End	FF	0,61
Tum Mollusca									
Gastropoda	Cochlicopidae	<i>Cochlicopa lubrica</i> (Mull.)	St	Ks	MgTr	Ep	FF	0,30	

Примечания: St – степанты; Pr – пратанты; Pal – паллодранты; Sil – сильванты; Ks – ксерофилы; Ms – мезофилы; Hg – гигрофилы; UHg – ультргигрофилы; MsTr – мезотрофоценоморфы; MgTr – мезотрофоценоморфы; UMgTr – ультрамегатрофоценоморфы. Топоморфы: End – эндогейные; Ep – эпигейные; Aneс – норники. Трофоморфы: SF – сапрофаги; FF – фитофаги; ZF – зоофаги.

В сообществе доминируют мезотрофоценоморфы (81,9 %), что повторяет трофоморфическую структуру растительности. В структуре топоморф очевидным является преобладание эндогейных форм (84,8 %). Существенно меньше эпигейных форм (12,4 %) и норников (2,8 %). В трофической структуре безусловными доминантами являются сапрофаги (83,6 %). Доля зоофагов составляет 10,1 %, а фитофагов – 6,2 %.

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

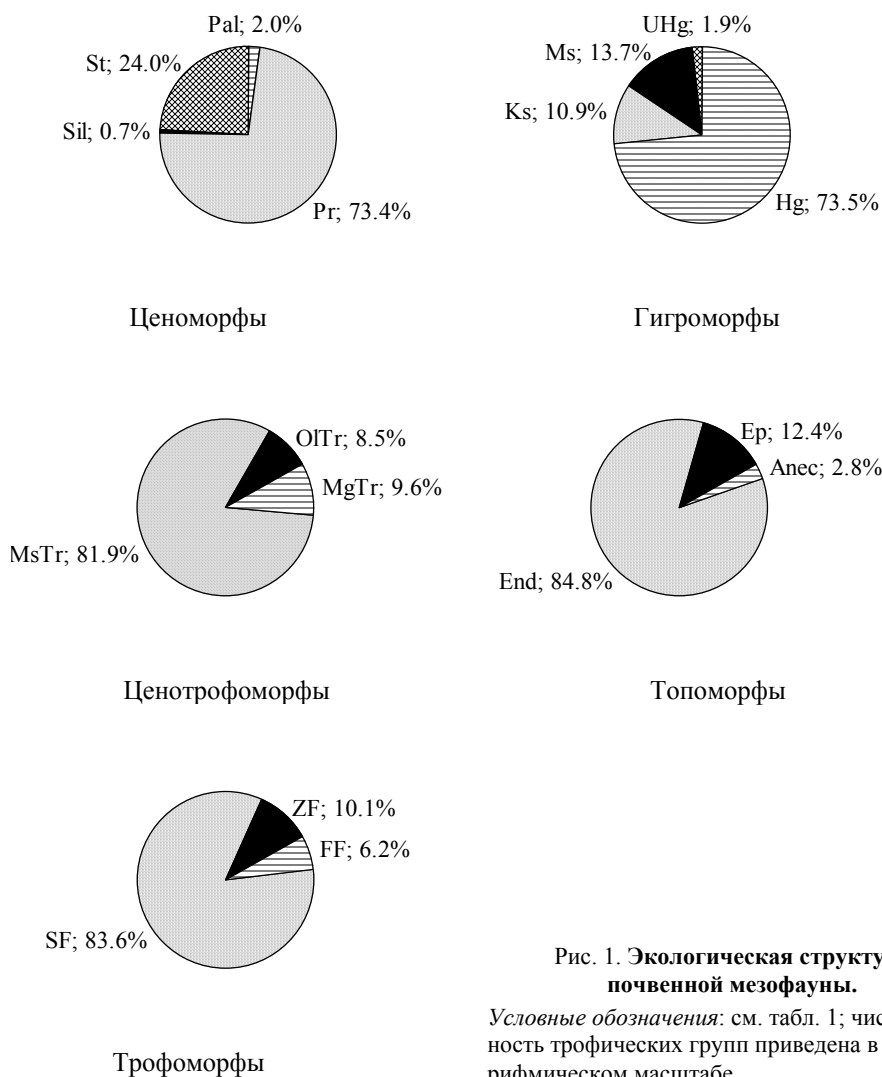


Рис. 1. Экологическая структура почвенной мезофауны.

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

Для твердости почвы в изучаемом участке характерно резкое увеличение с ростом глубины. В верхнем почвенном слое твердость в среднем составляет 2,81 МПа, а в нижнем – 7,90 МПа. Таким образом, средние значения твердости почвы в пределах изучаемого полигона невелики и значительно превышают критические уровни для роста корневых систем растений (3–3,5 МПа) (Медведев, 2008) уже начиная с верхних почвенных слоев. Это позволяет предположить высокое структурирующее влияние пространственной вариабельности твердости почвы на организацию почвенного животного населения. Установлено, что коэффициент вариации твердости наибольший в почвенных слоях 15–20 и 20–25 см (51,89 и 51,49 % соответственно). В верх-

них почвенных слоях этот показатель меньше (39,69 и 41,21 % в слоях 0–5 и 5–10 см соответственно). Также при увеличении глубины коэффициент вариации твердости сильно уменьшается. 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.

