

УДК [595:574.2/4:591.524](477.63-25)

© 2015 г. ЖУКОВ А. В., КУНАХ О. Н., БАЛЮК Ю. А.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВА МЕЗОПЕДОБИОНТОВ ГОРОДСКОЙ ПОЧВЫ

Жуков, О. В. Просторова організація угруповань мезопедобіонтів міського ґрунту [Текст] / О. В. Жуков, О. М. Кунах, Ю. О. Балюк // *Вісті Харк. ентомол. т-ва.* — 2015. — Т. XXIII, вип. 1. — С. 46–57.

У роботі наведено результати вивчення просторового варіювання екоморфичної структури ґрунтової мезофауни технозему з трав'янистим покривом методами ОМІ- і RLQ-аналізу. Показано, що біогеоценотична обстановка у місці розташування експериментального полігону є амфіценотичною з рудеральною компонентою й освітленим світловим режимом. Дані для дослідження зібрано за допомогою ручного розбирання ґрунтових зразків площею 25×25 см за регулярною сіткою (7×15 зразків) з відстанню між точками відбору 2 м (результати представлені як L-таблиця), проведено вимірювання температури, електропровідності та твердості ґрунту, потужності підстилки та висоти травостою (R-таблиця). Ґрунтова мезофауна експериментальної ділянки представлена 22 видами із загальною щільністю 46,17 екз./м². Такий рівень багатства ґрунтової мезофауни індикує низький ступінь стійкості дослідженого міського ґрунту. В екологічній структурі тваринного населення ґрунту переважають протанти та степанти, мезофіли, 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 92,42 % 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 = 4,79) рівень значущості 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 три ключові функціональні групи мезопедобіонтів, і визначено роль едафічних факторів у їх просторовому варіюванні. Кожна функціональна група інтерпретована у термінах екоморфичного підходу.

3 табл., 6 рис., 20 назв.

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

Жуков, А. В. Пространственная организация сообщества мезопедобиионтов городской почвы [Текст] / А. В. Жуков, О. Н. Кунах, Ю. А. Балюк // *Изв. Харьк. энтомол. о-ва.* — 2015. — Т. XXIII, вып. 1. — С. 46–57.

В работе приведены результаты изучения пространственного варьирования экоморфической структуры почвенной мезофауны технозёма методами ОМІ- и RLQ-анализа. Показано, что биогенотическая обстановка в месте расположения экспериментального полигона имеет лугово-степной амфиценотический облик с рудеральной компонентой и осветлённым световым режимом. Данные для исследования собраны с помощью ручной разборки почвенных образцов площадью 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 твёрдости почвы, мощности подстилки и высоты травостою (R-таблица). Почвенная мезофауна экспериментального участка представлена 22 видами с общей плотностью 46,17 экз./м². Такой уровень обилия почвенной мезофауны индицирует низкую степень устойчивости изученной городской почвы. В экологической структуре животного населения почвы преобладают протанти и степанти, мезофилы, мезотрофоценоморфы, эндогейные топоморфы, сапрофаги. Такие эдафические характеристики, как твёрдость почвы, электропроводность, мощность подстилки, а также высота травостою играют важную роль в структурировании экологической ниши сообщества мезопедобиионтов. Первые две оси ОМІ-анализа описывают 92,42 % 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 = 4,79) 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 мезопедобиионтов, и определена роль эдафических факторов в их пространственном варьировании. Каждая из функциональных групп интерпретирована в терминах экоморфического подхода.

3 табл., 6 рис., 20 назв.

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

Zhukov, A. V. Spatial organization of mesopedobionts community in urban soil [Text] / A. V. Zhukov, O. N. Kunakh, Yu. A. Balyuk // *The Kharkov Entomol. Soc. Gaz.* — 2015. — Vol. XXIII, iss. 1. — P. 46–57.

The results of studying of the spatial organization of soil mesofauna of the urbanized area within artificial forest stands have been processed by OMI- and RLQ-analysis methods. The vegetation has amphicoenotic properties with ruderal component. 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 22 species and with total abundance 46.17 ind./m². Such abundance level reveals low resistance level of the studied urban soil. In ecological structure of the soil animal community protants and stepants, mesophiles, mesotrophocoenomorphes, endogeic topomorphes, saprophages dominated. 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.

3 tabs, 6 figs, 20 refs.

Keywords: soil mesofauna, ecological niche, spatial ecology, ecomorphes.

Введение. Основными факторами устойчивости почв в городе, наряду со значительной мощностью гумусового горизонта, высоких запасов гумуса, слабой уплотнённости, средней водопроницаемостью, является оптимальная насыщенность биологической фазой — её обилие и жизнеспособность (Раппопорт, Строганова, 2005). Животное население почв является надёжным индикатором направленности биогеоценотических процессов (Гиляров, 1965). Это положение справедливо и для искусственных почвоподобных конструкций — технозёмов (Пространственная агроэкология ..., 2013). Недостатки конструкции данного технозёма чётко диагностируются по особенностям пространственной организации сообщества мезопедобионтов. Установлено (Андрусевич, 2014), что выделение функциональных групп почвенных животных технозёмов и наложение на них экоморфических характеристик показывает их высокую информационную ценность для описания типов экологических режимов в почвах. Констатация пространственной неоднородности животного населения и детерминированности свойств экологической ниши мезопедобионтов эдафическими факторами является важным результатом (Пространственная организация сообщества ..., 2013), однако для понимания природы неоднородности большое значение имеет пространственный вариант экоморфического анализа с применением RLQ-техники (Кунах, Жуков, Балюк, 2013). Процедура RLQ-анализа позволяет оценить взаимосвязь трёх важнейших характеристик почвенной экосистемы: эдафических факторов, видового разнообразия и его экоморфической структуры (Кунах, Жуков, Балюк, 2013 а, 2013 б).

Экоморфы отражают особенности адаптации животных к различным аспектам биогеоценотического окружения (Жуков, 2009, 2010). В реалиях конкретного сообщества наблюдается сопряжённая изменчивость экоморф, что открывает возможность дать объёмную характеристику его экоморфической организации (Жуков, Кунах, Балюк, 2014).

В пределах относительно однородного участка установлена чёткая дифференциация животного населения на функциональные группировки. Реальность их существования подтверждается не только статистически, но и, что особенно важно, содержательной интерпретацией взаимосвязи экоморфических маркеров группировок и индикаторов экологических свойств почвы как среды обитания (Кунах, Жуков, Балюк, 2013 а, 2013 б). 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, индицирующие ценотическую неоднородность мезопедобионтов, которая проявляет себя также на уровне гигроморф, топоморф, трофоценоморф и трофоморф (Жуков, 2009; Кунах, Жуков, Балюк, 2013 а, 2013 б).

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

Материалы и методы. Исследования проводили 12 июня 2012 г. в Ботаническом саду Днепропетровского национального университета им. Олеся Гончара (ранее — территория парка им. Ю. Гагарина, г. Днепропетровск). Описание стратегии размещения полигонов в пределах исследуемой территории представлено в статье Ю. А. Балюк с соавт. (Адаптивная ..., 2014).

