

## ••• ЗООЛОГІЯ ТА ЕКОЛОГІЯ ••• ZOOLOGY AND ECOLOGY •••

УДК: 574.21: 574.22

### **Пространственная организация сообщества мезопедобионтов дерново-боровой почвы на арене р. Днепр** **А.В.Жуков, О.Н.Кунах, В.А.Новикова**

*Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара (Днепропетровск, Украина)*  
*zhukov\_dnepr@rambler.ru*

Исследовано соотношение эдафических факторов и пространственных переменных в структурировании сообщества почвенных мезопедобионтов дерново-боровой почвы на арене р. Днепр в пределах природного заповедника «Днепровско-Орельский». Исследовательский полигон состоит из 7 трансект; каждая трансекта составлена из 15 пробных точек. Расстояние между рядами в полигоне составляет 3 м. В каждой точке были сделаны почвенно-зоологические пробы для количественного учета почвенной мезофауны, описана растительность, измерена твердость, плотность, влажность и температура почвы и установлен её фракционный состав. Установлено, что мезопедобионты песчаной степи на арене р. Днепр находятся в экстремальных условиях, что отражается в низком уровне численности и видового богатства сообщества почвенной мезофауны. Статистически значимыми предикторами структуры сообщества почвенных животных являются шесть главных компонент, из которых одна относится к категории растительных факторов, одна – к категории твердости почвы и пять – к эдафическим факторам. Пространственные PCNM-переменные обладают значительно большей предсказательной способностью для описания структуры сообщества мезопедобионтов, чем эдафические факторы. Значительная компонента варьирования эдафических переменных также является пространственно структурированной. Пространственные PCNM-переменные представляют различные иерархические уровни пространственной организации сообщества мезопедобионтов. Широкомасштабная и в меньшей степени – среднемасштабная компоненты отражают варьирование пространственно структурированных факторов среды. Детальномасштабная компонента отражает нейтральный аспект структурирования сообщества.

**Ключевые слова:** почвенная мезофауна, эдафические факторы, пространственные переменные, теория ниши, теория нейтрального разнообразия.

### **Просторова організація угруповання мезопедобіонтів дерново-борового ґрунту на арені р. Дніпро** **О.В.Жуков, О.М.Кунах, В.О.Новікова**

Досліджено співвідношення едафічних факторів і просторових змінних у структуруванні угруповання ґрунтових мезопедобіонтів дерново-борового ґрунту на арені р. Дніпро в межах природного заповіднику «Дніпровсько-Орільський». Дослідницький полігон складається з 7 трансект; кожна трансекта складена з 15 пробних точок. Відстань між рядами в полігоні становить 3 м. У кожній точці були зроблені ґрунтово-зоологічні проби для кількісного обліку ґрунтової мезофауни, описана рослинність, виміряна твердість, щільність, вологість і температура ґрунту та визначено його фракційний склад. Установлено, що мезопедобіонти піщаного степу на арені р. Дніпро перебувають в екстремальних умовах, що відбивається у низькому рівні чисельності та видового багатства угруповання ґрунтової мезофауни. Статистично значущими предикторами структури угруповання ґрунтових тварин є шість головних компонент, з яких одна належить до категорії рослинних факторів, одна – до категорії твердості ґрунту та п'ять – до едафічних факторів. Просторові PCNM-змінні демонструють значно більшу прогностичну цінність для описання структури угруповання мезопедобіонтів, ніж едафічні фактори. Значна компонента варіювання едафічних змінних також є просторово структурованою. Просторові PCNM-змінні представляють різні ієрархічні рівні просторової організації угруповання мезопедобіонтів. Широкомасштабна та у меншому ступені – середньомасштабна компоненти відбивають варіювання просторово структурованих факторів середовища. Детальномасштабна компонента відбиває нейтральний аспект структуривання угруповання.

**Ключові слова:** ґрунтова мезофауна, едафічні фактори, просторові змінні, теорія ніші, теорія нейтрального різноманіття.

## The spatial organization of mesopedobionts community of sod pinewood soils on the arena of the river Dnepr

A.V.Zhukov, O.N.Kunah, V.A.Novikova

The role of the edaphic factors and spatial variables in structuration of mesopedobionts community of sod pinewood soils on the arena of the river Dnepr within natural reserve "Dneprovsko-Orelsky" has been investigated. The research range consists of 7 transects, and each is made of 15 sample points. The distance between numbers in range makes 3 m. In each point soil-zoological tests for the quantitative account of soil mesofauna have been made, the vegetation has been described, penetration resistance, density, humidity and temperature of soil have been measured and its fractional structure has been established. Mesopedobionts of sandy steppe on the arena of the river Dnepr have been established to be in extreme conditions that is reflected by low level of abundance and species richness of the community of soil mesofauna. Six principal components have been found to be significant predictors of the mesopedobionts community structure from which one concerns a category of vegetative factors, one – to a category of soil penetration resistance and five – edaphic factors. Spatial PCNM-variables have been revealed as being much more predictive for the description of mesopedobionts community structure than edaphic factors. Considerable component of edaphic variables variation also is spatially structured. Spatial PCNM-variables represent various hierarchical levels of the spatial organization of mesopedobionts community. Broad-scale and to a lesser degree – medium-scale components reflect a variation of spatially structured factors of environment. Fine-scale component reflects neutral aspect of community structuration.

**Key words:** soil mesofauna, edaphic factors, spatial variables, niche theory, neutral diversity theory.

### Введение

Пространственные и экологические градиенты оказывают влияние на пространственную вариацию видового богатства и структуры сообщества (Hubbell, 2001; Lawton, 1999). Оценка роли каждого из этих факторов находит свое выражение в дебатах между сторонниками теории экологической ниши и теории нейтрального разнообразия (Adler et al., 2007; Clark, 2012; Hubbell, 2001). Разделение переменных среды и пространственных дескрипторов, полученных на основании географических координат, на индивидуальные и комбинированные компоненты, а затем выяснение, как эти данные коррелируют с изменчивостью состава сообщества или его разнообразием (так называемое фракционирование вариации, Borcard et al., 1992; Legendre et al., 2009), позволяет выявить роль нейтральных и ниша-зависимых механизмов (Murphy et al., 2015). Пространственная автокорреляция не может быть объяснена факторами среды и рассматривается как результат действия нейтральных механизмов, таких как специфичное ограничение дисперсии (Hu et al., 2013; Legendre et al., 2009; Siefert et al., 2013). Следует отметить, что полное отнесение вариации, объясненной с помощью пространственных дескрипторов, к нейтральным механизмам не является оправданным, так как эта компонента не может быть отделена от не измеренных пространственно структурированных переменных. Также вариация, которая полностью отнесена только лишь к переменным среды, может случайно отражать паттерны, действительно возникающие вследствие нейтральных процессов (Anderson, 2011; Murphy et al., 2015).