Таблица 2

Детерминанты экологического пространства почвенной мезофауны

Параметры среды	Среднее	Доверительный интервал		CV, %	RLQ ось 1	RLQ ось 2
		– 95 %	+ 95 %			
<i>Твердость почвы на глубине, МПа</i>						
0–5 см	2,81	2,59	3,02	39,69	0,03	–0,80
5–10 см	3,00	2,77	3,24	41,21	0,05	–0,86
10–15 см	3,54	3,22	3,87	47,52	0,17	–0,92
15–20 см	4,24	3,82	4,67	51,89	0,35	–0,93
20–25 см	4,86	4,38	5,34	51,49	0,46	–0,90
25–30 см	5,52	5,02	6,03	47,56	0,54	–0,86
30–35 см	6,44	5,93	6,95	40,96	0,70	–0,77
35–40 см	7,19	6,72	7,66	33,69	0,86	–0,62
40–45 см	7,25	6,87	7,62	26,79	0,86	–0,48
45–50 см	7,90	7,53	8,28	24,63	0,88	–0,37
<i>Физические свойства и высота травостоя</i>						
Электропроводность, дСм/см	0,50	0,48	0,52	19,41	–0,53	0,03
Температура слоя почвы 5–7 см, °С, 01.06.2011	22,42	21,94	22,90	11,18	0,68	–0,22
– 30.08.2013	27,82	27,44	28,20	7,03	0,53	–0,21
Высота травостоя, см	12,01	10,99	13,03	44,19	–0,52	0,13

Электропроводность почвы в среднем составляет 0,50 дСм/см и характеризуется коэффициентом вариации 19,41 %. 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 22,42°С при коэффициенте вариации 7,03 %. Коэффициент корреляции между температурой почвы 1 июня 2011 года и 30 августа 2013 года составил 0,59 ($p = 0,00$), 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 – $r = 0,24$, $p = 0,00$. Частный тест Мантеля с матрицей географических расстояний как контролирующей переменной равен $r = 0,11$, $p = 0,01$. 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.

Растительной подстилки в пределах участка практически нет. Коэффициент вариации для высоты травостоя составляет 44,19 % при среднем уровне этого показателя 12,01 см.

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

Таблица 3

Анализ маргинальности видов сообщества мезофауны

Виды	Сокращение	Инерция	ОМІ	Tol	Rtol	<i>omi</i>	<i>tol</i>	<i>rtol</i>	<i>p</i> -уровень
<i>A. r. rosea</i>	A_rosea	10,62	4,23	0,91	5,48	39,90	8,60	51,60	0,01
<i>Amara aenea</i>	A_aenea	8,59	2,11	1,21	5,27	24,60	14,10	61,30	0,05
<i>A. solstitialis</i>	A_solstitialis	15,92	1,17	4,92	9,84	7,30	30,90	61,80	0,00
<i>A. c. trapezoides</i>	A_caliginosa	21,99	6,22	8,88	6,89	28,30	40,40	31,30	0,00
<i>C. rustica</i>	C_rustica	8,11	1,19	1,23	5,70	14,60	15,20	70,20	0,05
Carabidae	Carabidae	19,93	1,91	4,20	13,82	9,60	21,10	69,30	0,15
<i>C. lubrica</i>	C_lubrica	8,28	2,55	1,46	4,27	30,80	17,60	51,60	0,40
Curculionidae	Curculionidae	20,17	1,73	4,27	14,17	8,60	21,20	70,20	0,18
<i>D. fulvum</i>	D_fulvum	19,69	3,77	8,85	7,07	19,10	44,90	35,90	0,13
Enchytraeidae	Enchytraeidae	8,21	3,01	0,45	4,75	36,70	5,50	57,90	0,15
<i>G. proximus</i>	G_proximus	12,13	2,39	3,81	5,93	19,70	31,40	48,90	0,03
<i>Harpalus affinis</i>	H_affinis	11,40	5,09	3,65	2,67	44,60	32,00	23,40	0,10
Lepidoptera	Lepidoptera	18,41	1,26	0,95	16,20	6,80	5,20	88,00	0,45
<i>L. rubellus</i>	L_rubellus	23,51	6,22	5,99	11,30	26,40	25,50	48,10	0,00
<i>M. melolontha</i>	M_melolontha	11,60	1,04	3,70	6,86	9,00	31,90	59,20	0,05
<i>Ophonus azureus</i>	O_azureus	13,20	6,04	0,43	6,73	45,80	3,20	51,00	0,03
	ОМІ	–	3,12	–	–	–	–	–	0,00

Условные обозначения: 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.

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 1,88. Первая ось, полученная в результате ОМІ-анализа, описывает 77,33 %, а вторая – 11,13 % инерции. Таким образом, первые две оси описывают 88,47 % 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 = 3,12) 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 9 видов из 16, 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 *O. azureus*, *A. r. rosea*, *Enchytraeidae sp. sp.* 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 *D. fulvum*, *A. trapezoides*, *H. affinis* и *M. melolontha*. Остаточная толерантность достаточно велика для всех видов, что позволяет предполагать значительную роль в структурировании сообщества почвенной мезофауны факторов нейтральной природы.

Конфигурация экологических ниш представлена на рисунке 2.