Исследуемый полигон №11 размещён на тальвеге отрога балки Красноповстанческой (48°25'55,87"С, 35°2'20,33"В). Естественный тальвег и часть склона засыпаны технической смесью строительного мусора, на котором сформированы искусственные почвы. Почва на исследуемом участке — урботехнозём (дерновый урбопедозём на технической смеси строительного мусора, так как при создании почвенной конструкции был сформирован верхний слой из чернозёмовидной массы) (Мірзак, 2001). Почвы исследуемого участка А. Н. Кабарь (2003) относит к ряду техногенных почв, типу технозёмов, подтипу технозёмов чернозёмных, роду гумуссированных, литографической серии гетерогенных, виду слабогумусных, среднемошных, разновидности среднесуглинистых.

Полигон состоит из 15 трансект, направленных параллельно по тальвегу балки. Каждая трансекта включает 7 пробных точек. Расстояние между рядами в полигоне составляет 2 м.

Участок представляет собой искусственное газонное насаждение. В травостое обильны молочай степной (*Euphorbia stepposa* Zoz. ex Prokh.), овсяница валлисая (*Festuca valesiaca* Goud. s. l.), дубровник беловойлочный (*Teucrium polium* L.) и кринитария мохнатая (*Galatella villosa* (L.)). Растительность имеет лугово-степной облик (71,88 % проективного покрытия представлено степной ценоморфой, а 23,44 % — луговой). Фитоиндикационное оценивание позволяет трофотоп изучаемого полигона оценить как мегатрофный (71,88 % проективного покрытия — мегатрофы). Гигротоп в целом имеет

мезоксерофильный характер (64,06 % проективного покрытия представлено мезоксерофилами, 23,44 % — ксеромезофилами). Биогеоценотический диагноз — лугово-степной амфиценоз с рудеральной компонентой с осветлённым световым режимом.

В каждой точке были взяты 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 твёрдости почв производили 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 осуществляли при помощи конуса с размером поперечного сечения 2 см². В пределах каждой точки измерения твёрдости почвы производили в однократной повторности. Для проведения измерения электропроводности почвы *in situ* использовали сенсор HI 76305 (Hanna Instruments, Woodsocket, R. I.). Этот сенсор работает совместно с портативным прибором HI 993310. Тестер оценивает общую электропроводность почвы, то есть объединённую проводимость почвенного воздуха, воды и частиц. Результаты измерений прибора представлены в единицах насыщенности почвенного раствора солями — г/дм³. Сравнение результатов измерений прибором HI 76305 с данными лабораторных исследований позволили оценить коэффициент перевода единиц как 1 дС/м = 155 мг/дм³ (Pennisi, van Iersel, 2002). Почвенную температуру измеряли в период с 13 до 14 ч цифровыми термометрами WT-1 (ПАО «Стеклоприбор», bit.steklopribor.com, точность — 0,1 °С) на глубине 5–7 см. Мощность подстилки измеряли линейкой, высоту травостоя — мерной рулеткой. Измерения электропроводности, температуры, высоты травостоя и мощности подстилки проведены в трёхкратной повторности в каждой пробной точке.

Статистические расчёты проведены с помощью программы Statistica 7.0 и программной оболочки Project R «R: A Language and Environment for Statistical Computing» (www.R-project.org), геоestatистические расчёты проведены с помощью программы Surfer 11.0, ГИС-база данных подготовлена с помощью ESRI ArcMap 10.0. Статистические процедуры RLQ- и OMI-анализов выполнены с помощью пакета ade4 для оболочки R. Значимость RLQ оценена с помощью процедуры randtest.rlq. Сущность и особенности OMI-анализа обсуждены в работе А. Е. Пахомова с соавт. (Пространственная организация экологической ..., 2013).

Характеристика экоморф растений приведена по А. Л. Бельгарду (1950) и В. В. Тарасову (2005), *Q*-таблица представлена экоморфами почвенных животных (Жуков, Пахомов, Кунах, 2007; Жуков, 2009).

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

Т а б л и ц а 1. Видовой состав и обилие почвенной мезофауны участка № 11

Класс	Семейство	Вид	Цено-морфа	Гигро-морфа	Цено-трофо-морфа	Топо-морфа	Форо-морфы	Трофо-морфы	Плотность, экз./м ²
Oligohaeta	Lumbricidae	<i>Aporrectodea caliginosa trapezoides</i> (Duges, 1828)	Pr	Ms	M&Tr	End	B4	SF	22,55
		<i>Aporrectodea rosea rosea</i> (Savigny, 1826)	St	Ms	MgTr	End	B4	SF	4,42
		<i>Lumbricus rubellus</i> Hoffmeister, 1843	Sil	Hg	M&Tr	Ep	B4	SF	0,15
		<i>Octolasion lacteum</i> (Oerley, 1885)	Sil	Ms	M&Tr	End	B4	SF	3,66
Arachnida	Aranei	Aranei gen. sp.	St	Ms	M&Tr	Ep	A3	ZF	1,52
Chilopoda	Geophilidae	<i>Geophilus proximus</i> C. L. Koch 1847	Pr	Hg	M&Tr	Anec	A2	ZF	0,46
		<i>Pachimerium ferrugineum</i> C. L. Koch	St	Ks	OgTr	Ep	A2	ZF	0,15
Diplopoda	Julidae	<i>Megaphyllum rossicum</i> (Timotheew, 1897)	Pr	Ms	MgTr	Ep	A3	SF	2,29
Insecta	Carabidae	<i>Amara (Amara) aenea</i> (De Geer 1774)	St	Ks	MgTr	Ep	A3	FF	0,76
		Carabidae gen. sp. (larv.)	St	Ms	OgTr	Ep	A3	ZF	0,76
		<i>Harpalus (Harpalus) affinis</i> (Schrank 1781)	St	Ks	M&Tr	Ep	A1	FF	2,59
		<i>Ophonus (Hesperophonus) azureus</i> (Fabricius 1775)	St	Ks	MgTr	Ep	A1	FF	0,30
		<i>Pseudoophonus (Pseudoophonus) rufipes</i> (De Geer 1774)	Sil	Hg	MgTr	Ep	A1	FF	0,15
	Cerambycidae	<i>Dorcadion carinatum carinatum</i> (Pallas, 1771)	St	Ks	UMgTr	End	B4	FF	0,30
	Chrysomelidae	<i>Clytra (Clytra) quadripunctata</i> (Linnaeus 1758)	St	Ks	M&Tr	Ep	B7	FF	1,22
	Scarabaeidae	<i>Amphimallon solstitiale</i> (Linnaeus 1758)	Sil	Ms	M&Tr	End	B7	FF	0,30
	Scolidae	Scolidae gen. sp.	St	Ks	UMgTr	End	B4	SF	0,30
	Noctuidae	Noctuidae gen. sp.	Sil	Ks	M&Tr	End	B4	FF	0,30