Экологические процессы определяются воздействиями на различных масштабных уровнях, которые находятся в диапазоне от локального до глобального (Жуков и др., 2013а; Legendre, 1993). В естественных сообществах наблюдаемые пространственные паттерны являются результатом действия факторов окружающей среды, определяются биологическими и/или историческими причинами (Жуков и др., 2013б; Dray et al., 2006). Действие этих причин не является взаимоисключающим, а скорее является комплементарным (Jiménez et al., 2014). Существование пространственных структур сообществ видов предполагает действие, по меньшей мере, одного из структурирующих факторов. К числу таких факторов можно отнести пространственно распределенные факторы среды, которые приводят к структурированию сообщества в соответствии с теорией экологической ниши (Hutchinson, 1957, 1965). Также важно отметить, что виды группируются на некоторых пространственных уровнях в результате межвидовых взаимодействий (Жуков, Губанова, 2015; Belyea, Lancaster, 1999; Schoener, 1974; Wilson, Habiba, 1995). Межвидовые взаимодействия могут привести к двум противоположным типам динамики. Сильные взаимодействия могут сделать сообщество либо детерминистским, либо исторически обусловленным (Chase, 2003). Исторические обстоятельства в соответствии с

теорией нейтральности (Ellwood et al., 2009) или стохастические вариации в истории появления видов в сообществе (Drake, 1990, Weslien et al., 2011) могут оказать существенное влияние на сообщество. Однако идиосинкратичность исторических эффектов представляет значительное препятствие для предсказания динамики экосистемных функций (Fukami et al., 2010). Очень важно оценить, вклад какого из процессов является наибольшим, особенно с учетом того, что исторические процессы и история перемещения видов в данный момент времени не наблюдаемы (Fukami, 2010; Jiménez et al., 2014). Решение этой проблемы может находиться в исследовании пространственных масштабов, в пределах которых имеет значение история формирования комплексов живых организмов. В соответствии с детерминистской точкой зрения, условия окружающей среды определяют то, какой из видов регионального пула останется в сообществе в результате видовых взаимодействий. В этом случае история иммиграции не влияет на финальную композицию видов. Если же сообщество является исторически обусловленным, то условия среды не определяют единственное климаксовое сообщество (Fukami, 2010). Роль для сообщества таких пространственных характеристик, как размер пятен, где сообщество представлено, уровень их изоляции и пространственная гетерогенность, зависит от пространственного масштаба способности видов к перемещению (Cadotte, Fukami, 2005).

Геостатистика дает возможность оценить пространственное варьирование свойств среды и почвенных организмов (Rossi, 2003; Rossi et al., 1996). Однако для моделирования пространственных структур на различных масштабных уровнях необходимы другие статистические инструменты, к числу которых относится анализ главных координат матрицы соседства (principal coordinates of neighbor matrices – PCNM) (Borcard, Legendre, 1994; Borcard et al., 2004; Dray et al., 2006). Этот подход позволяет связать варьирование свойств среды со структурой сообщества на различных пространственных уровнях (Borcard, Legendre, 1994; Rossi et al., 1996).

Сообщества почвенных организмов структурированы в силу их ответа на пространственную изменчивость почвенных ресурсов (Blanchet et al., 2013; Decaëns et al., 2009; Drake, 1990; Jiménez et al., 2012), что позволяет сосуществовать конкурирующим видам в пределах некоторого участка пространственно гетерогенной среды (Amarasekare, 2003; Jiménez et al., 2012). Показано, что почвенные беспозвоночные формируют пространственные паттерны, которые изменяются в диапазоне от размеров отдельных агрегатов (Ettema, Yeates, 2003) до размеров отдельных растений (Rossi et al., 1996), сельскохозяйственных полей и естественных экосистем (Decaëns, Rossi, 2001; Rossi, 2003; Whalen, 2004). Отдельные виды различаются по степени агрегации (McArdle et al., 2004), поэтому нейтральные процессы могут наблюдаться на различных масштабных уровнях для различных видов (Anderson, 2011).

Была оценена взаимосвязь свойств среды и сообществ дождевых червей с учетом многомасштабного взаимодействия (Jiménez et al., 2014). Показано, что отношения между пространственной организацией сообщества дождевых червей и почвенных свойств демонстрируют многоуровневый характер. Среди почвенных свойств, которые описывают вложенную структуру популяций в пределах многоуровневого градиента, можно выделить детальномасштабную (<10 м) и среднемасштабную (10–20 м) компоненты. Почвенные свойства описывают 1–48 % изменчивости пространственной вариации сообществ дождевых червей (Jiménez et al., 2014).

Изучение функциональной структуры сообщества мезопедобионтов дерново-боровой почвы арены р. Днепр позволило установить, что этот экотоп представляет собой экстремальное местообитание для почвенных животных в сравнении с другими почвами арены (Жуков и др., 2016). Преобладающий экологический облик сообщества охарактеризован как степной, ксерофильный, олиготрофоценоморфический. В топоморфической структуре отсутствуют норники, а в трофоморфической – сапрофаги. Ключевым аспектом структурирования сообщества почвенной мезофауны является дифференцирование по трофическому признаку.

Целью настоящего исследования является установление соотношения эдафических факторов и пространственных переменных в структурировании сообщества почвенных мезопедобионтов дерново-боровой почвы на арене р. Днепр в пределах природного заповедника «Днепро-Орельский».

### Матеріал і методи

Исследования проведены в апреле-мае 2014 г. в природном заповеднике «Днепровско-Орельский». Исследуемый полигон заложен на участке, который находится на арене р. Днепр (48°30'47.26"С, 34°49'36.49"В). Полигон состоит из 7 трансект. Каждая трансекта составлена из 15 пробных точек. Расстояние между рядами в полигоне составляет 3 м. Полигон расположен в направлении с юга на север. Начальные пробные точки полигона находятся у основания дюнного всхолмления. Полигон своей правой частью заходит на дюну, а его левая часть эту дюну огибает. На вершине дюны находится чернокленовый кустарник. У основания дюны расположены несколько отдельно стоящих сосен. Преобладающий тип растительности – песчаная степь.

В каждой точке были сделаны почвенно-зоологические пробы размером 0,25×0,25 м для количественного учета почвенной мезофауны. Для уточнения видового списка сообщества проведены сборы животных альтернативными способами. В центральной части полигона были размещены ловушки Барбера (три стеклянных банки 0,5 л были расставлены на вершинах равностороннего треугольника с величиной стороны 3 м, фиксатор – концентрированный раствор соли и этиленгликоль). Также проведено обследование скоплений подстилки и других растительных остатков.

В пределах каждого квадрата размером 3×3 м было проведено описание растительности. 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 см<sup>2</sup>. В пределах каждой точки измерения твердости почвы производились в однократной повторности. 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. Измерения температуры сделаны в трехкратной повторности в каждой пробной точке. Фракционную структуру оценили методом сухого просеивания по Савинову, плотность почвы – по Качинскому, влажность почвы – весовым методом (Вадюнина, Корчагина, 1986).

