

УДК: 631.4:634.9

Екоморфическая проекция пространственной организации сообщества почвенной мезофауны

О.Н.Кунах¹, А.В.Жуков², Ю.А.Балюк¹

¹Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара (Днепропетровск, Украина)

²Днепропетровский государственный аграрный университет (Днепропетровск, Украина)
Zhukov_dnepr@rambler.ru

В работе приведены результаты изучения пространственного варьирования экоморфической структуры почвенной мезофауны урбазема методами OMI- и RQL-анализа. Показано, что биогеоценотическая обстановка в месте расположения экспериментального полигона является типично луговой, мегатрофной, мезофильной, что способствует высокому уровню обилия почвенной мезофауны (212,59 экз./м²). В экологической структуре животного населения почвы преобладают палюданты, ультрагигрофилы, мезотрофоценоморфы, эпигейные 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 OMI-анализа описывают 77,82% 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 (OMI=4,68) уровень значимости составляет $p=0,01$, 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.

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

Екоморфічна проєкція просторової організації угруповання ґрунтової мезофауни

О.М.Кунах, О.В.Жуков, Ю.О.Балюк

У роботі наведені результати вивчення просторового варіювання екоморфічної структури ґрунтової мезофауни урбазему методами OMI- і RQL-аналізу. Показано, що біогеоценотична обстановка у місці розташування експериментального полігону є типово луговою, мезофільною та мегатрофною, що сприяє високому рівню чисельності ґрунтової мезофауни (212,59 экз./м²). У екологічній структурі тваринного населення ґрунту переважають палюданти, ультрагігрофіли, мезотрофоценоморфи, епігейні топоморфи, сапрофаги. Такі едафічні характеристики, як твердість ґрунту, електропровідність, потужність підстилки, а також висота травостою, відіграють важливу роль у структуриванні екологічної ніші угруповання мезопедобіонтів. Перші дві осі OMI-аналізу описують 77,82% 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 (OMI=4,68) рівень значимості становить $p=0,01$, що свідчить про важливу роль обраних змінних середовища для структуривання угруповання ґрунтової мезофауни. У результаті RLQ-аналізу й наступної кластерної процедури виявлені чотири ключових функціональних групи мезопедобіонтів і знайдена роль едафічних факторів у їх просторовому варіюванні.

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

The ecomorphic projection of soil mesofauna spatial organization

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

In the work, the results of study of the spatial organization of soil urbazem mesofauna have been processed by OMI-analysis methods. The vegetation has typically meadow megatrophic and mesophylic character that favorable for high level of soil mesofauna abundance (212 ind./m²). In ecological structure of soil animal community such groups as saprophages, paludants, ultra-hygrophils, mesotrophocoenomorphes, epigeic topomorphes are dominant. The measured edafic characteristics such as soil penetration resistance, electrical conductivity, litter depth and vegetation height have been shown to play an important role in structuration of an ecological niche of mesopedobionts community. First two axes of the OMI-analysis have been found to describe 77,82% of inertia that is quite enough for the description of differentiation of mesofauna ecological niches on

investigated range in space of the first two axes. Marginality average value (OMI=4,68) is significant for $p=0,01$ that testifies to an important role of the selected variables of environment for structuration of community of soil mesofauna. In the result of RLQ-analysis and following cluster procedures there have been revealed three key functional groups of mesopedobionts and the role of edafic factors in their spatial variation have been established.

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

Введение

Принадлежность животных к экологическим группам 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 (Бельгард, 1950) и животных (Акимов, 1954; Апостолов, 1970; Жуков, 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 та ін., 2007; Жуков, 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, трофоценоморфы, топоморфы, гигроморфы (Жуков та ін., 2007; Жуков, 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.

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 вариабельность 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 экосистем (Mouillot et al., 2006; Brind'Amour et al., 2009). 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).

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 (Thuiller et al., 2004; Santoul et al., 2005; Brind'Amour et al., 2011). Анализ RQL позволяет соотнести экологические особенности видов с условиями окружающей среды (Doledec et al., 1996). 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, RQL 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 ординации видов и сайтов (Thuiller et al., 2006). RQL-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 RQL по методу Варда дает функциональные группы (Minden et al., 2012). Оптимальное число групп можно получить с помощью критерия Калинского (Calinski, Harabasz, 1974). Кластеры показывают распределение видов в пространстве особенности видов – экологическое пространство (Minden et al., 2012).

Целью работы является изучить пространственную организацию экоморфического разнообразия почвенной мезофауны модельного полигона в пределах урбанизированной территории (парк им. Ю.Гагарина, г. Днепропетровск).

Материалы и методы

Исследования проведены 3 июня 2011 г. в ботаническом саду ДНУ имени Олеса Гончара (ранее – территория парка им. Ю.Гагарина, г. Днепропетровск). Исследуемый полигон № 4 находится на склоне северо-восточной экспозиции отрога балки Красноповстанческой (48°25'53.37"С, 35°2'18.74"В). Полигон состоит из 15 трансект, направленных в направлении вниз по склону балки к её тальвегу. Каждая трансекта составлена из 7 пробных точек. Расстояние между рядами в полигоне составляет 2 м.

Участок представляет собой искусственное лесопарковое насаждение. Древостой представлен кленом ясенелистым (*Acer negundo* L.), ясенем высоким (*Fraxinus excelsior* L.), акацией белой (*Robinia pseudoacacia* L.), липой сердцевидной (*Tilia cordata* Mill.). В травостое обильный подмаренник цепкий (*Galium aparine* L.), встречается лопух малый (*Arctium minus* (Hill) Bernh.), фиалка удивительная (*Viola mirabilis* L.) и гравилат городской (*Geum urbanum* L.). Растительность в целом имеет луговой облик (69,05% видов – пратанты), присутствуют также сивьанты (27,38%). Представители прочих ценоморф (палюданты, степанты и рудеранты) представлены в сообществе единично. Фитоиндикационное оценивание позволяет трофотоп изучаемого полигона оценить как мегатрофный, так как 73,81% видов растений относятся к мегатрофам. Гигротоп в целом имеет мезофильный характер (75,00% видов – мезофилы) с тенденцией к ксеромезофильным условиям (14,29% – ксеромезофилы).