Продолжение табл. 1

Класс	Семейство	Вид	Ценоморфа	Гигроморфа	Цено-трофо-морфа	Топоморфа	Форморфа	Трофоморфы	Плотность, экз./м ²
Malacostraca	Trachelipodidae	<i>Trachelipus rathkii</i> (Brandt 1833)	Pr	UHg	MsTr	Ep	A3	SF	0,15
Gastropoda	Cochlicopidae	<i>Cochlicopa lubrica</i> (Müller 1774)	Sil	Hg	MsTr	Ep	A1	FF	0,91
	Enidae	<i>Chondrula tridens</i> (O. F. Muller 1774)	St	Ks	UMgTr	Ep	A3	FF	2,59
	Gastrodontidae	<i>Zonitoides (Zonitoides) nitidus</i> (O. F. Muller 1774)	Pal	UHg	UMgTr	Ep	A3	FF	0,30

Примечания: 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, Apes — норники; форморфы: A — перемещение с помощью существующей трещиноватости почвы; B — активное прокладывание ходов; 1 — размеры тела меньше трещиноватости почвы; 2 — размеры тела соизмеримые с трещиноватостью; 3 — размеры тела больше полостей в подстилке или соизмеримые с крупными щелями или трещинами в почве; 4 — перемещение с изменением толщины тела; 5 — перемещение без измерения толщины тела; 6 — рытье нор с помощью конечностей; 7 — С-образная форма тела; трофоморфы: SF — сапрофаги; FF — фитофаги; ZF — зоофаги.

На исследуемом участке было обнаружено 22 вида почвенных животных. Плотность почвенной мезофауны изученного полигона составляет 46,17 экз./м². По А. В. Раппопорту и М. Н. Строгановой (2004) такой уровень обилия почвенной мезофауны индицирует низкую степень устойчивости городских почв.

Дождевые черви являются многочисленной и разнообразной группой сапрофагов в пределах полигона и представлены 4 видами. По плотности дождевые черви составляют 66,67 % от общей плотности населения мезопедобионтов. Доминантом является собственно-почвенный верхнеярусный *Aporrectodea caliginosa trapezoides*. Его численность составляет 22,55 экз./м². Собственно-почвенные дождевые черви представлены также *Octolasion lacteum* и *Aporrectodea rosea rosea*, а почвенно-подстилочные — *Lumbricus rubellus*.

Гигроморфы дождевых червей представлены гигрофилами и мезофилами. Ценоморфический спектр также весьма широк — среди дождевых червей представлены степанты, пратанты и сильванты. Таким образом, комплекс дождевых червей изучаемого полигона обилие и разнообразен как в таксономическом, так и экологическом аспектах.

Помимо дождевых червей к трофической группе сапрофагов принадлежат эпигейные кивсяки *Megaphyllum rossicum* (2,29 экз./м²), личинки перепончатокрылых семейства Scoliidae (0,30 экз./м²) и мокрицы *Trachelipus rathkii* (0,15 экз./м²).

Хищные губоногие многоножки представлены землянками *Geophilus proximus* (0,46 экз./м²) и *Pachimerium ferrugineum* (0,15 экз./м²). Хищники также представлены личинками жулици и пауками.

Группа фитофагов разнообразна и представлена, в основном, личинками подгрызающих совков (Noctuidae), пластинчатоусых жуков (*Amphimallon solstitiale*), жулици (*Harpalus affinis*, *Ophonus azureus* и др.), жуков-усачей (*Dorcadion carinatum*) и моллюсками (*Cochlicopa lubrica*, *Chondrula tridens*, *Zonitoides nitidus*).

Основу ценоморфической структуры мезофауны составляют пратанты (55,1 % по обилию), несколько меньше степантов (32,3 %) и сильвантов (11,9 %) (рис. 1). Таким образом, ценоморфический облик животного населения изучаемого полигона можно охарактеризовать как луговой со степными элементами.

Среди гигроморф преобладают мезофилы (77,3 %), гораздо меньше ксерофилов (18,4 %). Гигроморфическая структура населения является мезофильной. В сообществе доминируют мезотрофоценоморфы (73,3 %). В структуре топоморф доля эндогейных превышает долю эпигейных форм (69,0 и 30,0 % соответственно). Существенно меньше норников (1,0 %). В трофической структуре безусловными доминантами являются сапрофаги (72,7 %). Доля зоофагов составляет 6,3 %, а фитофагов — 21,1 %.

Среди форморф преобладают животные, которые активно прокладывают ходы с изменением формы тела (B4 — 68,7 %), а также те, которые перемещаются с помощью существующей трещиноватости почвы и размеры тела которых больше полостей в подстилке или соизмеримы с крупными щелями или трещинами в почве (A3 — 18,1 %).