Прямой выбор переменных среды или пространственных переменных выполнен с помощью функции `forward.sel` в пакете `Packfor` (доступен по адресу <http://www.bio.umontreal.ca/legendre/>). Процедура прямого выбора позволяет отобрать переменные со значимым ( $p < 0,05$  после 999 пермутаций) вкладом в объясненную вариацию сообщества почвенных животных (Blanchet et al., 2008). Только отобранные переменные использовались для дальнейшего анализа.

Фракционирование вариации (Borcard et al., 1992) выполнено для количественной оценки пропорций вариации композиции сообщества, которые объясняются совокупностью переменных среды или пространственных переменных. Откорректированные значения  $R^2$  позволили вычислить чистую компоненту окружающей среды, чистую пространственную компоненту и смешанную пространственную и средовую компоненты варьирования сообщества.

Статистические расчеты проведены с помощью программы Statistica 7.0 и программной оболочки Project R "R: A Language and Environment for Statistical Computing" (<http://www.R-project.org/>). Оценивание доверительных интервалов и стандартного отклонения численности почвенных животных было произведено с помощью бутстреп-подхода и выполнено средствами пакета `bootES` (Kirby, Gerlanc, 2013). Процедура анализа избыточности, PCNM-анализа и процедура прямого выбора (функция `forward.sel`) выполнены с помощью пакета `vegan` (Oksanen et al., 2011).

Фитоиндикационные шкалы приведены по Я.П.Дидуку (Didukh, 2011). К эдафическим фитоиндикационным шкалам относятся показатели гидроморф (Hd), переменности увлажнения (fH), аэрации (Ae), режима кислотности (Rc), солевого режима (Sl), содержания карбонатных солей (Ca), содержания усвояемых форм азота (Nt). К климатическим шкалам относят показатели терморезима (Tm), омброрезима (Om), криорезима (Cr) и континентальности климата (Kn). Помимо указанных, выделяется ещё шкала освещения (Lc), которую характеризуют как микроклиматическую шкалу. Экоморфы растений приведены по А.Л.Бельгарду (1950) и В.В.Тарасову (2012). Ценоморфы представлены степантами, пратантами, псаммофитами, сальвантами и рудерантами. Степанты и сальванты составляют основную часть растительного покрова (76,51 и 16,39% соответственно), поэтому именно эти экоморфы использованы как предикторы твердости почвы (переменные St и Pr – проективное покрытие соответствующих экоморф в %). Гигроморфы представлены ксерофитами (уровень влажности 1), мезоксерофитами

(уровень влажности 2), ксеромезофитами (уровень влажности 3), мезофитами (уровень влажности 4), гигромезофитами (уровень влажности 5). Уровень влажности по гигроморфической структуре (*Hygr*) оценен как:

$$Troph\_B = \frac{\sum_{j=1}^{j=N} (j \times P_j)}{100},$$

где *i* – уровень влажности; *P<sub>i</sub>* – проективное покрытие растений соответствующей гигроморфы.

Трофоморфы представлены олиготрофами (уровень трофности 1), мезотрофами (уровень трофности 2) и мегатрофами (уровень трофности 3). Уровень трофности по трофоморфической структуре (*Troph\_B*) оценен как:

$$Troph\_B = \frac{\sum_{j=1}^{j=N} (j \times P_j)}{100},$$

где *j* – уровень трофности; *P<sub>j</sub>* – проективное покрытие растений соответствующей трофоморфы.

Гелиоморфы представлены гелиосциофитами (уровень освещения 2), сциогелиофитами (уровень освещения 3), гелиофитами (уровень освещения 4). Уровень освещения по гелиоморфической структуре (*Hel*) оценен как:

$$Hel = \frac{\sum_{z=1}^{z=N} (z \times P_z)}{100},$$

где *z* – уровень освещения; *P<sub>z</sub>* – проективное покрытие растений соответствующей гелиоморфы.

### Результаты и обсуждение

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

В почве исследуемого полигона при ручной разборке проб было обнаружено 29 видов почвенных животных. Дополнительные способы отлова (ловушки Барбера, осмотр разлагающихся остатков деревьев, коры, подстилки) позволили установить список животных из 40 видов. Плотность почвенной мезофауны изученного полигона составляет  $68,86 \pm 14,62$  экз./м<sup>2</sup>.

Доминирующей группой по численности и самой разнообразной являются насекомые – личинки и имаго, которые в среднем составили 79,01% от суммарной численности сообщества. Следующей по значимости в сообществе группой являются пауки, которые составляют 17,92% от суммарной численности сообщества. Значительно реже встречаются губоногие многоножки, представленные собственно почвенным видом *Pachymerium ferrugineum* (составляют 2,21% от численности сообщества) и подстилочным видом *Lithobius forficatus*, который был обнаружен с помощью ловушек Барбера. Моллюски, которые представлены *Cochlicopa lubrica* и *Succinella oblonga*, составляют 0,87% от численности сообщества.

Среди всего сообщества почвенных животных личиночные стадии составляют 40,06%. Личинки (ювенильные формы) были установлены только для насекомых, среди которых эта возрастная стадия составляет 73,64%.

Наиболее разнообразной и обильной группой насекомых являются чернотелки. Они представлены 9 видами, среди которых наиболее многочисленными являются имаго *Tentyria nomas* и личинки *Podonta daghestanica*. Суммарная численность Tenebrionidae составляет  $12,04 \pm 3,07$  экз./м<sup>2</sup>. Среди чернотелок личинки составляют 40,45% по численности.

Семейству Tenebrionidae в сообществе немного уступает семейство Melolonthidae, которое представлено только личиночной фазой *Anoxia pilosa* с численностью  $8,53 \pm 1,41$  экз./м<sup>2</sup>.

Важным компонентом сообщества мезопедобионтов являются жуужелицы, которые представлены 7 видами. В сборах установлены личиночные и имагинальные стадии *Calathus ambiguus*. Численность жуужелиц составляет  $7,02 \pm 1,34$  экз./м<sup>2</sup>, среди которых 2,14% составляют личинки. Дополнительными способами лова установлены *Calosoma inquisitor* и вид, который включен в Красную книгу Украины, – *Carabus hungaricus*.

Семейство Elateridae представлено двома видами на личиночній фазі – *Selatosomus aeneus* и *Cardiophorus cinereus*. Численність проволочників складає  $5,94 \pm 1,39$  экз./м<sup>2</sup>. С допомогою ловушек Барбера установлений имаго *Prosternon tessellatum*. Також с допомогою ловушек Барбера установлені два представителі семейства Dermestidae – *Dermestes lanarius* и *D. undulatus* и два представителі семейства Silphidae – *Nicrophorus investigator* и *N. vespillo*.

Одним видом представлені семейства Byrrhidae, Chrysomelidae, Curculionidae, Staphylinidae, Lucanidae, Scarabaeidae, Asilidae, Tabanidae. До уровня семейства определены личинки семейства Noctuidae.

Також следует отметить наличие в сообществе представителя позвоночных, который по формальным признакам может быть отнесен к мезопедобионтам – чесночницу обыкновенную (*Pelobates fuscus*).