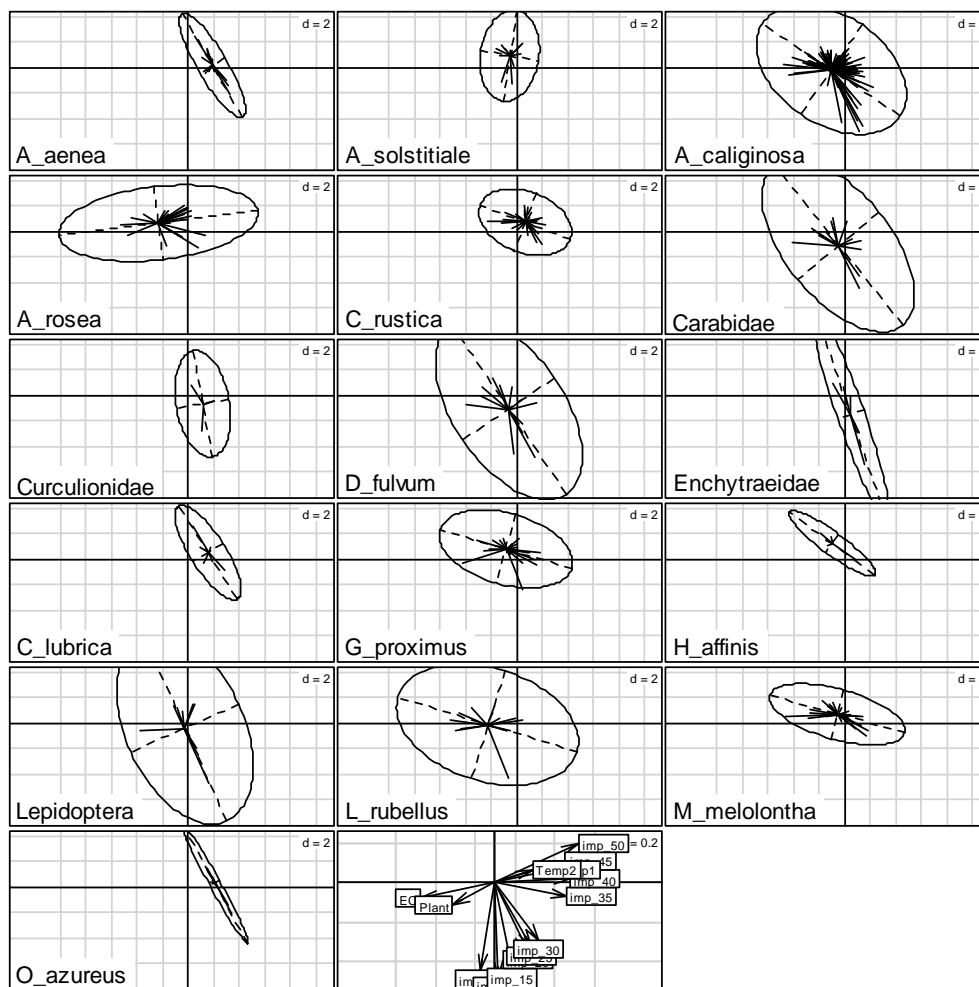


Рис. 2. Экологические ниши видов почвенной мезофауны

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

Анализ данных, приведенных на рисунке 2 свидетельствует о том, что ключевым аспектом структурирования экологической ниши почвенных животных является противоположная динамика твердости почвы в слоях 35–40, ..., 45–50 см и температуры почвы с одной стороны и электропроводностью почвы и высотой травостоя – с другой (ось 1). Также важную роль играет твердость почвы на глубинах 0–5, ..., 30–35 см (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. Не исключено, что варьирование свойств почвы, которое описывается осью 2, может быть связано с активностью почвенных животных, т.е. в результате их педотурбационной деятельности твердость почвы может снижаться.

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

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).

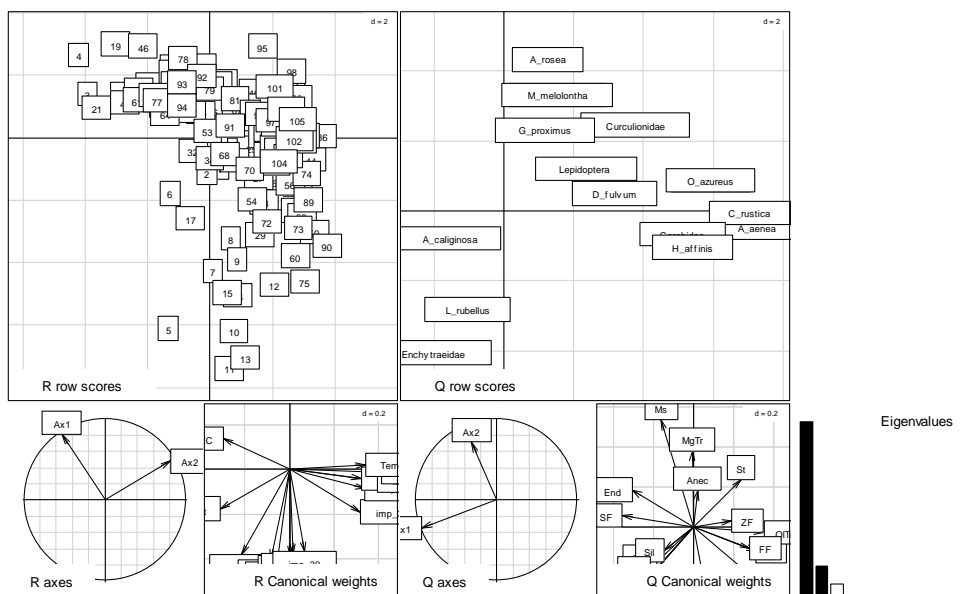


Рис. 3. Результаты анализа RLQ

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 увеличение роли твердости почвы с глубиной (табл. 1). Достоверные коэффициенты корреляции RLQ-оси 1 со значениями твердости почвы наблюдаются, начиная с глубины 20–25 см. Наибольшее структурирующее значение имеет твердость на глубине 35–40, 40–45 и 45–50 см. Эта ось негативно коррелирует с высотой травостоя и электропроводностью, а позитивно – с температурой верхнего почвенного слоя. Интерпретация этой оси достаточно очевидна. Повышенная твердость технозема приводит к уменьшению высоты растительности и как следствие – увеличению температуры почвы.