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 $\pm 8\%$. 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 приведено по А.Л.Бельгарду (1950) и В.В.Тарасову (2005), Q-таблица представлена экоморфами почвенных животных (Жуков, 2009).

Статистические процедуры RQL- и OMI-анализов выполнены с помощью пакета ade4 для оболочки R (The R Foundation for Statistical Computing, 2010). Значимость RQL 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 212,59 экз./м². Дождевые черви являются многочисленной и разнообразной группой сапрофагов в пределах полигона и представлены 6 видами. Доминантом является почвенно-подстилочный *Lumbricus rubellus* Hoffmeister, 1843. Его численность составляет 85,64 экз./м². Несколько по обилию этому виду уступает собственно почвенный дождевой червь *Aporrectodea caliginosa trapezoides* (Duges, 1828) с численностью 50,29 экз./м². Наряду с указанным видом к экологической группе эндогейных червей относятся *Aporrectodea rosea rosea* (Savigny, 1826) и *Octolasion lacteum* (Oerley, 1885). К экологической группе почвенно-подстилочных дождевых червей относится *Dendrobaena veneta* (Rosa, 1896), к норникам – *Octodrilus transpadanus* (Rosa, 1884). Диапазон гигроморф дождевых червей находится в пределах от ультрагигрофилов до мезофилов. Ценоморфический спектр также весьма широк – среди дождевых червей представлены пратанты, степанты паллюданты и сальванты. Таким образом, комплекс дождевых червей изучаемого полигона обилен и разнообразен как в таксономическом, так и экологическом аспектах.

Помимо дождевых червей к трофической группе сапрофагов принадлежит мокрица *Trachelipus rathkii* (Brandt, 1833), численность которой составляет 1,07 экз./м². Мокрицы наряду с имеющими раковину моллюском *Discus ruderatus* (W. Hartmann, 1821), многосвязом *Schizothuranius dmitriewi* (Timotheew, 1897) и дождевым червем *Octolasion lacteum* (Oerley, 1885) формируют комплекс кальцефилов.

Хищные губоногие многоножки представлены эндогейной землянкой *Geophilus proximus* C.L.Koch 1847 (16,00 экз./м²). Следует отметить отсутствие в комплексе обычных для лесных сообществ подстилочных котянок. Хищники также представлены личинками жуков-щелкунов *Athous haemorrhoidalis* (Fabricius, 1801), имаго жужелиц (при ручном разборе проб встречен *Badister bullatus* (Schrank, 1798)), коротконадкрылых жуков, личинками двукрылых сем. Stratiomyidae и пауками.

Доминирующей группой среди фитофагов являются почвообитающие личинки листоедов (Chrysomelidae) подгрызающих совок (Noctuidae). Также эта трофическая группа представлена личинками пластинчатоусых жуков (*Amphimallon assimile* (Herbst, 1790) и моллюсками.

Основу ценоморфической структуры мезофауны составляют паллюданты (40,28% по обилию), несколько ниже в сообществе пратантов (24,94%) и сальвантов (21,15%) и степантов (13,62%) (рис. 1). В целом, ценоморфическая структура является достаточно выровненной, что свидетельствует об амфиценоцическом характере сообщества почвенных животных.

Таблица 1.

Видовой состав и обилие почвенной мезофауны участка №4

Класс	Семейство	Вид	Ценоморфа	Гигроморфа	Центрофоморфа	Топоморфа	Трофоморфы	Плотность, экз./м ²
Tun Annelidae								
Oligochaeta	Lumbricidae	<i>Aporrectodea caliginosa trapezoides</i> (Duges, 1828)	Pr	Hg	MsTr	End	SF	50,29
		<i>A. rosea rosea</i> (Savigny, 1826)	St	Ms	MgTr	End	SF	2,74
		<i>Dendrobaena veneta</i> (Rosa, 1896)	Sil	Ms	UMgTr	Ep	SF	15,70
		<i>Lumbricus rubellus</i> Hoffmeister, 1843	Pal	UHg	MsTr	Ep	SF	85,64
		<i>Octodrilus transpadanus</i> (Rosa, 1884)	St	Hg	MgTr	Anec	SF	5,49
		<i>Octolasion lacteum</i> (Oerley, 1885)	Sil	Ms	MsTr	End	SF	7,47
Tun Arthropoda								
Arachnida	Aranei	<i>Aranea spp.</i>	St	Ks	MsTr	Ep	ZF	1,07
Chilopoda	Geophilidae	<i>Geophilus proximus</i> C.L.Koch, 1847	St	Ms	MsTr	Anec	ZF	16,00
Diplopoda	Polydesmidae	<i>Schizothuranius dmitriewi</i> (Timotheew, 1897)	Sil	Hg	MgTr	Ep	SF	3,66
Insecta	Carabidae	<i>Badister bullatus</i> (Schrank, 1798)	Sil	Ks	UMgTr	Ep	ZF	0,46
	Chrysomelidae	<i>Chrysomelidae spp. (larv.)</i>	St	Ks	UMgTr	End	FF	2,44
	Elateridae	<i>Athous haemorrhoidalis</i> (Fabricius, 1801) (larv.)	Pr	Ms	MsTr	End	ZF	0,91
	Noctuidae	<i>Lepidoptera spp. (larv.)</i>	St	Ms	MsTr	End	FF	1,22
	Scarabaeidae	<i>Amphimallon assimilis</i> (Herbst, 1790) (larv.)	Sil	Ms	MgTr	End	FF	0,30
	Stratiomyidae	<i>Stratiomyidae sp. sp.</i>	Pr	Ms	OITr	Ep	ZF	0,76
	Staphilinidae	<i>Staphilinus sp.</i>	Sil	Hg	MsTr	Ep	ZF	8,84
Malacostraca	Trachelipodidae	<i>Trachelipus rathkii</i> (Brandt, 1833)	Pr	UHg	MgTr	Ep	SF	1,07
Tun Mollusca								
Gastropoda	Patulidae	<i>Discus ruderatus</i> (W. Hartmann, 1821)	Sil	UHg	UMgTr	Ep	FF	8,53

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

Среди гигроморф преобладают ультрагигрофилы (44,80%), несколько меньше гигрофилов (32,12%) и мезофилов (21,21%). Очень низкая доля в сообществе ксерофилов (1,87%). В сообществе доминируют мезотрофоценоморфы (80,93%). В структуре топоморф очевидным является преобладание обитателей подстилки и верхнего почвенного горизонта (эпигейных форм 59,14%). Существенно меньше эндогенных форм (30,75%) и норников (10,11%). В трофической структуре безусловными доминантами являются сапрофаги (80,94%). Доля зоофагов составляет 13,19%, а фитофагов – 5,88%.