Таблица 1.

## Видовой состав и обилие почвенной мезофауны

Таксоны	Численность		
	Среднее $\pm$ ст. ошибка	Доверительный интервал	
		-95%	+ 95%
<b>Тип Arthropoda</b>			
<b>Класс Arachnida</b>			
Отряд Araneae			
Семейство Lycosidae			
Lycosidae spp.	12,34 $\pm$ 1,21	10,21	14,93
<b>Класс Chilopoda</b>			
Отряд Geophilomorpha			
Семейство Geophilidae			
<i>Pachymerium ferrugineum</i> (C.L.Koch 1835)	1,52 $\pm$ 0,55	0,61	2,74
<i>Lithobius (Lithobius) forficatus</i> (Linnaeus 1758)	+		
<b>Класс Insecta</b>			
Отряд Coleoptera			
Семейство Byrrhidae			
<i>Byrrhus (Byrrhus) pilula</i> (Linnaeus 1758) (larv.)	1,83 $\pm$ 0,56	0,91	3,05
Семейство Carabidae			
<i>Amara</i> sp.	0,39 $\pm$ 0,07	0,27	0,55
<i>Calathus (Calathus) ambiguus</i> (Paykull, 1790)	2,59 $\pm$ 0,45	1,78	3,68
<i>Calathus (Neocalathus) melanocephalus</i> (Linnaeus, 1758)	0,13 $\pm$ 0,02	0,09	0,18
<i>Calosoma (Calosoma) inquisitor</i> (Linne 1758)	3,11 $\pm$ 0,54	2,14	4,42
<i>Carabus (Pachystus) hungaricus scythus</i> Motschulsky, 1847	0,65 $\pm$ 0,11	0,45	0,92
<i>Calathus (Calathus) ambiguus</i> (Paykull, 1790) (larv.)	0,15 $\pm$ 0,15	0,00	0,46
<i>Calosoma (Calosoma) inquisitor</i> (Linne 1758)	+		
Семейство Chrysomelidae			
Chrysomelidae spp. (larv.)	3,20 $\pm$ 0,91	1,68	5,18
Семейство Curculionidae			
Otiorrhynchus sp. (larv.)	4,11 $\pm$ 0,81	2,44	5,79
Семейство Dermestidae			
<i>Dermestes (Dermestinus) lanarius</i> Illiger 1801	+		
<i>Dermestes (Dermestinus) undulatus</i> Brahm, 1790	+		
Семейство Elateridae			
<i>Selatosomus (Selatosomus) aeneus</i> (Linnaeus 1758) (larv.)	1,22 $\pm$ 0,41	0,46	1,98
<i>Cardiophorus (Dicronychus) cinereus</i> (Herbst, 1784)(larv.)	4,72 $\pm$ 0,98	3,05	6,86
<i>Prosternon tessellatum</i> (Linnaeus 1758)	+		

Семейство Lucanidae			
<i>Dorcus parallelipedus</i> (Linnaeus, 1758) (im.)	+		
Семейство Staphylinidae			
Staphylinidae spp. (im.)	0,30±0,21	0,00	0,76
Семейство Tenebrionidae			
<i>Podonta daghestanica</i> Reitter 1885 (larv.)	3,35±0,86	1,83	5,18
<i>Anatolica eremita</i> (Steven, 1829) (im.)	1,83±0,49	0,91	2,90
<i>Anatolica eremita</i> (Steven, 1829) (larv.)	0,54±0,27	0,15	1,10
<i>Crypticus quisquilius</i> (Linnaeus 1761) (larv.)	1,22±0,42	0,46	1,98
<i>Blaps halophila</i> Fischer, 1822	0,06±0,01	0,04	0,08
<i>Pimelia subglobosa</i> (Pallas 1781)	0,30±0,06	0,19	0,42
<i>Platyscelis polita</i> (Sturm 1807)	0,41±0,08	0,26	0,59
<i>Prosodes obtusa</i> (Fabricius 1798)	0,36±0,07	0,22	0,51
<i>Tentyria nomas</i> (Pallas 1781)	3,97±0,81	2,49	5,67
Семейство Melolonthidae			
<i>Anoxia pilosa</i> (Fabricius 1792) (larv.)	8,53±1,41	6,10	11,58
Семейство Scarabaeidae			
<i>Onthophagus (Palaeonthophagus) ovatus</i> (Linnaeus, 1767)	+		
Семейство Silphidae			
<i>Nicrophorus investigator</i> (Zetterstedt, 1824)	+		
<i>Nicrophorus vespillo</i> (Linnaeus 1758)	+		
Отряд Diptera			
Семейство Therevidae			
<i>Thereva</i> sp. (larv.)	1,07±0,37	0,30	1,68
Семейство Asilidae			
<i>Cyrtopogon lateralis</i> (Fallen 1814) (larv.)	1,22±0,52	0,30	2,44
Семейство Tabanidae			
<i>Tabanus</i> sp. (larv.)	2,74±0,75	1,52	4,55
Отряд Lepidoptera			
Семейство Noctuidae			
<i>Agrotis</i> sp. (larv.)	6,40±1,00	4,57	8,53
<b>Тип Mollusca</b>			
<b>Класс Gastropoda</b>			
Отряд Pulmonata			
Семейство Cochlicopidae			
<i>Cochlicopa lubrica</i> (O.F. Muller 1774)	0,30±0,22	0,00	0,76
Семейство Succineidae			
<i>Succinella oblonga</i> (Draparnaud 1801)	0,30±0,30	0,00	0,91
<b>Тип Chordata</b>			
<b>Класс Amphibia</b>			
Отряд Anura			
Семейство Pelobatidae			
<i>Pelobates fuscus</i> (Laurenti 1768)	+		

Примечание: + – альтернативный способ лова.

Параметры среды обитания почвенных животных представлены 54 переменными: 35 эдафических показателей и 19 показателей растительного покрова. Большое число переменных и их взаимная корреляция делает обоснованным проведение анализа главных компонент как процедуры снижения размерности признакового пространства. Следует отметить, что полученные новые переменные являются ортогональными, т.е. статистически независимыми (табл. 2).

В результаті аналізу виділено 13 головних компонент, власні числа яких перевищують 1. Головні компоненти були віднесені до однієї з трьох категорій: твердість ґрунту (Imp), едафічні фактори (Ed) і рослинні фактори (Ph). Рішення про віднесення головної компоненти до тієї чи іншої категорії приймалося на основі відносного переобладання первинних ознак при визначенні головної компоненти. Для цього розраховувалися частоти статистично значимих ознак в межах груп первинних ознак, тобто твердість ґрунту, едафічні ознаки і рослинні ознаки. Слід зазначити, що віднесення головної компоненти до тієї чи іншої категорії має умовний характер, так як практично завжди поряд з переобладаючим значенням однієї групи первинних показників при визначенні головної компоненти також важливу роль грають ознаки з інших груп. До категорії твердості ґрунту віднесені головні компоненти 1, 5 і 13. До категорії едафічних факторів віднесені головні компоненти 2, 4, 5, 7, 8 і 12. До категорії рослинних факторів віднесені головні компоненти 3, 9, 10 і 11.