Ось 2 характеризуется достоверной негативной корреляцией с твердостью во всех почвенных слоях, но в наибольшей степени коррелирует с твердостью почвы в почвенных слоях 15–20 – 30–35 см. Эта ось не имеет достоверной корреляции с электропроводностью почвы, но достоверно коррелирует с температурой почвы и высотой травостоя. Как высказывалось ранее, такая вариабельность эдафических характеристик может быть результатом, а не причиной, деятельности почвенных животных.

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, С и D (рис. 4).

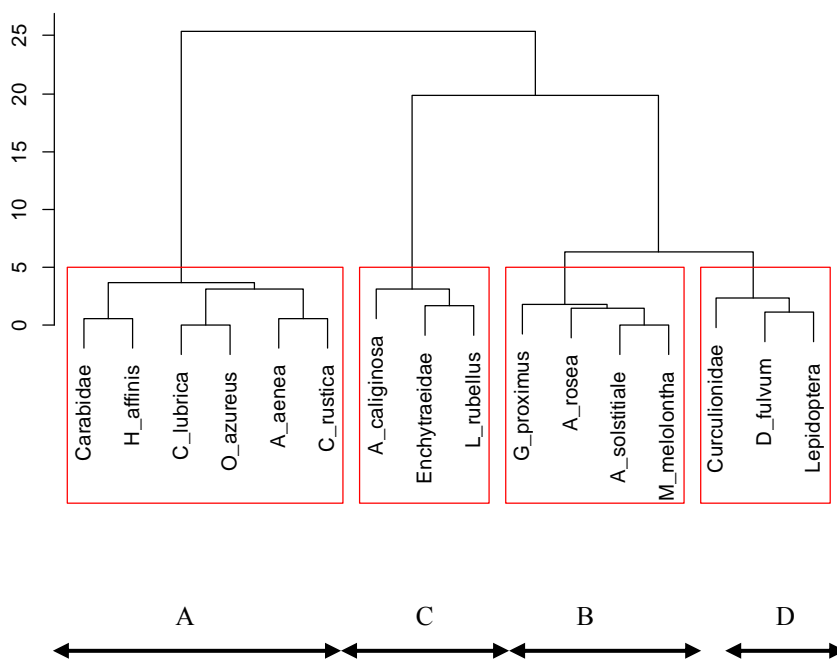


Рис. 4. Кластерный анализ структуры животного населения мезопедобиионтов

Расположение этих функциональных групп в пространстве RLQ осей представлено на рис. 5.

Функциональная группа А включает ксерофильных эпигейных фитофагов и зоофагов. Очевидно, что высокая твердость почвы на относительно больших глубинах не сказывается на животных, обитающих на поверхности почвы. Низкая высота травостоя и повышенная температура почвы приводит к конкурентному преимуществу ксерофильных форм.

Функциональная группа В включает мезофильных эндогеяных и норных форм. Животные, которые относятся к указанным экологическим группам, способны осуществлять активную педотурбационную деятельность, с которой, вероятно, связана RLQ-ось 2. Именно с высокими значениями этой оси связана группа В.

Характерной особенностью функциональной группы D является в целом степной облик её представителей. Она занимает промежуточное положение между группами А и В. Таким образом, участки с повышенной твердостью почвы из-за близкого к поверхности почвы залегания строительного мусора благоприятны в большей степени для степных почвенных животных. Большая мощность гумусированного суглинка создает более благоприятные водно-физические свойства технозема, в которых в большей степени развиваются нестепные ценоморфы (пратанты, палуданты и сильванты). В пространстве RLQ-осей нестепные ценоморфы расположены весьма компактно и объединяют виды, входящие в функциональную группу С. Наряду с высоким разнообразием ценоморфической структуры, эта функциональная группа отличается своей гигрофильностью и мезотрофоценоморфичностью.