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

Для твердости почвы в изучаемом участке характерно увеличение значений от верхнего почвенного слоя до слоя 20–25 см, после чего этот показатель выходит на плато. Начиная с глубины 35–40 см наблюдается увеличение твердости почвы. Коэффициент вариации твердости практически линейно увеличивается с ростом глубины до слоя 40–45 см, после чего наблюдается некоторое снижение уровня варьирования этого признака.

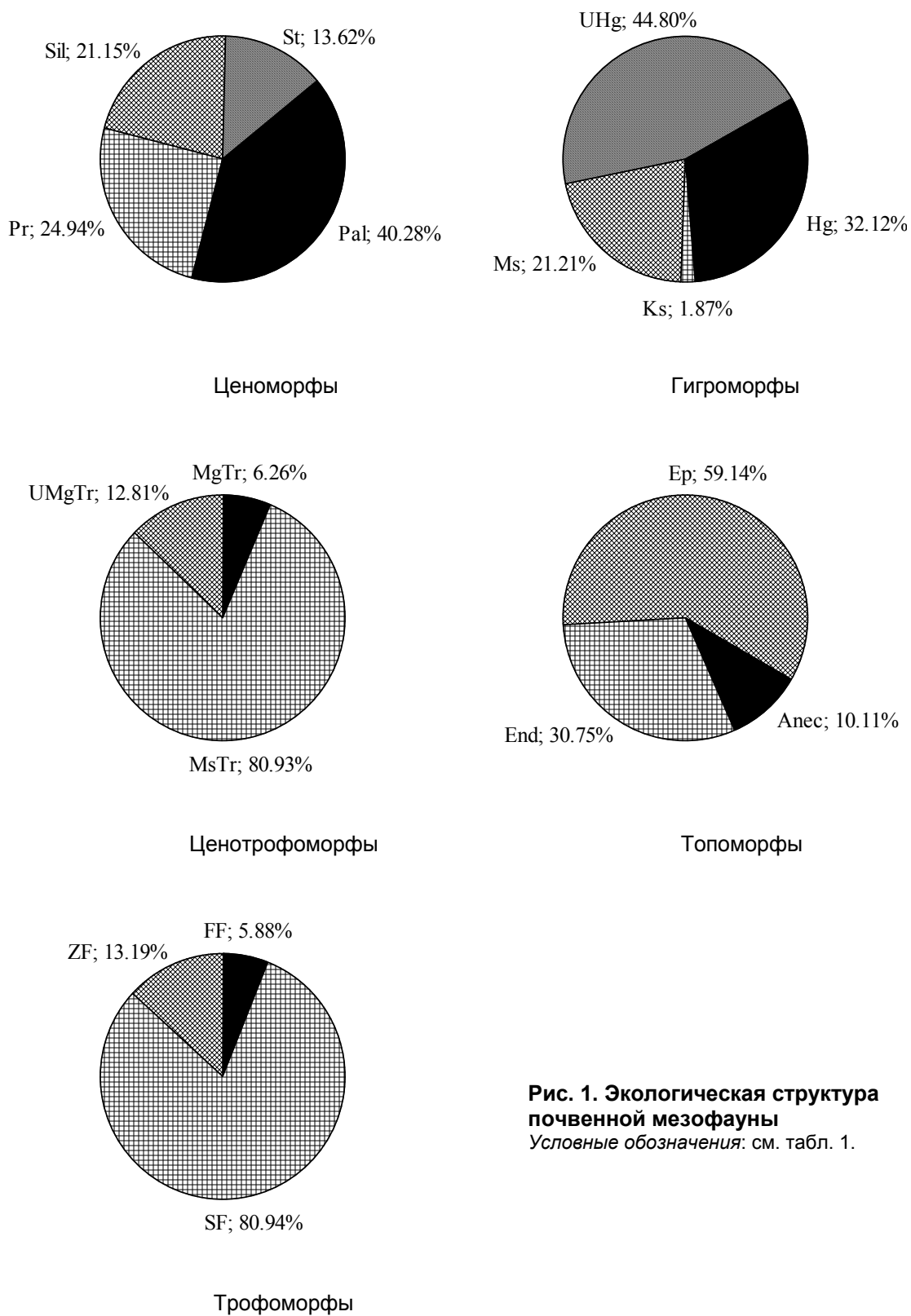


Рис. 1. Экологическая структура почвенной мезофауны
Условные обозначения: см. табл. 1.

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	2,56	2,42	2,71	29,41	-0,65	-0,49
5–10 см	3,00	2,77	3,23	40,12	-0,78	-0,25
10–15 см	3,29	2,98	3,60	48,47	-0,83	-0,18
15–20 см	3,34	2,96	3,71	58,64	-0,92	0,04
20–25 см	3,45	3,01	3,88	65,48	-0,89	0,17
25–30 см	3,45	2,96	3,94	73,25	-0,90	0,30
30–35 см	3,45	2,91	3,98	80,25	-0,93	0,24
35–40 см	3,48	2,92	4,05	83,13	-0,91	0,25
40–45 см	3,57	2,96	4,17	87,75	-0,83	0,21
45–50 см	3,79	3,19	4,39	81,51	-0,85	0,15
<i>Физические свойства</i>						
Электропроводность, дСм/см	0,32	0,24	0,40	133,84	0,43	0,39
Температура слоя почвы 5–7 см, °С, 30.08.2011	17,68	17,61	17,74	1,93	-0,32	-0,08
- 15.09.2011	15,73	15,68	15,78	1,63	-0,49	-0,07
- 25.10.2011	8,82	8,72	8,91	5,37	0,24	0,09
- 31.08.2013	18,43	18,24	18,61	5,10	-0,12	-0,57
<i>Высота травостоя и мощность подстилки</i>						
Мощность подстилки, см	1,42	1,29	1,55	46,81	0,35	0,34
Высота травостоя, см	63,29	60,23	66,34	24,94	-0,11	0,07

Таблица 3.