Аналіз надлишковості свідчить про те, що фактори середовища, представлені за допомогою головних компонент, описують 14,2% варіабельності спільноти. Процедура прямого вибору дозволила встановити, що статистично значиме вплив на структуру спільноти здійснюють головні компоненти 1, 2, 3, 7, 8 і 12. Ці головні компоненти описують 12,3% варіабельності спільноти ( $F=2,33$ ,  $p=0,001$ ). Фактори середовища були розділені на дві групи. Група ґрунтових факторів об'єднує головні компоненти 1, 2, 7, 8 і 12, а властивості рослинного покриву представлені тільки головною компонентою 3. Група ґрунтових факторів описує 10,0% варіації спільноти ( $F=3,32$ ,  $p=0,001$ ). Унікальний внесок головних компонентів у варіацію спільноти змінюється від 0,72 до 5,36% (табл. 2). Порядок головних компонентів відображає їх відносний внесок у варіювання ознакового простору показників середовища. Отримані результати свідчать про те, що внесок головних компонентів у варіювання спільноти ґрунтових тварин відрізняється від рівня варіювання самої головної компоненти. Ця особливість відображає чутливість спільноти мезопедобіонтів до дії головних компонентів, оцінена як відношення унікального внеску головної компоненти у варіювання спільноти до описуваної компонентою дисперсії ознакового простору. За цим показником спільнота мезопедобіонтів найбільш чутлива до головної компоненти 12 (чутливість 0,70), а найменш – до головної компоненти 1 (чутливість 0,04).

Таблиця 2.

**Аналіз головних компонент показників середовища** (представлені статистично значимі коефіцієнти кореляції,  $p<0,05$ )

Показатель	Головні компоненти												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Твердість (в МПа) на глибині</i>													
0–5 см	0,39	–	–	–	–	0,38	0,36	–	0,37	–	0,28	–	–
5–10 см	0,60	–	–	–	–	0,43	0,24	–	–	–	–	–	0,22
10–15 см	0,58	–	–	–	–	0,49	–	–	–	–	–	–	0,29
15–20 см	0,71	–	–	–	–	0,40	–	–	–	–	–	–	–
20–25 см	0,79	–	–	–	0,22	0,31	–	–	–	–	–	–	–
25–30 см	0,85	–	–	–	0,22	0,21	–	–	–	–	–	–	–
30–35 см	0,89	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
35–40 см	0,92	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,21
40–45 см	0,88	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,20
45–50 см	0,88	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
50–55 см	0,83	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
55–60 см	0,88	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

60–65 см	0,86	– 0,28	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
65–70 см	0,81	– 0,39	–	–	–	– 0,19	–	–	–	–	–	–	–
70–75 см	0,79	– 0,40	–	–	–	– 0,27	–	–	–	–	–	–	–
75–80 см	0,83	– 0,39	–	–	–	– 0,26	–	–	–	–	–	–	–
80–85 см	0,77	– 0,21	–	0,30	– 0,22	– 0,34	–	–	–	–	–	–	–
85–90 см	0,80	– 0,41	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
90–95 см	0,76	– 0,22	–	0,31	–	– 0,33	–	–	–	–	–	–	0,23
95–100 см	0,87	–	–	0,23	–	– 0,23	–	–	–	–	–	–	–
Доля	1,00	0,60	0,15	0,15	0,15	0,60	0,10	0,00	0,05	0,00	0,05	0,00	0,25
<i>Эдафические характеристики</i>													
Temp 1	0,54	0,66	0,24	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Temp 2	0,51	0,60	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Temp 3	0,54	0,59	0,32	–	–	–	–	–	–	–	–	0,31	–
St_Temp	0,37	0,33	0,31	–	–	–	–	–	0,24	–	–	0,51	–
Moisture	– 0,36	– 0,76	–	–	–	–	–	– 0,20	–	–	–	–	–
Density	0,28	0,68	–	– 0,23	–	–	–	–	–	–	–	– 0,21	–
Фракции, >7 мм	–	– 0,30	– 0,37	– 0,39	– 0,40	–	– 0,36	– 0,22	–	–	–	–	–
5–7 мм	–	– 0,29	– 0,35	– 0,44	– 0,55	–	– 0,35	–	–	– 0,20	–	–	–
3,25–5 мм	–	– 0,24	–	– 0,42	– 0,58	–	–	– 0,20	–	–	–	–	–
2–3,25 мм	–	– 0,24	–	– 0,37	– 0,36	–	–	– 0,50	–	–	– 0,23	–	– 0,22
1–2 мм	–	–	–	– 0,58	– 0,38	–	– 0,26	–	–	– 0,29	– 0,27	–	– 0,20
0,5–1 мм	–	– 0,25	–	–	– 0,21	–	– 0,36	– 0,20	–	–	–	– 0,47	–
0,25–1 мм	0,39	0,48	0,24	0,23	–	–	–	– 0,20	–	– 0,27	– 0,26	– 0,22	–
< 0,25 мм	– 0,21	–	–	– 0,65	–	–	– 0,44	– 0,25	– 0,22	–	–	–	– 0,24
Корни, %	– 0,21	– 0,39	– 0,41	–	– 0,53	– 0,25	–	–	–	–	–	–	–
Доля	0,60	0,87	0,47	0,53	0,47	0,07	0,33	0,47	0,13	0,20	0,20	0,33	0,20
<i>Характеристики растительности</i>													
Hd	– 0,30	– 0,35	– 0,41	–	– 0,29	– 0,28	– 0,31	–	– 0,23	–	–	–	–
ffl	–	– 0,30	– 0,48	–	–	– 0,20	– 0,40	– 0,22	–	–	–	–	–
Rc	– 0,39	– 0,53	–	–	– 0,28	–	–	– 0,38	–	–	–	–	–
Sl	–	–	– 0,33	– 0,38	– 0,38	– 0,23	– 0,47	–	–	–	– 0,31	–	–
Ca	– 0,28	–	–	– 0,20	– 0,30	– 0,19	–	–	– 0,55	– 0,26	–	–	– 0,25
Nt	–	– 0,42	– 0,48	–	– 0,21	–	– 0,37	–	– 0,20	– 0,22	–	–	–
Ae	–	– 0,59	– 0,26	–	–	–	–	– 0,35	–	– 0,32	– 0,20	–	– 0,23