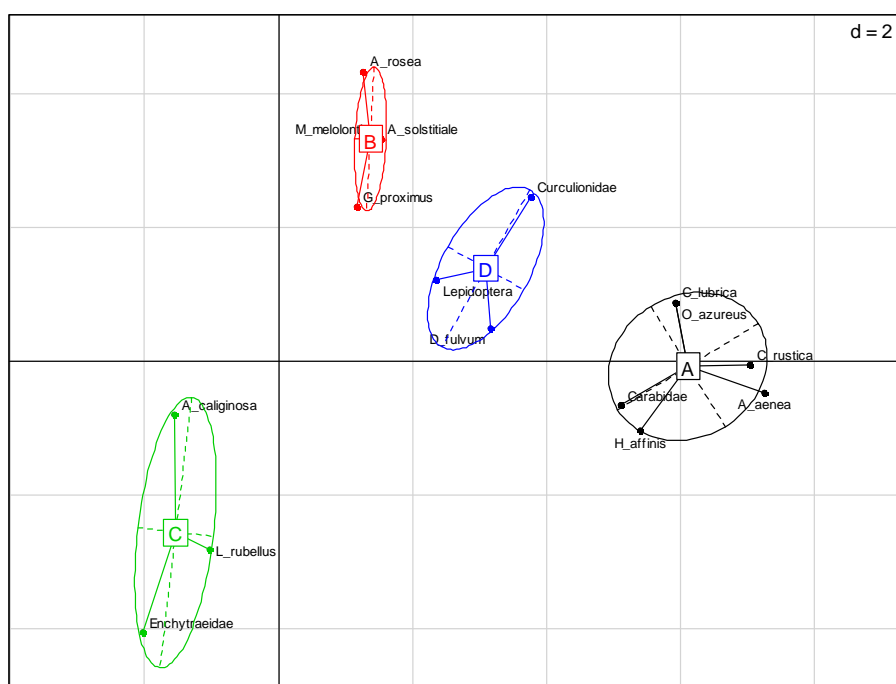


Рис. 5. Расположение функциональных групп в пространстве RLQ-осей

Таким образом, экологическая специализация мезопедобионтов, которая установлена в масштабе межбиогеоценотического разнообразия и экологических градиентов, преломляется в контексте конкретных условий и принимает форму функциональных группировок. Экоморфический анализ позволяет установить природу этих локальных образований и провести интерпретацию с точки зрения условий конкретного биотопа.

Важным инструментом описания экологической структуры животного населения является её отображение в географическом пространстве. Пространственная изменчивость RLQ-осей представлена на рис. 6.

Анализ пространственной изменчивости значений RLQ-оси 1 позволяет выявить достоверный пространственный тренд. Линейная регрессионная модель, в которой в качестве предикторов используются географические координаты, позволяет описать 63,92 % изменчивости RLQ-оси 1, при этом достоверным предиктором являются x и y -координаты. На рисунке правая часть полигона находится ближе к цен-

тральной части тальвега, а левая – к склону. Вероятно, при закладке технозема, отсыпка строительного мусора производилась в большей степени к центру тальвега, после чего производилось планирование поверхности, вследствие чего сформировалась куполообразная структура. Суглинок, нанесенный сверху, выровнял поверхность полностью горизонтально, вследствие чего мощность гумусированного суглинка вблизи к центру тальвега меньше, а ближе к склонам – выше. Такая конфигурация технозема приводит к наблюдаемому тренду эдафических условий и структуры почвенного животного населения.

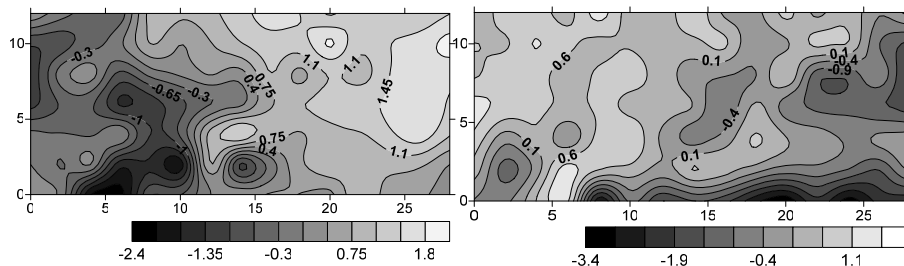


Рис. 6. Пространственная изменчивость RLQ-осей

Общий пространственный тренд имеет меньшее значение для этой оси (линейная регрессионная модель с координатами в качестве предикторов описывает 47,86 % дисперсии). Детали пространственного размещения значений RLQ-оси 2 несколько отличаются от оси 1, однако в эти оси достоверно между собой коррелированы ($r = -0,36$, $p = 0,00$). RLQ-ось 2 показывает, что твердость почвы, которая обусловлена биотическими причинами, ниже вблизи склонов балки, а выше – ближе к центру тальвега.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Искусственно созданные почвоподобные конструкции – техноземы – характеризуются высокой вариабельностью свойств (Шемавнев, 2005; Задорожная, 2012; Жуков, 2013; Демидов, 2013). Исследование физических свойств технозема, созданного в тальвеге балки 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. Традиция почвоведения такова, что практически все физические характеристики почвы описывают экологическую обстановку в почве (Карпачевский, 2010). Поэтому важен ещё 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 (Кунах, 2011), лесного урбанозема (Кунах, 2013; Пахомов, 2013), пространственного размещения пороев слепышей (Жуков, 2013), роли педотурбационной активности слепышей в структурировании пространственной организации сообщества герпетобионтных пауков (Жуков, 2011).

Процедура RLQ-анализа позволяет оценить взаимосвязь трех важнейших характеристик почвенной экосистемы: эдафических факторов, видового разнообразия и его экоморфической структуры (Кунах, 2013). Экоморфы отражают особенности адаптации животных к различным аспектам биогеоценологического окружения (Жуков, 2009). В ре-

лиях конкретного сообщества наблюдается сопряженная изменчивость экоморф, что открывает возможность дать объемную характеристику его экоморфической организации.

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.

Констатация пространственной неоднородности животного населения и детерминированности свойств экологической ниши эдафическими факторами является важным результатом, однако для понимания природы неоднородности нами проведен пространственный вариант экоморфического анализа с применением RLQ-анализа. В пределах относительно однородного участка нами установлена четкая дифференциация животного населения на функциональные группировки. Реальность их существования подтверждается не только статистически, но, что особенно важно, содержательной интерпретацией взаимосвязи экоморфических маркеров группировок и индикаторов экологических свойств почвы как среды обитания. Варьирование свойств среды в пределах микросайтов приводит к перестройке экологической структуры животного населения почвы. Гетерогенность почвенного тела и мозаичность растительного покрова формируют паттерны пространственной организации животного населения почвы, которые индуцируют ценоценозную неоднородность мезопедобионтов, которая проявляется также на уровне гигроморф, топоморф, трофоценоморф и трофоморф.