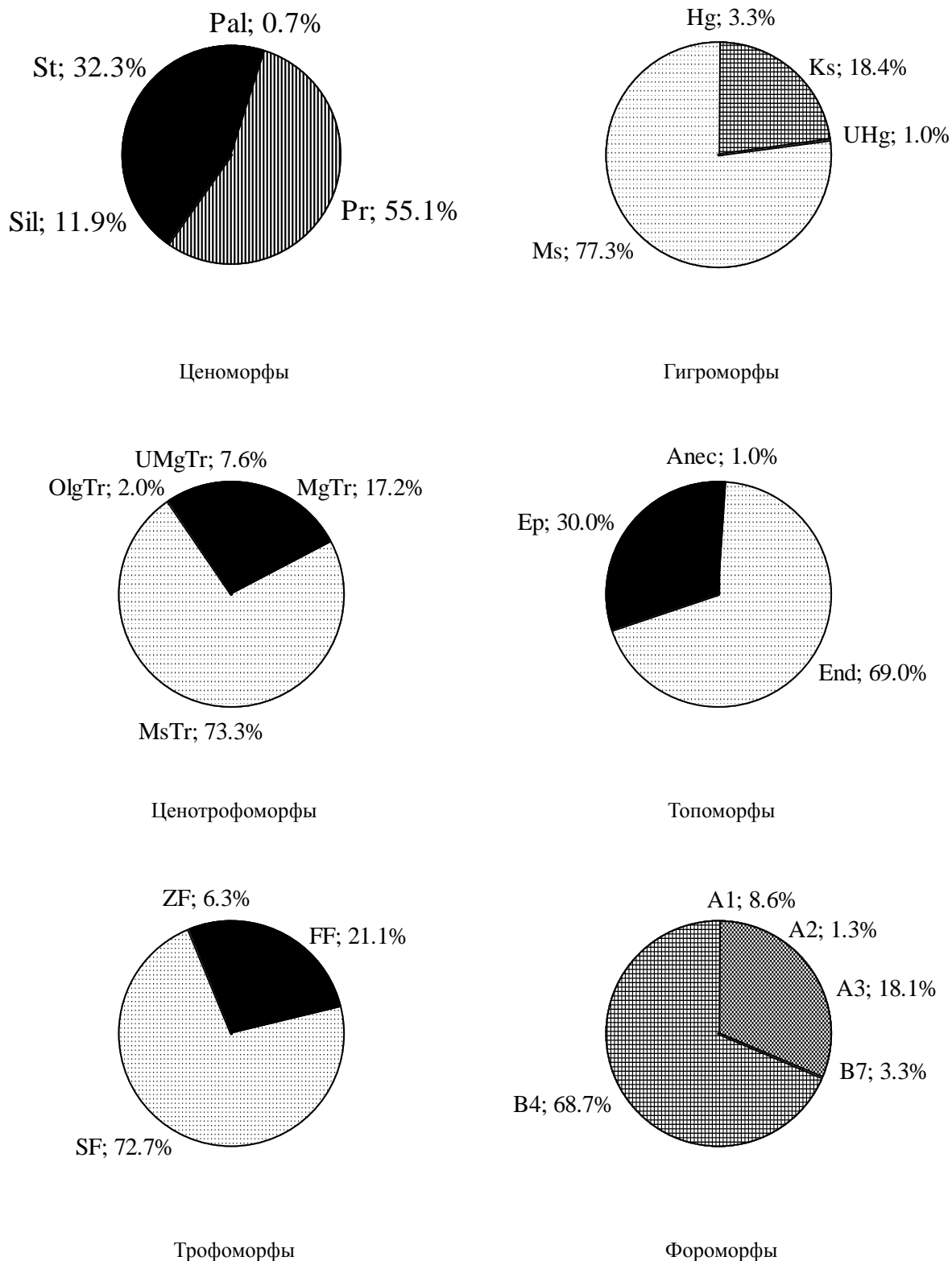


Рис. 1. Экологическая структура почвенной мезофауны. Условные обозначения: см. табл. 1.

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

Таблица 2. Детерминанты экологического пространства почвенной мезофауны

Параметры среды	Среднее	Доверительный интервал		CV, %	RLQ ось 1	RLQ ось 2
		- 95 %	+ 95%			
Твёрдость почвы на глубине, МПа						
0–5 см	2,58	2,42	2,74	32,45	-0,58	-0,47
5–10 см	3,04	2,85	3,23	32,53	-0,80	-0,41
10–15 см	3,63	3,44	3,81	26,38	-0,90	-0,37
15–20 см	4,22	4,05	4,38	20,47	-0,91	-0,19
20–25 см	4,46	4,28	4,63	20,34	-0,93	-0,19
25–30 см	4,56	4,37	4,76	22,39	-0,98	-0,15
30–35 см	4,70	4,49	4,91	23,16	-0,98	-0,12
35–40 см	4,80	4,57	5,02	24,43	-0,97	-0,10
40–45 см	4,92	4,68	5,16	25,12	-0,96	-0,08
45–50 см	5,00	4,75	5,24	25,33	-0,94	-0,08
Физические свойства, мощность подстилки и высота травостоя						
Электропроводность, дСм/см	0,53	0,51	0,55	21,16	0,35	0,33
Температура слоя почвы 5–7 см, ° С, 10.06.2012	22,13	21,66	22,60	10,90	-0,10	0,85
Мощность подстилки, см	0,58	0,52	0,65	57,88	0,05	-0,40
Высота травостоя, см	37,06	35,22	38,90	25,60	0,11	-0,14

Для твёрдости почвы в изучаемом участке характерно монотонное её увеличение с ростом глубины. В верхнем почвенном слое твёрдость в среднем составляет 2,58 МПа, а в нижнем — 5,00 МПа. Средние значения твёрдости почвы в пределах изучаемого полигона превышают критические для роста корневых систем растений (3–3,5 МПа) уже начиная с почвенных слоев 5–10 см (Медведев, 2008). Это позволяет предположить высокое структурирующее влияние пространственной вариабельности твёрдости почвы на организацию почвенного животного населения. Установлено, что максимум коэффициента вариации твёрдости наблюдается в почвенных слоях 0–5 и 5–10 см и составляет 32,45 и 32,53 % соответственно. На глубине 20–25 и 25–30 см наблюдается локальный минимум вариабельности твёрдости почвы, который составляет 20,47–20,34 %, после чего происходит увеличение вариабельности с глубиной вплоть до уровня 25,33 % на глубине 45–50 см.

Электропроводность почвы в среднем составляет 0,53 дСм/см и характеризуется коэффициентом вариации 21,16 %. Начало негативного воздействия на растительность мегаполиса высоких концентраций электролитов начинается с величин электропроводности 1,5–2,0 дСм/м (Некоторые ..., 2006). Наблюдаемые значения электропроводности значительно ниже указанных величин, что свидетельствует об отсутствии угнетающего влияния почвенного раствора на растительность и, вероятно, на животных.

Температура почвенного слоя 5–7 см в период проведения исследования составляла 22,13 °С при коэффициенте вариации 10,90 %.

Мощность растительной подстилки в пределах участка составляет 0,58 см с коэффициентом вариации 57,88 %. Коэффициент вариации для высоты травостоя составляет 25,60 % при среднем уровне этого показателя 37,06 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 3,10. Первая ось, полученная в результате ОМІ-анализа, описывает 88,14 %, а вторая — 4,27 % инерции. Таким образом, первые две оси описывают 92,42 % 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 = 4,79) 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 8 видов из 21, для которых проведен ОМІ-анализ (табл. 3). Таким образом, для значительного числа видов мезофауны 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.

Таблица 3. Анализ маргинальности видов сообщества мезофауны

Виды	Сокращение	Инерция	ОМІ	Tol	Rtol	p-уровень
<i>Amara aenea</i>	A_aenea	10,43	5,70	13,50	80,90	0,98
<i>Amphimallon solstitiale</i>	A_solstitiale	9,73	42,20	25,40	32,40	0,18
<i>Aporrectodea trapezoides</i>	A_trapezoides	15,96	6,50	57,50	36,00	0,01
<i>Aporrectodea rosea</i>	A_rosea	7,85	4,70	29,30	66,00	0,68
Aranei	Aranea	14,58	6,50	12,40	81,00	0,60
Carabidae	Carabidae	16,63	75,70	7,30	17,00	0,01
<i>Chondrula tridens</i>	Ch_tridens	13,22	9,90	30,70	59,40	0,14
<i>Clytra quadripunctata</i>	C_quadripunctata	8,79	11,90	21,90	66,20	0,56
<i>Cochlicopa lubrica</i>	C_lubrica	16,18	26,30	38,40	35,30	0,11
<i>Dorcadion carinatum</i>	D_carinatum	17,27	7,90	0,70	91,40	0,60
<i>Geophilus proximus</i>	G_proximus	23,53	32,70	38,00	29,30	0,15
<i>Harpalus affinis</i>	H_affinis	12,95	4,40	24,50	71,10	0,56
Lepidoptera	Lepidoptera	18,00	63,00	3,20	33,70	0,01
<i>Lumbricus rubellus</i>	L_rubellus	28,86	57,10	24,70	18,20	0,00
<i>Megaphyllum rossicum</i>	M_rossicum	10,35	18,10	34,70	47,20	0,05
<i>Octolasion lacteum</i>	O_lacteum	24,73	37,70	43,20	19,20	0,00
<i>Ophonus azureus</i>	O_azureus	13,68	20,60	4,60	74,80	0,44
<i>Pachimerium ferrugineum</i>	P_ferrugineum	11,61	22,50	28,50	49,00	0,27
<i>Pseudophonus rufipes</i>	P_rufipes	11,45	61,70	12,30	26,00	0,05
<i>Trachelipus rathkii</i>	T_rathkii	19,05	64,60	16,90	18,40	0,01
<i>Zonitoides nitidus</i>	Z_nitidus	11,14	8,50	2,60	88,90	0,84
ОМІ		4,79	—	—	—	0,00

Примечания: ОМІ — индекс средней удалённости (маргинальности) для каждого вида; Tol — толерантность, Rtol — остаточная толерантность; представлены данные индексов в % от суммарной варибельности; p-уровень по методу Монте-Карло после 999 итераций.