Tm	–	–	–	0,38	–	–	–	–	–	0,44	0,31	0,50	–	–
Om	0,25	–	0,63	–	–	0,26	0,24	–	–	0,26	–	–	–	–
Kn	0,20	0,49	–	–	–	–	–	–	–	0,22	–	–	0,41	–
Cr	–	–	–	–	0,33	–	0,49	0,32	–	–	–	–	0,21	–
Lc	–	–	0,52	–	–	–	–	–	–	–	0,43	–	–	0,22
Troph_B	–	–	0,64	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Hygr_B	–	–	0,62	–	–	–	–	0,34	–	–	–	–	–	–
Hel_B	–	0,46	–	0,44	–	0,31	–	–	0,42	–	–	–	–	–
Pr	–	–	–	–	–	–	–	0,61	–	–	–	–	–	–
Ps	0,42	0,73	–	–	–	0,25	–	–	–	0,26	–	–	–	–
Sil	–	–	–	0,22	–	0,31	–	–	–	–	–	–	–	–
St	–	0,37	–	–	0,21	–	–	–	–	0,40	–	0,30	–	–
Доля	0,47	0,68	0,63	0,47	0,42	0,42	0,32	0,37	0,32	0,42	0,21	0,16	0,16	0,16
Категорія	Imp	Ed	Ph	Ed	Ed	Imp	Ed	Ed	Ph	Ph	Ph	Ed	Imp	Imp
% дисперсії	27,7 4	13,1 6	7,25	5,56	4,95	4,19	3,64	3,39	2,73	2,53	2,34	2,25	2,19	2,19
% C	1,12	5,36	2,07	–	–	–	0,72	0,85	–	–	–	–	1,58	–
S	0,04	0,41	0,29	–	–	–	0,20	0,25	–	–	–	–	0,70	–

*Умовні позначення. Доля* – відношення числа статистически значимих коефіцієнтів до загального числа по головній компоненті; *Temp1* – температура шару ґрунту 5–7 см, °C, 2/07/14 в 9 ч 15 мин; *Temp2* – 8/07/14 в 9 ч 45 мин; *Temp3* – 8/07/14 в 11 ч 15 мин; *St\_Temp* – стандартне відхилення температури; *Moisture* – вологість ґрунту, %; *Density* – густина ґрунту, г/см<sup>3</sup>; *% C* – унікальний внесок у варіацію спільноти; *S* – чутливість спільноти (C/дисперсія компоненти).

Рослинна компонента описує 2,1% варіації спільноти ( $F=3,20$ ,  $p=0,003$ ). Чутливість спільноти до рослинного покриву становить 0,29, що відповідає рівню чутливості до головних компонентів 7 і 8 (чутливість 0,20 і 0,25 відповідно).

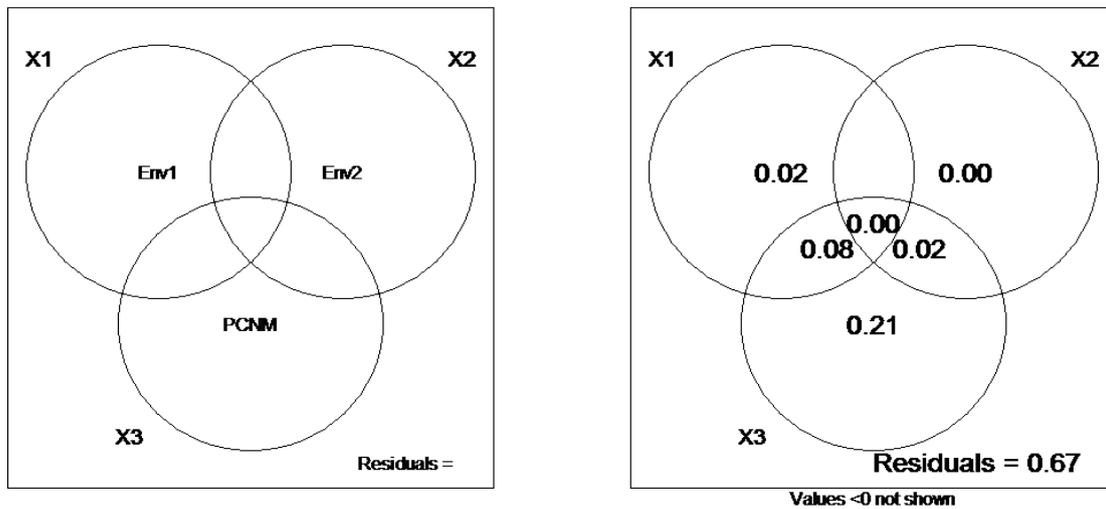
Виділено 55 просторових змінних PCNM, які описують 33,1% варіабельності спільноти. Процедура прямого вибору дозволила виділити 22 змінні, які описують 31,5% варіабельності спільноти ( $F=3,17$ ,  $p=0,001$ ).

Фракціонування варіації спільноти мезопедобіонтів з урахуванням комбінації параметрів середовища і просторових змінних представлено на рис. 1.

Почвенні фактори середовища після виділення умовного ефекту рослинних факторів і просторових змінних описують 2,22% варіабельності спільноти ( $F=1,47$ ,  $p=0,039$ ). Якщо розглядати ситуацію з урахуванням впливу просторових і почвенних змінних, то рослинні фактори не визначають варіювання спільноти мезопедобіонтів ( $F=0,81$ ,  $p=0,59$ ). Вплив рослинності обумовлено її взаємодією з просторовими факторами, яке описує 2,22% варіації спільноти. Просторові змінні описують 21,16% варіювання спільноти. Взаємодія просторових змінних і почвенних факторів описує 8,01% змінності спільноти.

Просторове і спільне середовищне і просторове впливи було розділено на три компоненти: деталіномасштабну (PCNM-змінні 34, 38, 39, 41, 42, 54), середньомасштабну (PCNM-змінні 12, 13, 15, 17, 20, 22, 23, 27, 28, 29) і широкомасштабну

(PCNM-переменные 2, 5, 6, 8, 9). Детальномасштабная компонента характеризуется длиной волны 6,36–8,67 м, среднемасштабная – 12,00–15,60 м, широкомасштабная – 15,6–44,55 м.



**Рис. 1. Фракционирование вариации сообщества мезопедобионтов**

Условные обозначения: слева – схема размещения факторов вариации, справа – оценки объясненной вариации; Env1 – почвенные факторы среды (главные компоненты 1, 2, 3, 7, 8 и 12); Env2 – растительная компонента (главная компонента 3).

Пространственное варьирование канонических осей, которые получены в результате анализа избыточности для различных по масштабности пространственных компонент варьирования сообщества почвенных животных, представлено на рис. 2.

Маркерами осей являются 15 видов почвенных беспозвоночных (табл. 3).