Анализ маргинальности видов сообщества мезофауны

Виды	Сокращение	Инерция	OMI	Tol	Rtol	omi	tol	rtol	p-уровень
<i>A. assimilis</i> (larv.)	A_assimilis_larv	7,91	2,02	0,15	5,74	25,50	1,90	72,60	0,77
<i>A. c. trapezoides</i>	A_trapezoides	14,88	0,52	5,60	8,76	3,50	37,60	58,80	0,03
<i>A. r. rosea</i>	A_rosea	11,10	2,61	0,89	7,60	23,50	8,00	68,50	0,09
<i>Aranea</i>	Aranea	32,57	9,06	9,87	13,63	27,80	30,30	41,90	0,03
<i>A. haemorrhoidalis</i>	A_haemorrhoidalis	20,09	0,90	7,95	11,23	4,50	39,60	55,90	0,36
<i>B. bullatus</i>	B_bipustulatus	8,88	3,15	0,16	5,56	35,50	1,80	62,70	0,23
<i>D. ruderatus</i>	D_ruderatus	15,86	1,06	4,65	10,16	6,70	29,30	64,00	0,08
<i>D. veneta</i>	D_veneta	14,34	0,81	3,39	10,14	5,70	23,70	70,70	0,36
<i>G. proximus</i>	G_proximus	20,20	1,09	9,89	9,22	5,40	49,00	45,60	0,01
<i>Lepidoptera</i>	Lepidoptera	18,22	3,05	1,71	13,46	16,80	9,40	73,90	0,38
<i>L. rubellus</i>	L_rubellus	15,64	0,10	1,34	14,20	0,60	8,60	90,80	0,31
<i>O. transpadanus</i>	O_transpadanus	18,19	0,62	2,10	15,46	3,40	11,60	85,00	0,44
<i>O. lacteum</i>	O_lacteum	18,47	0,83	1,51	16,13	4,50	8,20	87,30	0,17
<i>Sch. dmitriewi</i>	Sch_dmitriewi	15,95	3,42	3,34	9,19	21,40	20,90	57,60	0,06
<i>Staphylinus</i>	Staphylinus	14,55	1,57	0,38	12,61	10,80	2,60	86,60	0,43
<i>Stratiomyidae</i>	Stratiomyidae	15,74	7,43	2,55	5,77	47,20	16,20	36,60	0,02
<i>T. rathkii</i>	T_rathkii	16,78	0,79	6,19	9,80	4,70	36,90	58,40	0,13
OMI		-	4,68	-	-	-	-	-	0,01

Условные обозначения: OMI – 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.

Электропроводность почвы в среднем составляет 0,32 дСм/см и характеризуется коэффициентом вариации 133,84%. Основным модулятором электропроводности можно признать

влажность почвы. При измерении температуры мы в большей степени преследовали цель изучить пространственный аспект этого важного экологического показателя. Коэффициент вариации температуры в различные периоды измерений находится в диапазоне 1,63–5,37 %.

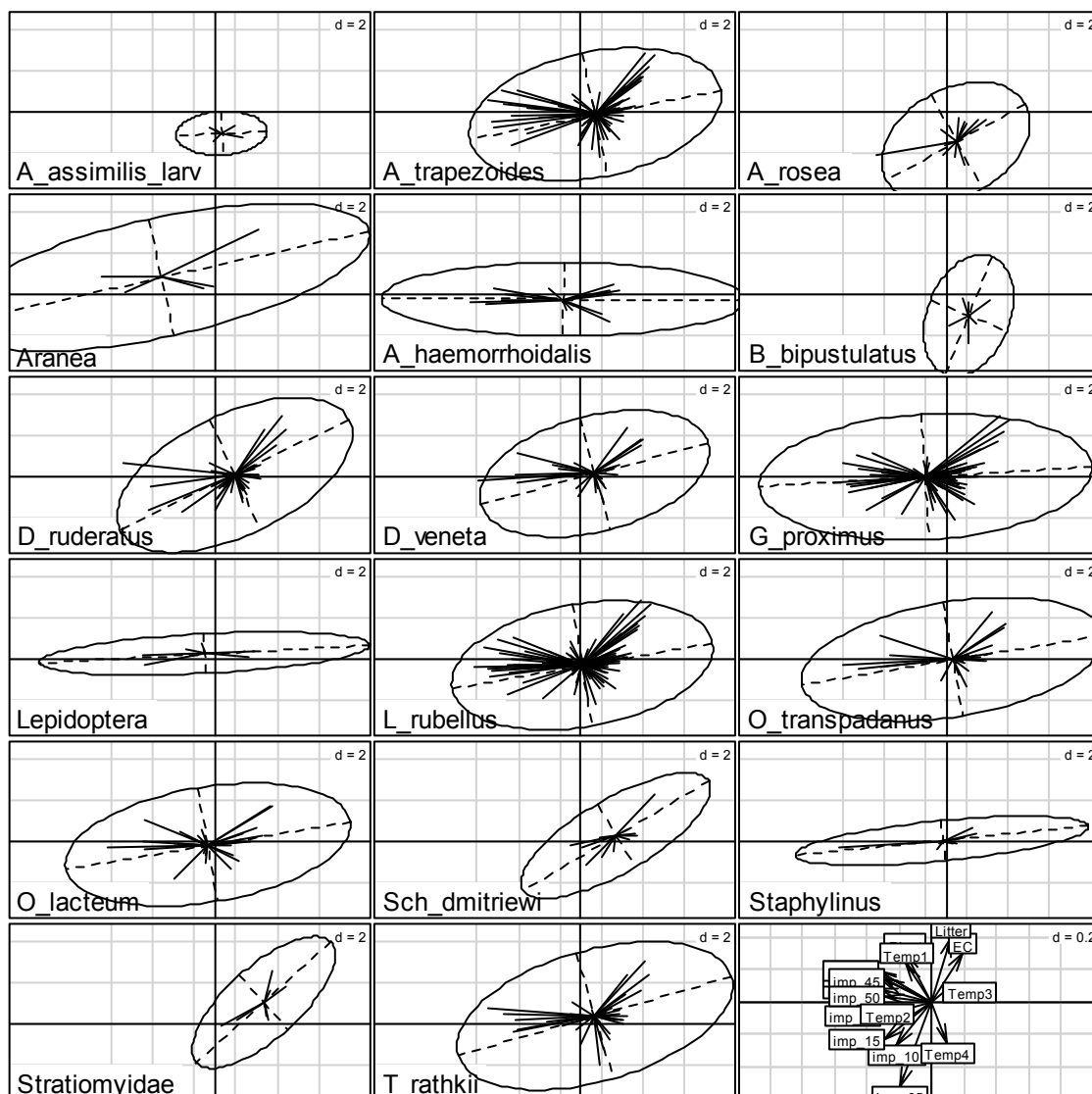


Рис. 2. Экологические ниши видов почвенной мезофауны

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.