Остаточная толерантность указывает на роль случайных, нейтральных факторов и ошибки измерения. Такие виды, как *Trachelipus rathkii*, *Lumbricus rubellus*, личинки Lepidoptera 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 *Dorcadion carinatum*, *Zonitoides nitidus* и *Ophonus azureus*. Остаточная толерантность достаточно велика для ряда видов (для *Dorcadion carinatum* — 91,4 %, для *Zonitoides nitidus* — 88,9 %), что позволяет предполагать значительную роль в структурировании сообщества почвенной мезофауны факторов нейтральной природы.

Конфигурация экологических ниш мезопедобионтов представлена на рис. 2.

Анализ данных, приведенных на рис. 2, свидетельствует о том, что ключевым аспектом структурирования экологической ниши почвенных животных является твёрдость почвы во всех слоях (ось 1). Также важную роль играет твёрдость почвы на глубине 0–5, ..., 5–10 см, а также мощность подстилки, высота травостоя и электропроводность почвы (ось 2). Полученная визуализация экологических ниш почвенных животных свидетельствует о том, что практически все ниши вытеснены в зону меньшей твёрдости почвы на всех глубинах. Это свидетельствует о существенном экологическом воздействии твёрдости почвы на мезопедобионтов.

Результаты анализа RLQ представлены в табл. 2 и на рис. 3. Установлено, что 94,91 % общей вариации (общей инерции) описывают первых две оси RLQ (91,38 и 3,53 % соответственно). Процедура randtest подтвердила значимость результатов RLQ-анализа на p-уровне 0,002.

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 учётом того, что координаты точек отбора фиксировались), веса факторов среды и веса экоморфических характеристик почвенных животных (рис. 3).

Ось 1, выделенная в результате RLQ-анализа, характеризует значительную роль твёрдости почвы в структурировании сообщества мезопедобионтов на всех измеренных глубинах, особенно начиная с глубины 10–15 см (табл. 1). Эта ось наряду с твёрдостью почвы позитивно коррелирует и с её электропроводностью. Электропроводность является маркером влажности (Пространственная агроэкология ..., 2013). Очевидно, что пространственная варибельность влажности почвы в пределах

участка приводит к наблюдаемой взаимосвязи характеристик среды: с уменьшением влажности твёрдость почвы закономерно увеличивается.

Ось 2 также отражает важную роль твёрдости как экологического фактора. Однако эта ось в наибольшей степени зависит от твёрдости от поверхности вплоть до глубины 20–25 см. Твёрдость почвы в верхних почвенных горизонтах тем выше, чем больше мощность подстилки и высота травостоя. Такую зависимость можно объяснить как увеличение запасов подстилки в микропонижениях рельефа, где также формируются благоприятные условия для роста растений. Мощная дерновина создает более твёрдый поверхностный слой. Напротив, в участках с меньшей мощностью подстилки и меньшей высотой травостоя закономерно происходит более сильное програвание почвы.

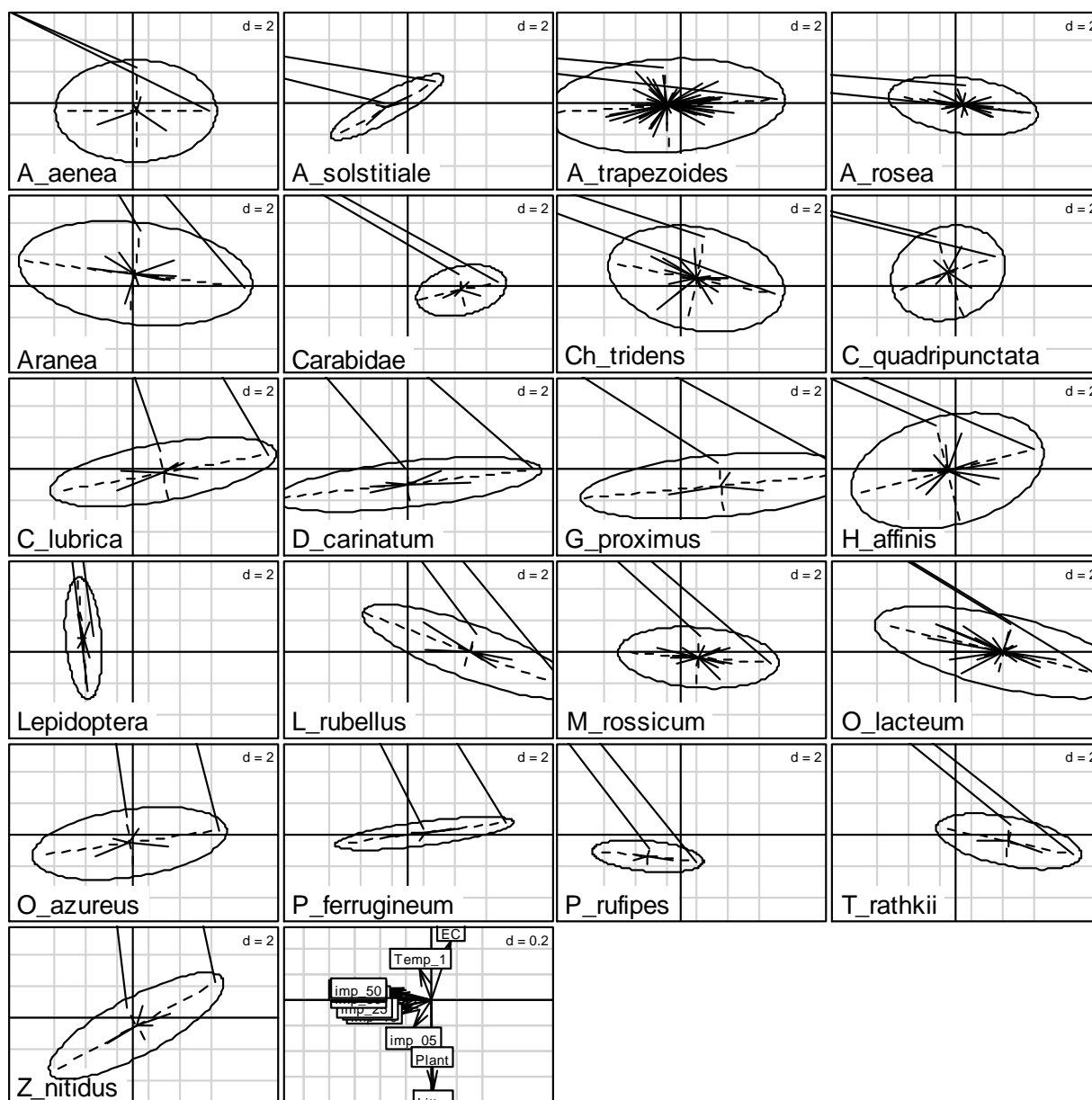


Рис. 2. Экологические ниши почвенной мезофауны: координатные оси заданы компонентами маргинальности, начало координат — нулевая маргинальность; эллипс обозначает инерцию экологической ниши; лучи связывают центроид экологической ниши с сайтами встречи вида в пространстве маргинальности сообщества; в правом нижнем углу — нормированные веса экологических переменных. В правом нижнем углу — нормированные веса экологических переменных; сокращение названия видов — см. табл. 3.