**Таблица 3.**

**Виды с наибольшими показателями канонических осей по модулю\***

Знак	Широкомасштабная компонента			Среднемасштабная компонента			Детальномасштабная компонента		
	RDA1	RDA2	RDA3	RDA1	RDA2	RDA3	RDA1	RDA2	RDA3
+	Lycosidae sp.	Otiorrhynchus sp.	Lycosidae sp.	Cardiophorus equiseti	Tenebrioninae	Lycosidae sp.	Lycosidae sp.	Carabidae_im	Otiorrhynchus sp.
+	Tabanus sp.	Carabidae_im	Agrotis sp.	Tenebrioninae	Lycosidae sp.	Anatolica angustata	Agrotis sp.	Tenebrioninae	Thereva sp.
+	Podonta daghestanica	Anoxia pilosa	Tenebrioninae	Podonta daghestanica	Carabidae_im	Podonta daghestanica	Carabidae_im	Chrysomelidae sp.	Anoxia pilosa
-	Tenebrioninae	Cardiophorus equiseti	Cyrtopogon lateralis	Selatossomus aenus	Otiorrhynchus sp.	Thereva sp.	Anatolica angustata	Anoxia pilosa	Agrotis sp.
-	Anoxia pilosa	Podonta daghestanica	Pachymerium ferrugineum	Anoxia pilosa	Chrysomelidae sp.	Selatossomus aenus	Anoxia pilosa	Tabanus sp.	Tenebrioninae
-	Agrotis sp.	Agrotis sp.	Carabidae_im	Agrotis sp.	Podonta daghestanica	Cardiophorus equiseti	Tenebrioninae	Agrotis sp.	Cyrtopogon lateralis

Примечание: \* – представлены три вида с наибольшим (+) и три вида с наименьшим (-) значением.

Широкомасштабна компонента просторової змінливості спільноти описує 13,0% варіації, середньомасштабна компонента – 7,3%, детальномасштабна – 5,5%.

Серед них 2 види маркують 7 осей (*Agrotis* sp. і личинки Tenebrioninae), 1 вид маркує 6 осей (*Anoxia pilosa*), 3 види маркують 5 осей (имаго Carabidae, Lycosidae sp., личинки *Podonta daghestanica*), 6 видів маркують 2 осі (*Anatolica angustata*, Chrysomelidae sp., *Cyrtopogon lateralis*, *Selatosomus aenus*, Tabanus sp., Thereva sp.) і 1 вид маркує 1 ось (*Pachymerium ferrugineum*).

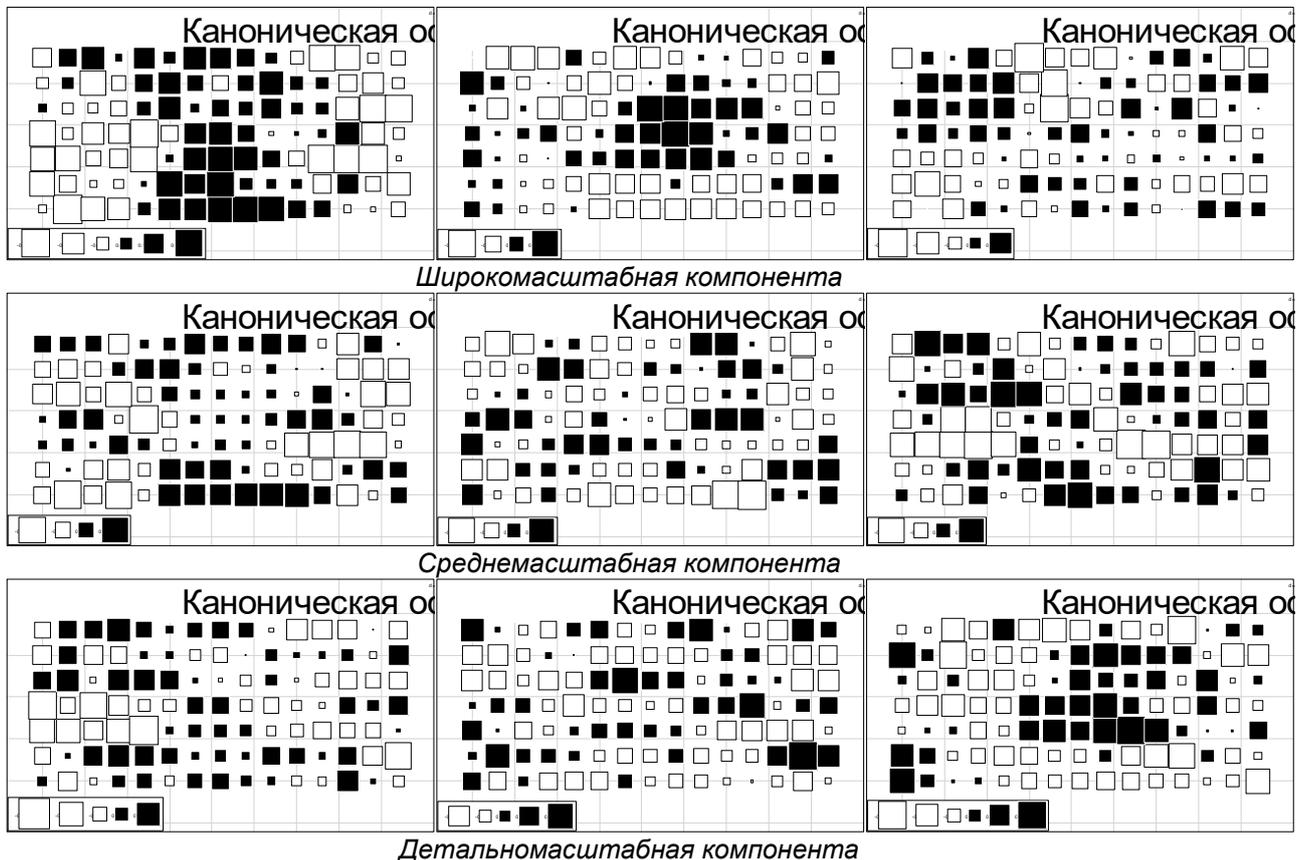


Рис. 2. Просторове варіювання канонічних осей, які описують різні масштабні рівні просторової залежності ґрунтового мезофауни

Просторові компоненти варіювання спільноти несуть інформацію як о просторовому аспекті, так і о середовищному аспекті реагування спільноти мезопедобіонтів. Регресійний аналіз дозволив виявити ті головні компоненти, які характеризуються статистично значимими регресійними коефіцієнтами (табл. 4).

Установлено, що регресійна модель впливу параметрів середовища на просторові компоненти варіювання спільноти мезопедобіонтів може пояснити 8–42 % її змінливості. При цьому найбільша роль середовищних факторів характерна для широкомасштабної компоненти (14–42 %), трохи менша – для середньомасштабної (8–26 %) і найменша – для детальномасштабної (8–16 %). Статистична значимість однієї регресійної моделі для середньомасштабної компоненти і двох – для детальномасштабної вище критичного рівня  $p=0,05$ . Таким чином, можна призначити, що середньомасштабна ось RDA3 і детальномасштабні осі RDA2 і RDA3 в основному несуть інформацію о просторовому варіюванні спільноти.