Животное население почв является надежным индикатором направленности биогеоценоценологических процессов (Гиляров, 1965). Нами установлено, что это положение справедливо и для искусственных почвоподобных конструкций – техноземов. Недостатки конструкции данного технозема четко диагностируются по особенностям пространственной организации сообщества мезопедобионтов. В участках с крайне высокой твердостью почвы из-за близкого залегания к поверхности строительного мусора преимущество получают представители степного ценоморфического комплекса. Важно отметить, что степная группировка в пределах данного полигона имеет эфемерный характер, так как она представлена пионерными компонентами, не характерными для развитых сообществ степи. Для устойчивых и полночленных степных сообществ характерны эндогейные топоморфы и мезо- и мегатрофные трофоценоморфы (Жуков, 2009). В условиях экспериментального полигона мы наблюдаем степантов, которые относятся к минорным для степных ценозов эпигеев и олиготрофов. Поэтому данную группировку степантов мы рассматриваем как техногенный дериват степного биогеоценоценологического комплекса.

В участках с меньшей твердостью почвы комплекс мезопедобионтов представлен луговыми компонентами, которые более естественны для тальвегов балок. Этот результат свидетельствует о том, что правильная конструкция техноземов позволяет создать условия для устойчивого функционирования почвенной биоты, способной осуществлять активный почвообразовательный процесс в экологическом соответствии с местоположением искусственно созданных почвоподобных тел.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

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

Akimov, M. P., 1954, "Biomorphic method of studying of biocenoses", Bulletin of Moscow Society of Naturalists, LIX (3), pp. 27–36.

Акимов М. П. Биоценоценологическая рабочая схема жизненных форм – биоморф / М. П. Акимов // Науч. зап. Днепропетр. госун-та. – Д., 1948. – С. 61-64.

Akimov, M. P., 1948, "The biogeocoenotic operation scheme of the living form – biomor-

phes", *Scientific bulletin of the Dnepropetrovsk state university*, pp. 61–64.

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

Akimov, M. P., Berstov, A. I., 1948, "The comparative biogeocoenotic analysis of the animals community of the rapids part of the Dniper and Dniper storage pond in the first yeas of its being", Scientific collection of the articles of the biological faculty of DSU, XXXII, pp. 161–176.

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

Aleev Yu. G., 1986, "Ecomorphology", Kiev, Naukova dumka, 424 p.

Апостолов Л. Г. Вредная энтомофауна лесных биогеоценозов юго-востока Украины / Л. Г. Апостолов // Автореф. дис. на соиск. уч. ст. докт. биол. наук. – Х., 1970. – 45 с.

Apostolov L. G., 1970, "The harmful entomofauna of the forest biogeocoenosis of the south west of the Ukraine", Kharkov, 45 p.

Арнольди К. 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. 161-183.

Arnoldi K. V., Arnoldi L. V., 1963, "About biocoenosis as the one from the main concept of the ecology, their structure and volume", Zoological journal, 42, no. 2, pp. 161–183.

Бельгард А. Л. Лесная растительность юго-востока УССР / А. Л. Бельгард. – К. : Изд-во КГУ, 1950. – 263 с.

Belgard A. L., 1950, "The forest vegetation of the south west of the Ukraine", Kiev, Kiev university press, 263 p.

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

Belgard A. L., 1971, "The steppe forest science", Moscow, Forest industry press, 263 p.

Гиляров М. С. Зоологический метод диагностики почв / М. С. Гиляров. – М. : Наука, 1965. – 276 с.

Gilarov M. S., 1965, "The zoological method of the soil diagnostic", Moscow, Nauka, 276 p.

Демидов А. А. Пространственная агроэкология и рекультивация земель / Демидов А. А., Кобец А. С., Грицан Ю. И., Жуков А.В. – Д. : Изд-во «Свидлер А. Л.», 2013. – 560 с.

Demidov A. A., Kobets A. S., Gritzan Yu., I., Zhukov A. V., 2013, "Spatial agroecology and soil recultivation", Dnipropetrovsk, Svidler A. L., 560 p.

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.

Zhukov A. V., Zadorozhnaya G. A., 2013, "The spatial variability of the pedozem soil penetration resistance", Biological Bulletin of Bogdan Chmelniitskiy Melitopol State Pedagogical University, no. 1(7), pp. 34–49.

Жуков О. В. Экоморфичный анализ консорций грунтовых тварин / О. В. Жуков. – Д. : Вид-во «Свидлер А. Л.», 2009. – 239 с.

Zhukov A. V., 2009, "Ecomorphic analysis of the soil animal consortia", Dnipropetrovsk, Svidler A. L., 239 p.

Жуков О. В. Экоморфи Бельгард–Акімова та екологічні матриці / О. В. Жуков // Екологія та ноосферологія. – 2010. – Т. 21, № 3-4. – С. 109-111.

Zhukov A. V., 2010, "Belgard-Akimov ecomorphes and ecological matrixes", Ecology and Noospherology, 21, no. 3–4, pp. 109–111.

Жуков А. В. Педотурбационная активность слепышей (*Spalax microphthalmus*) как фактор пространственной организации пауков (Aranei) / А. В. Жуков, О. Н. Кунах, Е. В. Прокopenко, Т. М. Коновалова // Вісник Дніпропетровського державного аграрного університету. – 2011. – № 2. – С. 28-35.