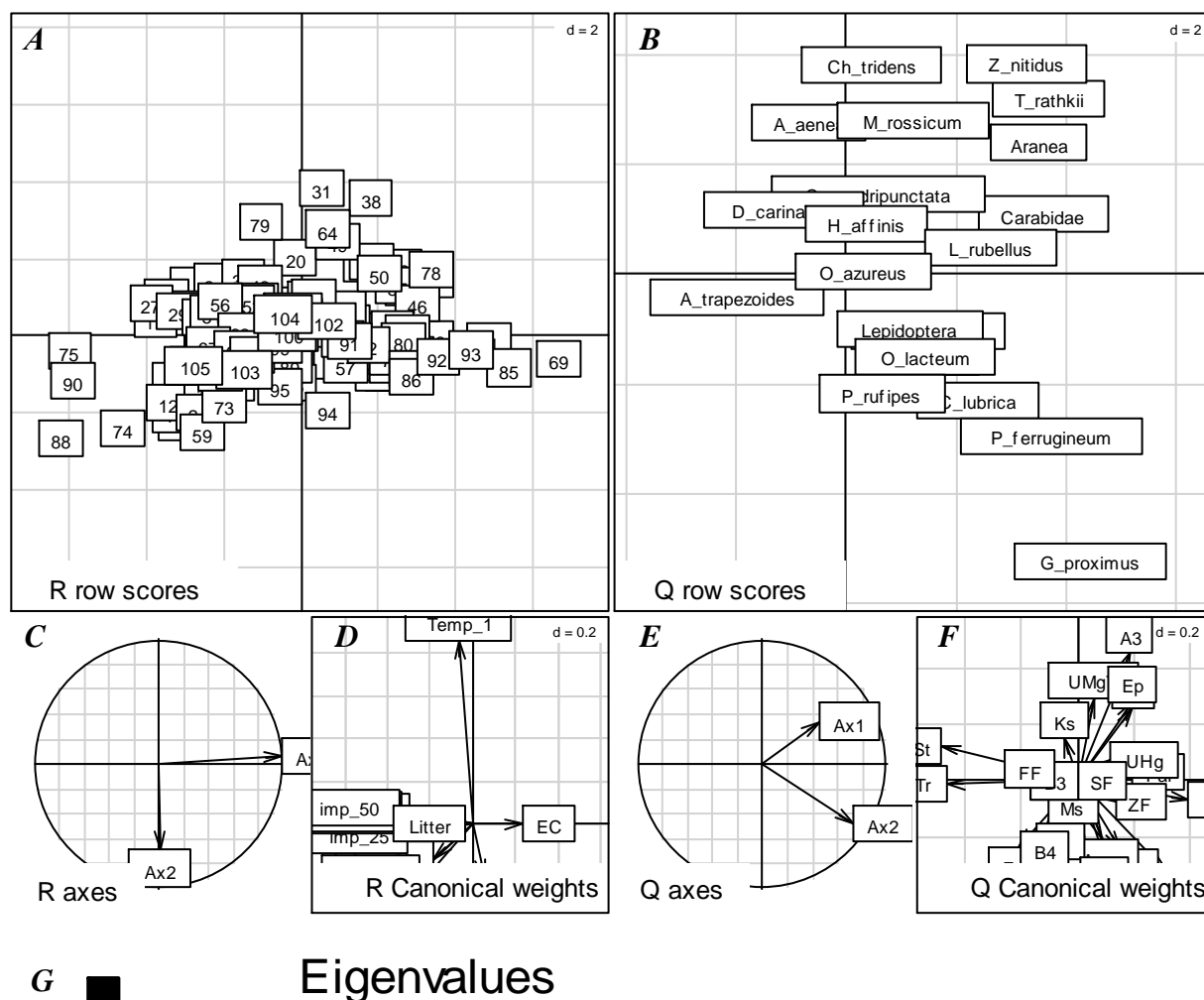


Рис. 3. Результаты анализа RLQ: ось абсцисс — RLQ-ось 1, ось ординат — RLQ-ось 2; **A** — веса точек отбора проб (*R*-матрица) по RLQ-осям; **B** — веса видов (*Q*-матрица) по RLQ-осям; **C** — корреляция главных компонент 1 и 2, полученных на основе факторного анализа переменных среды и RLQ-осей; **D** — корреляция переменных среды и RLQ-осей; **E** — корреляция главных компонент 1 и 2, полученных на основе факторного анализа экоморф и RLQ-осей; **F** — корреляция экоморф и RLQ-осей; **G** — гистограмма собственных чисел.

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 A, B и C (рис. 4).

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

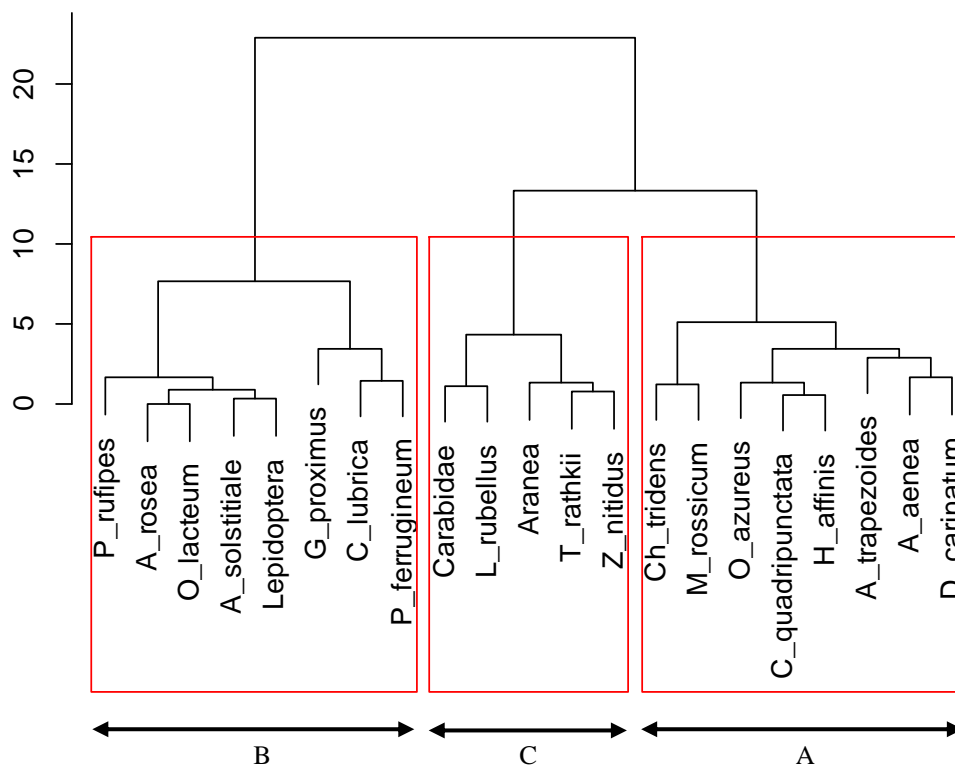


Рис. 4. Кластерный анализ структуры животного населения мезопедабионтов (метод Варда, евклидово расстояние).