Мощность подстилки в среднем составляет 1,42 см и варьирует в достаточно широких пределах (коэффициент вариации 46,81%). Несколько ниже коэффициент вариации для высоты травостоя (24,94%) при среднем уровне этого показателя 63,29 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 0,68. Первая ось, полученная в результате ОМІ-анализа, описывает 63,19%, а вторая – 14,62% инерции. Таким образом, первые две оси описывают 77,82% 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=4,68) уровень значимости составляет $p=0,01$, что свидетельствует о важной роли выбранных переменных среды для структурирования сообщества почвенной мезофауны.

Маргинальность, которая статистически достоверно отличается от случайной альтернативы, характерна для 4 видов из 17, для которых проведен ОМІ-анализ (табл. 3). Таким образом, для большинства видов изучаемого полигона типичные эдафические условия совпадают с центроидом их экологической ниши.

Конфигурация экологических ниш представлена на рис. 2.

Результаты анализа RLQ представлены в табл. 2 и на рис. 3. Установлено, что 87,53% общей вариации (общей инерции) описывают первые две оси RLQ (73,57 и 13,95% соответственно). Процедура *randtest* подтвердила значимость результатов RLQ-анализа на p -уровне 0,02.

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).

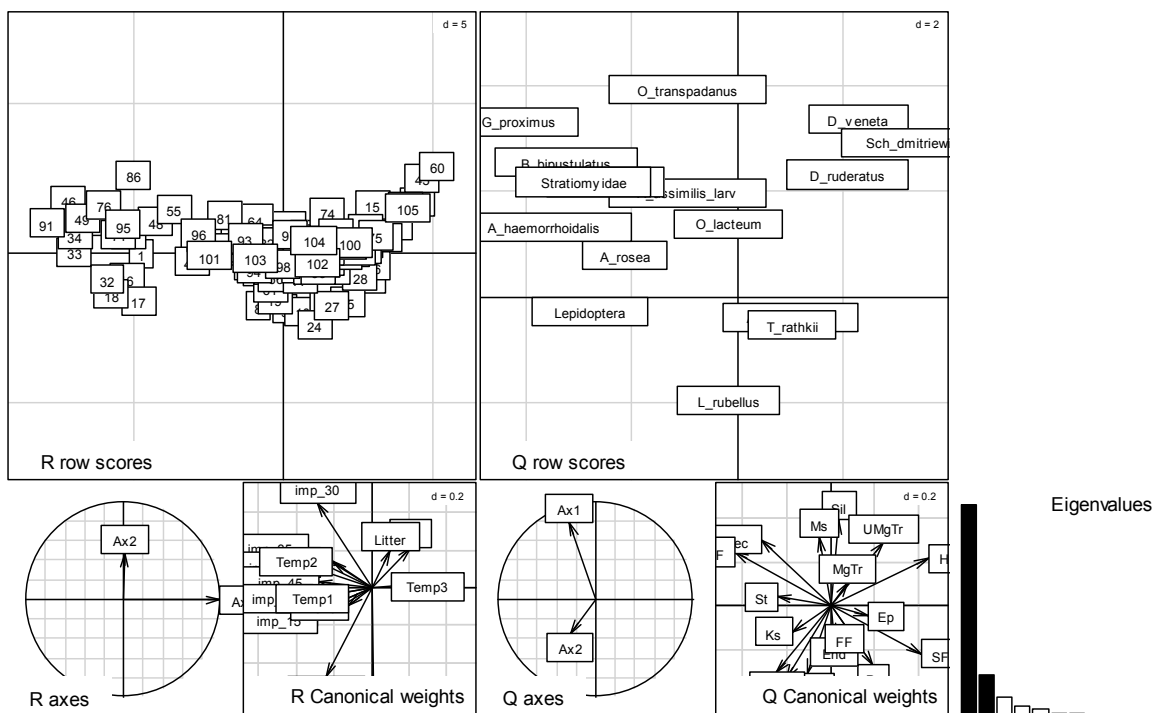


Рис. 3. Результаты анализа RLQ

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, характеризуется сильной корреляцией с твердостью почвы на всех глубинах (табл. 1). Это свидетельствует о том, что общий уровень твердости почвы является важнейшим фактором, который структурирует сообщество мезопедобионтов в изучаемом полигоне. Также ось 1 положительно коррелирует с электропроводностью и мощностью подстилки и негативно – с температурой почвы в преимущественном числе дат измерений и высотой травостоя. Характер изменчивости физических свойств почвы, связанных с осью 1, позволяет предположить, что пространственное варьирование влажности почвы является ключевой причиной, управляющей изменчивостью указанных почвенных свойств.

Ось 2 позитивно коррелирует с твердостью почвы в нижних почвенных слоях (20–50 см) и негативно – в верхних (0–15 см). Также ось 2 позитивно коррелирует с электропроводностью и мощностью подстилки.