Zhukov A. V., Kunah O. N., Prokopenko E. V., Konovalova T. M., 2011, "The pedoturbation activity of the Spalax microphthalmus as factor of the spatial organization of the spider (Aranei) community", Visnik of the Dnipropetrovsk state agrarian university, no. 2, pp. 28–35.

Жуков О. В. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Дощові черв'яки (Lumbricidae): моногр. / О. В. Жуков, О. Є. Пахомов, О. М. Кунах. – Д. : Вид-во Дніпропетр. нац. ун-ту, 2007. – 371 с.

Zhukov A. V., Pahomov A. Y., Kunah O. N., 2007, "Biological diversity of the Ukraine. Dnipropetrovsky region. Eathworms (Lumbricidae)", Dnipropetrovsk, DNU press, 371 p.

Жуков А. В. Пространственное размещение пороев слепышей (*Spalax microphthalmus*) и твердость почвы / А. В. Жуков, О. Н. Кунах, Т. М. Коновалова // Поволжский экологический журнал. – 2013. – № 1. – С. 3-15.

Zhukov A. V., Kunah O. N., Konovalova T. M., 2013, "The spatial Spalax microphthalmus mounds distribution and soil penetration resistance", Povolzhsky ecological journal, no. 1, pp. 3–15.

- Задорожная Г. А.** Пространственная организация дерново-литогенных почв на красно-бурых глинах / Г. А. Задорожная, О. Н. Кунах, А. В. Жуков // Проблемы экологии та охорони природи техногенного регіону. – 2012. – № 1 (12). – С. 226-237.
- Zadorozhnaya G. A., Kunah O. N., Zhukov A. V., 2012, "The spatial organization of the sod lithogenic soils on the red brown clay", The problems of the ecology and nature protection of the technogenic region, no. 1(12), pp. 226-237.*
- Кабарь А. Н.** Биолого-экологические свойства почвенного покрова ботанического сада Днепропетровского национального университета (становление, развитие, рациональное использование) / А. Н. Кабарь : Дис. на соиск. уч. степени канд. биол. наук. – Д., 2003. – 203 с.
- Kabar A. N., 2003, "Biological and ecological properties of the botanical garden of the Dnipropetrovsk national university soil cover (origin, development, rational usage)", Dnipropetrovsk, 203 p.*
- Карпачевский Л. О.** Экологические почвоведение / Л. О. Карпачевский. – М. : Геос, 2005. – 336 с.
- Karpachevsky L. O., 2005, "Ecological soil science", Moscow, Geos, 336 p.*
- Кашкаров Д. Н.** Основы экологии животных / Д. Н. Кашкаров. – Л. : Учпедгиз., 1945. – 383 с.
- Kashkarov D. N., 1945, "The principles of the animal ecology", Leningrad, Uchpedgis, 338 p.*
- Кашкаров Д. Н.** Основы экологии животных / Д. Н. Кашкаров. – М. Л.: Медгиз., 1938. – 602 с.
- Kashkarov D. N., 1938, "The principles of the animal ecology", Moscow, Leningrad, Medgis, 602 p.*
- Кашкаров Д. Н.** Среда и общество (основы синэкологии) / Д. Н. Кашкаров. – М. : Медгиз., 1933. – 244 с.
- Kashkarov D. N., 1933, "Environment and community (the principles of the synecology)", Moscow, Medgis, 244 p.*
- Кирпотин С. Н.** Жизненные формы организмов как паттерны организации и пространственные экологические факторы / С. Н. Кирпотин // Журн. общ. биологии. – 2005. – Т. 66., № 3. – С. 239-250.
- Kirpotin S. N., 2005, "Life forms of the organisms as patterns of the organization and spatial ecological factors", Journal of General Biology, 66, no. 3, pp. 239-250.*
- Криволицкий Д. А.** Жизненные формы и биологическое разнообразие животных / Д. А. Криволицкий // Бюл. Московского о-ва испытателей природы. Отд. Биол. – 1999. – Т. 104. Вып. 5. – С. 61-67.
- Krivolutzky D. A., 1999, "Life forms and biological diversity of the animals", Bulletin of Moscow Society of Naturalists, 104, no. 5, pp. 61-67.*
- Кунах О. Н.** Экологический аспект твердости почвы в пристенной дубраве / О. Н. Кунах, А. А. Балдин // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2011. – Вип. 19, т. 1. – С. 65-74.
- Kunah O. N., Baldin A. A., 2011, "Ecological aspect of the soil penetration resistance in the pristen oak forest", Vistnik of the Dnipropetrovsk university, no. 19, vol. 1, pp. 65-74.*
- 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. – Том 26 (65), № 3. – С. 107-126.
- Kunah O. N., Zhukov A. V., Baluk Yu. A., 2013, "Spatial variation of the ecomorphic structure of the urbazem soil mesofauna", Scientific notes of Taurida National V. I. Vernadsky University, Series "Biology and Chemistry", vol. 26 (65), no. 3, pp. 107-126.*
- Мірзак О. В.** Досвід дослідження ґрунтів великих промислових центрів степової зони України (на прикладі м. Дніпропетровська) / О. В. Мірзак // Ґрунтознавство. – 2001. – Т. 1, № 1-2, – С. 87-92.
- Mirzak O. V., 2001, "Experience of the investigation of the great industrial centers of the steppe zone of the Ukraine (city Dnipropetrovsk as example)", Gruntosnavstvo, 1, no. 1-2, pp. 87-92.*
- 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. 21(1) – С. 51-57.
- Pahomov A. Ye., Kunah O. N., Zhukov A. V., Baluk Yu. A., 2013, "Spatial organization of the ecological niche of the urbozem soil mesofauna", Visnik of the Dnipropetrovsk university, ser. Biology and Ecology, 21 (1), pp. 51-57.*
- Павлинов И. Я.** Замечания о биоморфике (экоморфологической систематике) / И. Я. Павлинов // Журнал общей биологии. – 2010. – Т. 71, № 2. – С. 187-192.
- Pavlinov I. Y., 2010, "Comments on biomorphics (ecomorphological systematics)", Journal of General Biology, 71, no. 2, pp. 187-192.*
- 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.