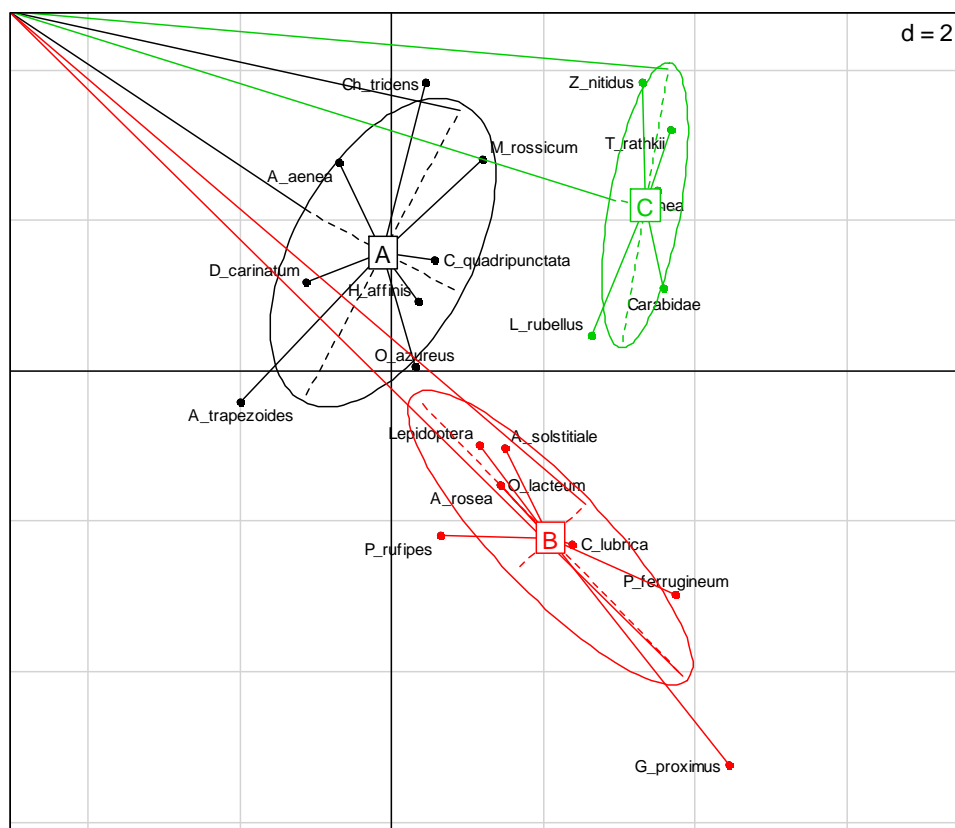


Рис. 5. Расположение функциональных групп в пространстве RLQ-осей.

Маркерами функциональной группы В являются гигрофильные сивланты, представители форморфы А2. Маркерами функциональной группы С являются эпигейные пратанты и паллодранты.

Центроид функциональной группы А наиболее близок к началу координат, что свидетельствует о том, что представители этой группы занимают наиболее типичные для участка сайты. Основными маркерами этой функциональной группы являются ксерофилы, фитофаги, представители степного ценофитического комплекса. Следует отметить, что функциональная группа А не является экологически однородной и представлена диапазоном трофоценоморф от мега- до ультрамегатрофоценоморф.

Пространственное размещение значений RLQ-осей представлено на рис. 6. В изменчивости RLQ-оси 1 линейный тренд описывает 15,7 % дисперсии, при этом в регрессионной модели, в которой в качестве предиктора выступают географические координаты, достоверными являются как ось абсцисс, так и ось ординат. Вероятно, что линейный тренд обусловлен неоднородностью состава технологической смеси грунта при закладке технозёма. Визуально участок представляет собой выровненную площадку, поэтому только исходную неоднородность грунтовой массы можно рассматривать как главную причину пространственной вариабельности условий в пределах изучаемого полигона.

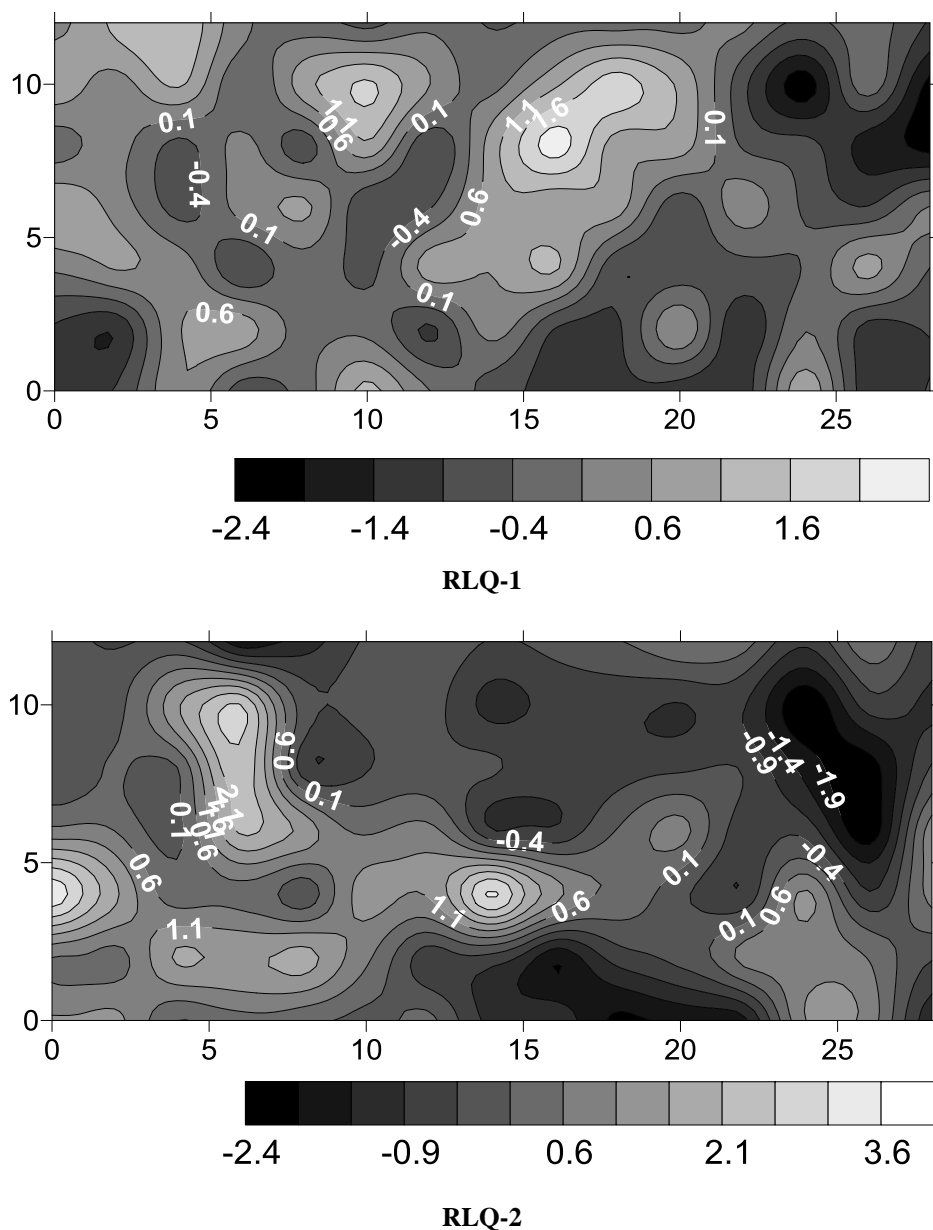


Рис. 6. Пространственная изменчивость RLQ-осей.