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

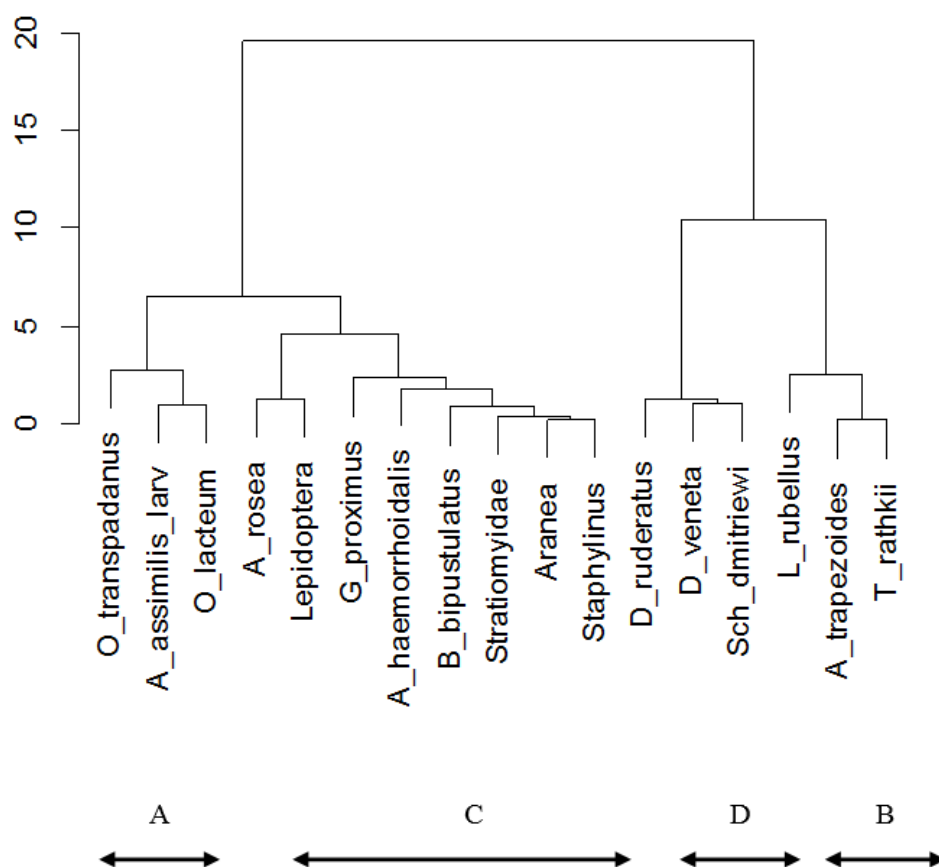


Рис. 4. Кластерный анализ структуры животного населения мезопедобионтов

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

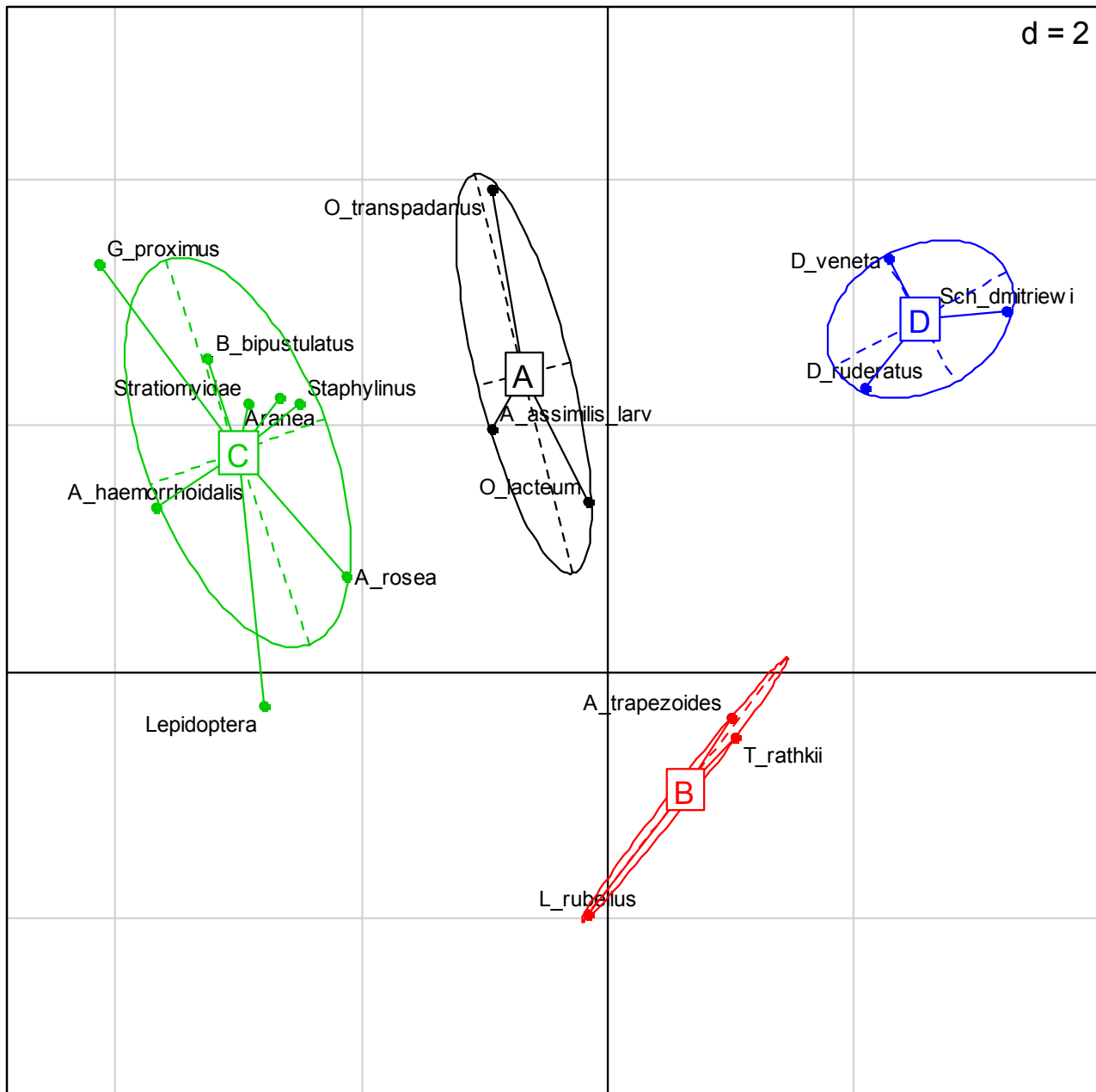


Рис. 5. Расположение функциональных групп в пространстве RLQ-осей

Функциональная группа А включает мезофильных сильвантов (*Octolasion lacteum* и *Amphimallon assimilis*) и гигрофильного степанта *Octodrilus transpadanus*. Очевидно, последний вид в данном биотопе предпочитает лесные мезофильные микростанции и выступает в роли мезофильного сильванта. Данная функциональная группа чувствительна к вертикальной дифференциации почвенного профиля (маркер – ось 2). Вертикальная дифференциация характерна для лесных почв, что позволяет ось 2 интерпретировать как маркер процесса сильватизации. В условиях изучаемого биотопа тренд сильватизации связан с ультратрофоценоморфой, что позволяет предположить ключевую роль минерального питания эдафотоп в конкурентном преимуществе лесного ценоза.