Pokarzhevsky A. D., Gongalsky K. B., Zaytsev A. S., Savin F. A., 2007, "Spatial ecology of the soil animals", Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 174 p.

Тарасов В. В. Флора Дніпропетровської та Запорізької областей. Судинні рослини. Біологоекологічна характеристика видів / В. В. Тарасов. – Д. : Вид-во ДНУ, 2005. – 276 с.

Tarasov V. V., 2005, "Flora of the Dni-propetrovsk and Zaporozhie regions. Biological and ecological species characteristic", Dni-propetrovsk, DNU university press, 276 p.

Чернов Ю. И. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы / Ю. И. Чернов // Успехи соврем. биологии. – 1991. – Т. 111. Вып. 4. – С. 499-507.

Chernov Yu. I., 1991, "Biological diversity: concept and problems", Advances in Modern Biology, 111, no. 4, pp. 499–507.

Шемавнев В. И. Устойчивое развитие сложных экотехносистем / В. И. Шемавнев, Н. А. Гордиенко, В.И. Дырда, В. А. Забалуев – Москва-Днепропетровск, 2005. – 355 с.

Shemavnev V. I., Gordienko N. A., Dirda V. I., Zabaluev V. A., 2005, "Stable development of the complex ecotechnosystems", Moscow, Dne-propetrovsk, 355 p.

Angermeier P. L., Winston M. R., 1998, "Local vs regional influences on local diversity in stream fish community of Virginia", *Ecology*, 79, pp. 911–927.

Austen D. J., Bayley P. B., Menzel B. W., 1994, "Importance of the guild concept to fisheries research and management", *Fisheries*, 19, pp. 12–20.

Bernhardt-Romermann M., C. Romermann, R. Nuske, A. Parth, S. Klotz, W. Schmidt, J. Stadler, 2008, "On the identification of the most suitable traits for plant functional trait analyses", *Oikos*, 117, pp. 1533–1541.

Brind'Amour A., D. Boisclair, S. Dray and P. Legendre, 2011, " Relationships between species feeding traits and environmental conditions in fish communities: A three-matrix approach", *Ecological Applications*, 21 (2), pp. 363–377.

Doledec S., D. Chessel, C.J.F. Ter Braak, S. Champely, 1996, "Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method", *Environ. Ecol. Stat.*, 3, pp. 143–166.

Doledec S., D. Chessel, C. Gimaret-Carpentier, 2000, "Niche separation in com-

munity analysis: a new method", *Ecology*, 81, pp. 2914–2927.

Dray S., N. Pettorelli, D. Chessel, 2002, "Matching data sets from two different spatial samples", *J. Veg. Sci.*, 13, pp. 867–874.

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

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

McGill B.J., B.J. Enquist, E. Weiher, M. Westoby, 2006, "Rebuilding community ecology from functional traits", *Trends Ecol. Evol.*, 21, pp. 178–185.

Minden V., S. Andratschke, J. Spalke, H. Timmermann, M. Kleyer, 2012, "Plant-trait environment relationships in salt marshes: deviations from predictions by ecological concepts", *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14, pp. 183–192.

Mouillot D., S. Spatharis, S. Reizopoulou, T. Laugier, L. Sabetta, A. Basset, T. Do Chi, 2006, "Alternatives to taxonomic-based approaches to assess changes in transitional water communities", *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 16, pp. 469–482.

Olden J. D., D. A. Jackson, 2002, "A comparison of statistical approaches for modelling fish species distributions", *Freshwater Biology*, 47, pp. 1976–1995.

Pennisi, B.V., M. van Iersel, 2002, "3 ways to measure medium EC", *GMPro*, 22(1), pp. 46–48.

Santoul F., J. Cayrou, S. Mastrorillo, R. Cereghino, 2005, "Spatial patterns of the biological traits of freshwater fish communities in south-west France", *Journal of Fish Biology*, 66, pp. 301–314.

"The R Foundation for Statistical Computing", 2010, R Version 2.12.1.

Thuiller W., S. Lavorel, G. Midgley, S. Lavergne, T. Rebelo, 2004, "Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for Leucadendron taxa", *Ecology*, 85, pp. 1688–1699.

Tonn W. M., J. J. Magnuson, M. Rask, J. Toivonen, 1990, "Intercontinental 1 comparison of small-lake fish assemblages: the balance between local and regional processes", *The American Naturalist*, 136, pp. 345–375.

Zobel M., 1997, "The relative role of species pools in determining plant species richness: alternative explanation of species coexistence?", *Trends in Ecology and Evolution*, 12, pp. 266–269.

Стаття надійшла в редакцію: 18.09.2013

Рекомендує до друку: д-р біол. наук, проф. В. М. Зверковський