Антропогенный характер формирования почвы на изучаемом участке имеет несколько уровней гетерогенности, что обусловило существование изменчивости экологической обстановки для почвенных животных, отражённой в RLQ-оси 2. Как отмечено ранее, эта ось также связана с твёрдостью почвы. Линейный тренд описывает 18,3 % дисперсии, при этом только ось абсцисс достоверно влияет на данный показатель.

Заключение. В результате проведенного исследования установлено, что почвенная мезофауна характеризуется высокой степенью структурирования экологической ниши, которая охарактеризована с помощью выбранных в работе показателей — твёрдость и электропроводность почвы, высота травостоя и мощность подстилки. Характеристики экологической ниши мезопедобионтов свидетельствуют о том, что почвенные животные избегают тех участков технозёма, где твёрдость почвы достигает высоких значений. Представители различных экологических групп по-разному реагируют на вертикальное распределение твёрдости почвы, что приводит к формированию обособленных функциональных групп. Эти группы могут быть содержательно интерпретированы с помощью экоморфического анализа. Ключевым аспектом дифференциации животного населения данного полигона является выделение подстилочного и собственно почвенного блоков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Адаптивная стратегия отбора проб для оценки пространственной организации сообществ почвенных животных урбанизированных территорий на различных иерархических уровнях [Текст] / Ю. А. Балюк [и др.] // Биол. вестн. Мелитопольского гос. пед. ун-та им. Богдана Хмельницкого. — 2014. — № 4 (3). — С. 8–33.
- Андрусевич, К. В. Экологическое пространство животного населения дерново-литогенных почв на красно-бурых глинах [Текст] / К. В. Андрусевич // Грунтознавство. — 2014. — Т. 15, № 1–2. — С. 120–134.
- Бельгард, А. Л. Лесная растительность юго-востока УССР [Текст] / А. Л. Бельгард. — К. : Изд-во КГУ, 1950. — 263 с.
- Гиляров, М. С. Зоологический метод диагностики почв [Текст] / М. С. Гиляров. — М. : Наука, 1965. — 276 с.
- Жуков, О. В. Экоморфичний аналіз консорцій ґрунтових тварин [Текст] : моногр. / О. В. Жуков. — Дніпропетровськ : Вид-во «Свідлер А. Л.», 2009. — 239 с.
- Жуков, О. В. Экоморфи Бельгарда-Акімова та екологічні матриці [Текст] / О. В. Жуков // Екологія та ноосферологія. — 2010. — Т. 21, № 3–4. — С. 109–111.
- Жуков, О. В. Просторове варіювання екоморфичної структури ґрунтової мезофауни лісопаркового насадження (на прикладі парку в межах м. Дніпропетровська) [Текст] / О. В. Жуков, О. М. Кунах, Ю. О. Балюк // Вісн. Львів. нац. ун-ту. Сер. Біологічна. — 2014. — Вип. 65. — С. 224–237.
- Жуков, О. В. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Дошві черв'яки (Lumbricidae) [Текст] : моногр. / О. В. Жуков, О. С. Пахомов, О. М. Кунах. — Дніпропетровськ : Вид-во ДНУ, 2007. — 371 с.
- Кабарь, А. Н. Биолого-экологические свойства почвенного покрова ботанического сада Днепропетровского национального университета (становление, развитие, рациональное использование) [Текст] : дис. ... канд. биол. наук / А. Н. Кабарь. — Днепропетровск, 2003. — 203 с.
- Кунах, О. Н. Пространственная организация сообщества мезопедобионтов урботехнозёма [Текст] / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Грунтознавство. — 2013 а. — Т. 14, № 3–4 (23). — С. 76–97.
- Кунах, О. Н. Пространственное варьирование экоморфической структуры почвенной мезофауны урбозёма [Текст] / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Учен. зап. Таврического нац. ун-та им. В. И. Вернадского. Сер. «Биология, химия». — 2013 б. — Том 26 (65), № 3. — С. 107–126.
- Медведев, В. В. Твёрдость почвы [Текст] / В. В. Медведев. — Х. : Изд-во КП «Городская типография», 2009. — 152 с.
- Мірзак, О. В. Досвід дослідження ґрунтів великих промислових центрів степової зони України (на прикладі м. Дніпропетровська) [Текст] / О. В. Мірзак // Грунтознавство. — 2001. — Т. 1, № 1–2. — С. 87–92.
- Некоторые критерии и методы оценки экологического состояния почв в связи с озеленением городских территорий [Текст] / А. В. Смагин [и др.] // Почвоведение. — 2006. — № 5. — С. 603–615.
- Пространственная агроэкология и рекультивация земель [Текст] / А. А. Демидов [и др.]. — Днепропетровск : Изд-во «Свідлер А. Л.», 2013. — 560 с.
- Пространственная организация сообщества панцирных клещей (Acari: Oribatida) в почве сельскохозяйственного поля в условиях степной зоны Украины [Текст] / А. Д. Штирц [и др.] // Изв. Харьк. энтомот. о-ва. — 2013. — Т. XXI, вып. 1. — С. 49–60.
- Пространственная организация экологической ниши почвенной мезофауны урбозёма [Текст] / А. Е. Пахомов [и др.] // Вісн. Дніпропетровського ун-ту. Сер. Біологія. Екологія. — 2013. — Т. 21 (1). — С. 51–57.
- Раппопорт, А. В. Антропогенные почвы ботанических садов крупных городов и факторы их устойчивости [Текст] / А. В. Раппопорт, М. Н. Строганова // Влияние рекреации на лесн. экосистемы и их компоненты. — Пушино : ОНТИ ПНЦ РАН, 2004. — С. 249–288.
- Тарасов, В. В. Флора Дніпропетровської та Запорізької областей. Судинні рослини. Біологоекологічна характеристика видів [Текст] / В. В. Тарасов. — Дніпропетровськ : Вид-во ДНУ, 2005. — 276 с.
- Pennisi, V. 3 ways to measure medium EC [Text] / V. V. Pennisi, M. van Iersel // GMPro. — 2002. — Vol. 22, № 1. — P. 46–48.