Антагонистом группы-маркера сильватизации является функциональная группа В. Эта группа является комплексом пратантов (*Aporrectodea trapezoides* и *Trachelipus rathkii*) и палюдантов (*Lumbricus rubellus*). Данная группа имеет преимущественно ультрагигрофильный мезотрофный облик. Следует отметить, что группировки А и В дифференцируются по оси 2, которая не является доминантным фактором структурирования сообщества. Основной облик сообщества определяется осью 1 и, соответственно, антагонизмом функциональных групп С и D.

Функциональная группа D маркируется максимальными значениями осей 1 и 2 и включает в себя эпигейных сильвантов *Dendrobaena veneta*, *Discus ruderatus* и *Schizothuranius dmitriewi*. В гигроморфическом отношении эта группа весьма разнородна, но очевидно, что в условиях изучаемого биотопа её представители тяготеют к гигрофильным условиям. Функциональная группа С богата в видовом отношении и весьма гетерогенна в экологическом аспекте, о чем свидетельствует значительная площадь эллипсоида, который обозначает зону её экологического оптимума. Ядро группы представляют эпигейные хищники. Негативные значения оси 1 обозначают твердые участки почвы. К твердости почвы эпигейные формы восприимчивы в меньшей степени. Также в группу С входят собственно почвенные степанты *Aporrectodea rosea* и *Lepidoptera* spp. (larv.), которые приспособлены к перемещению в плотном субстрате.

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.

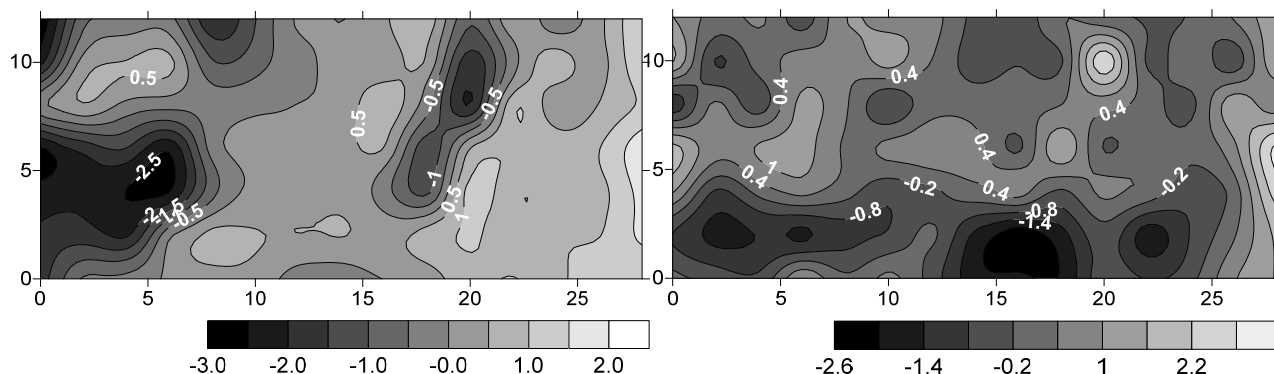


Рис. 6. Пространственная изменчивость RLQ-осей (слева – верхняя часть склона, справа – нижняя)

Значения оси 1 закономерно изменяются в направлении вдоль по склону, что подтверждает предположение о том, что градиент условий влажности является главной причиной формирования комплекса экологических особенностей, которые выражаются этой осью. В верхней части склона наблюдаются более твердые и менее влажные почвы, в нижней, напротив, менее твердые и более влажные. Пространственный паттерн, который маркируется осью 2, в большей степени можно охарактеризовать как мозаичную структуру, состоящую из компактных локусов. Такая структура может быть результатом гетерогенности среды, обусловленной структурой древостоя. Таким образом, пространственная картина изменчивости интегральных переменных, которые описывают характер влияния экологических факторов на экологическую организацию сообщества почвенных беспозвоночных, не противоречит их содержательной интерпретации, сделанной ранее.

Заключення

Процедура RLQ-аналіза дозволяє оцінити взаємозв'язок трьох важливіших характеристик ґрунтової екосистеми: едафічних факторів, видового різноманіття і його екоморфної структури. Екоморфи відображають особливості адаптації тварин до різних аспектів біогеоценологічного середовища. В реаліях конкретного сооценозу спостерігається зв'язана змінюваність екоморф, що відкриває можливість дати об'ємну характеристику його екоморфної організації. В умовах степної зони градієнт вологості є суттєвим фактором структурування екологічних сооценозів на різних масштабних рівнях. Процедура збору і обробки даних, розглянута в цій статті, замість тривіальної констатації значущості вологості ґрунту для мезофауни розкриває механізм реагування сооценозу на цей екологічний фактор. Ми бачимо характер трансформації в градієнті умов вологості трофічної, топическої, ценоморфної і трофоценоморфної структури тваринного населення. Важливо відзначити наявність якісних дискретних перебудов екологічної (екоморфної) структури сооценозу мезопедобіонтів в градієнті континуального фактора вологості ґрунту, що виражається в послідовному розташуванні функціональних груп вздовж осі 1 RLQ-аналіза.

Список літератури

- Акимов М.П. Биоморфический метод изучения биоценозов // Бюллетень Московского о-ва исп. природы. – Т. LIX (3). – 1954. – С. 27–36. /Akimov M.P. Biomorficheskiy metod izucheniya biotsenozov // Byulleten' Moskovskogo o-va isp. prirody. – T. LIX (3). – 1954. – S. 27–36./
- Апостолов Л.Г. Вредная энтомофауна лесных биогеоценозов юго-востока Украины. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Харьков, 1970. – 45с. /Apostolov L.G. Vrednaya entomofauna lesnykh biogeotsenozov yugo-vostoka Ukrainy. Avtoref. dis. ...dokt. biol. nauk. – Khar'kov, 1970. – 45s./
- Бельгард А.Л. Лесная растительность юго-востока УССР. – Киев: Изд-во КГУ, 1950. – 263с. /Bel'gard A.L. Lesnaya rastitel'nost' yugo-vostoka USSR. – Kiev: Izd-vo KGU, 1950. – 263s./
- Бельгард А.Л. Степное лесоведение. – М.: Лесная промышленность, 1971. – 336с. /Bel'gard A.L. Stepnoye lesovedeniye. – M.: Lesnaya promyshlennost', 1971. – 336s./
- Жуков О.В. Екоморфний аналіз консорцій ґрунтових тварин. – Д.: Вид-во «Свідлер А.Л.», 2009. – 239с. /Zhukov O.V. Ekomorfichnyy analiz konsortsiy gruntovykh tvaryn. – D.: Vyd-vo «Svidler A.L.», 2009. – 239s./
- Жуков О.В., Пахомов О.Є., Кунах О.М. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Доцвілі черв'яки (Lumbricidae). – Д.: Вид-во Дніпропетр. нац. ун-ту, 2007. – 371с. /Zhukov O.V., Pakhomov O.Ye., Kunakh O.M. Biologichne riznomanittya Ukrainy. Dnipropetrovs'ka oblast'. Doshchovi cherv'yaky (Lumbricidae): monogr. – D.: Vyd-vo Dnipropetr. nats. un-tu, 2007. – 371s./
- Пахомов А.Є., Кунах О.Н., Жуков А.В., Балюк Ю.А. Пространственная организация экологической ниши почвенной мезофауны урбозема // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. 2013. – Т. 21 (1) – С. 51–57. /Pakhomov A.Ye., Kunakh O.N., Zhukov A.V., Balyuk Yu.A. Prostranstvennaya organizatsiya ekologicheskoy nishi pochvennoy mezofauny urbozema // Visnyk Dnipropetrovs'kogo universytetu. Biologiya. Ekologiya. – 2013. – T. 21 (1) – S. 51–57./
- Тарасов В.В. Флора Дніпропетровської та Запорізької областей. Судинні рослини. Біологоекологічна характеристика видів. – Д.: Вид-во ДНУ, 2005. – 276с. /Tarasov V.V. Flora Dnipropetrovs'koi ta Zaporiz'koi oblastey. Sudynni roslyny. Biologoeekologichna kharakterystyka vydiv. – D.: Vyd-vo DNU, 2005. – 276 s./
- Angermeier P.L., Winston M. R. Local vs regional influences on local diversity in stream fish community of Virginia // Ecology. – 1998. – Vol. 79. – P. 911–927.
- Austen D.J., Bayley P.B., Menzel B.W. Importance of the guild concept to fisheries research and management // Fisheries. – 1994. – Vol. 19. – P. 12–20.
- Bernhardt-Romermann M., Romermann C., Nuske R. et al. On the identification of the most suitable traits for plant functional trait analyses // Oikos. – 2008. – Vol. 117. – P. 1533–1541.
- Brind'Amour A., Boisclair D., Dray S., Legendre P. Relationships between species feeding traits and environmental conditions in fish communities: a three-matrix approach // Ecological Applications. – 2011. – Vol. 21 (2). – P. 363–377.
- Calinski T., Harabasz J. A dendrite method for cluster analysis // Commun. Stat. – 1974. – Vol. 3. – P. 1–27.
- Doledec S., Chessel D., Ter Braak C.J.F., Champely S. Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method // Environ. Ecol. Stat. – 1996. – Vol. 3. – P. 143–166.

-
- Doledec S., Chessel D., Gimaret-Carpentier C. Niche separation in community analysis: a new method // *Ecology*. – 2000. – Vol.81. – P. 2914–2927.
- Dray S., Pettoirelli N., Chessel D. Matching data sets from two different spatial samples // *J. Veg. Sci.* – 2002. – Vol.13. – P. 867–874.
- Mason N.W.H., Mouillot D., Lee W.G., Wilson J.B. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity // *Oikos*. – 2005. – Vol.111. – P. 112–118.
- McGill B.J., Enquist B.J., Weiher E., Westoby M. Rebuilding community ecology from functional traits // *Trends Ecol. Evol.* – 2006. – Vol.21. – P. 178–185.
- Minden V., Andratschke S., Spalke J. et al. Plant-trait environment relationships in salt marshes: deviations from predictions by ecological concepts // *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. – 2012. – Vol.14. – P. 183–192.
- Olden J. D., Jackson D. A. A comparison of statistical approaches for modelling fish species distributions // *Freshwater Biology*. – 2002. – Vol.47. – P. 1976–1995.
- Pennisi B.V., van Iersel M. 3 ways to measure medium EC // *GMPPro*. – 2002. – Vol.22 (1). – P. 46–48.
- Santoul F., Cayrou J., Mastrorillo S., Cereghino R. Spatial patterns of the biological traits of freshwater fish communities in south-west France // *Journal of Fish Biology*. – 2005. – Vol.66. – P. 301–314.
- The R Foundation for Statistical Computing. – 2010. R Version 2.12.1.
- Thuiller W., Lavorel S., Midgley G. et al. Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for *Leucadendron* taxa // *Ecology*. – 2004. – Vol.85. – P. 1688–1699.
- Tonn W.M., Magnuson J.J., Rask M., Toivonen J. Intercontinental 1 comparison of small-lake fish assemblages: the balance between local and regional processes // *The American Naturalist*. – 1990. – Vol.136. – P. 345–375.
- Zobel M. The relative role of species pools in determining plant species richness: alternative explanation of species coexistence? // *Trends in Ecology and Evolution*. – 1997. – Vol.12. – P. 266–269.

Представлено: О.В.Прокопенко / Presented by: O.V.Prokopenko

Рецензент: Д.А.Шабанов / Reviewer: D.A.Shabanov

Подано до редакції / Received: 24.10.2013