**Таблица 4.**  
**Результаты регрессионного анализа влияния параметров среды на пространственные компоненты варьирования сообщества мезопедобинтов (представлены статистически значимые предикторы)**

Параметры регрессионных моделей	Широкомасштабная компонента			Среднемасштабная компонента			Детальномасштабная компонента		
	RDA1	RDA2	RDA3	RDA1	RDA2	RDA3	RDA1	RDA2	RDA3
Главные компоненты	1, 2, 7	2, 3, 8, 12	4, 6, 12	1, 2, 7, 12	2, 13	8	2, 12	12, 13	3, 11
$R^2_a$	0,42	0,36	0,14	0,26	0,11	0,08	0,08	0,08	0,16
<i>p</i> -уровень	0,00	0,00	0,01	0,00	0,03	0,07	0,08	0,07	0,001

### Обсуждение

В результате проведенного исследования установлено, что плотность населения мезопедобинтов в песчаной степи составила  $68,86 \pm 14,62$  экз./м<sup>2</sup>, а видовое богатство представлено 29 видами. Дополнительные способы учета позволили установить список животных, состоящий из 40 видов. Сравнение с другими биотопами арены р. Днепр свидетельствует о крайне экстремальных условиях для почвенных животных в почве песчаной степи, так как видовое богатство и численность в данном биотопе находится на очень низких уровнях. Так, сбор данных по однотипной методике показал, что мезопедобинты широколиственного леса на арене р. Днепр представлены 45 видами с численностью 305,37 экз./м<sup>2</sup> (Жуков и др., 2015), луга – 47 видов с численностью 254,63 экз./м<sup>2</sup>, болота – 59 видов с численностью 197,49 экз./м<sup>2</sup> (неопубликованные данные). Экстремальность местообитания проявляет себя в низком уровне численности и видового богатства сообщества, что является результатом действия лимитирующего (или лимитирующих) фактора. Для выявления природы лимитирующих факторов нами изучены эдафические свойства и проведена синфитоиндикация экологических факторов в тех же точках, где изучены почвенные животные.

Общий список обнаруженных сосудистых растений в пределах изученного полигона составляет 36 видов (альфа-разнообразие – 8,29 видов в среднем на одной пробной площадке) (Ганжа и др., 2015; Жуков и др., 2015). И. А. Цаценкин (1970) считает, что для надежной синфитоиндикации достаточно 5 видов растений в описании. Таким образом, видовое богатство растительного покрова характеризуется достаточным уровнем для того, чтобы использовать фитоиндикационное оценивание для описания пространственного варьирования эдафических и климатических свойств местообитания.

Фитоиндикационные оценки интегрируют вариабельность режимов в профиле почве на значительную глубину, которая определяется глубиной проникновения корневых систем растений. Кроме того, интеграция происходит в пределах площадки, в пределах которой сделано каждое геоботаническое описание, так как её размер значительно превосходит размеры почвенно-зоологической пробы. Размеры «точки» для сообщества почвенных животных (0,25×0,25 м) и растительного сообщества (3×3 м) различны. Следует также указать интеграцию динамики почвенных свойств во времени в фитоиндикационных оценках.

Трудоемкость проведения почвоведческих измерений вызывает определенные сложности для изучения их пространственного варьирования, так как для решения этой задачи требует их значительной повторности. Нами измерена твердость почвы в каждой точке отбора почвенно-зоологических проб на глубину 1 м. Также в каждой точке в поверхностном слое почвы измерены температура, влажность, плотность и фракционный состав. Проведенный анализ главных компонент свидетельствует о том, что как эдафические свойства, измеренные на глубину почвенного слоя, так и те, которые измерены только в поверхностном слое, характеризуются высокой степенью корреляции с общими главными компонентами. Это позволяет утверждать, что выбранная модель измерения эдафических показателей дает оценку варьирования свойств почвы как целого образования.

В результате анализа почвенных показателей и показателей растительности выявлены 13 главных компонент, собственные числа которых превышают 1. Процедура анализа главных компонент позволяет решить несколько задач. Это снижение размерности признакового

пространства, с помощью которого характеризуются экологические свойства среды. А также решение проблемы мультиколлинеарности – взаимной корреляции большинства эдафических свойств. Полученные главные компоненты являются ортогональными и в этом смысле полностью соответствуют требованиям для дальнейшего регрессионного анализа.

По преобладающим корреляционным связям эти компоненты были отнесены к трем категориям: твердость почвы (3 компоненты, 34,12% суммарной дисперсии, более чувствительны к профильному распределению почвенных свойств), прочие эдафические признаки (6 компонент, 28,00% суммарной дисперсии, разнообразие свойств верхнего почвенного слоя) и растительность (4 компоненты, 12,32% суммарной дисперсии).

В отношении влияния на структуру сообщества роль факторов среды различна и не соотносится с их относительной вариабельностью. Процедура прямого выбора позволила установить, что из 13 главных компонент значимыми предикторами структуры сообщества почвенных животных являются только 6. В свою очередь, среди этих шести главных компонент одна относится к категории растительных факторов, одна – к категории твердости почвы и пять – к категории эдафических факторов. Следует отметить, что именно к вариации эдафических главных компонент сообщество является наиболее чувствительным, а наименее чувствительно к главной компоненте, которая отражает твердость почвы.

Помимо факторов среды для описания организации сообщества почвенных животных использовались пространственные переменные, или PCNM-переменные. Их исходное число и свойства определяются взаимной конфигурацией в пространстве точек отбора проб. Наша модель отбора проб порождает 55 PCNM-переменных. Из них с помощью процедуры прямого выбора производятся селекция тех, которые наилучшим образом описывают структуру сообщества мезопедобіонтов. Таких переменных установлено 22. Следует отметить, что пространственные PCNM-переменные описывают значительно больше вариации сообщества (33,1%), чем факторы среды (12,3%). При этом для факторов среды характерна значительная пространственная структурированность. Из 10,0% вариабельности сообщества почвенных животных, обусловленных почвенными факторами, к индивидуальной компоненте относится 2,2%, а 7,8% описывается пространственно структурированными почвенными факторами. Вся растительная компонента, определяющая структуру сообщества, является пространственно структурированной. Для сообщества дождевых червей наблюдалась несколько иная картина: 33,0% вариации сообщества описывалось факторами среды и только 1,8% – пространственной компонентой (Jiménez et al., 2014). Авторы считают, что такой результат находится в соответствии с моделью Хатчинсона контроля сообщества факторами среды. Можно предположить, что изученное нами сообщество организовано в большей степени под воздействием факторов нейтральной природы. Однако пространственную компоненту варьирования в полной мере нельзя отождествлять с нейтральной компонентой структурирования сообщества. Так, включение в рассмотрение почвенных данных существенно снижало количество вариации структуры сообщества, объясненное пространством, таким образом, снижая важность «нейтральной» компоненты (Baldeck et al., 2013; Chang et al., 2013).

В свою очередь, пространственная компонента варьирования сообщества была фракционирована на три масштабных компоненты: детальномасштабную, среднемасштабную и широкомасштабную. В результате проведенного регрессионного анализа установлено, что объясненная дисперсия значительно снижается от широкомасштабной компоненты к детальномасштабной. Таким образом, широкомасштабная компонента и в меньшей степени – среднемасштабная компонента отражают варьирование пространственно структурированных факторов среды, тогда как детальномасштабная компонента в наибольшей степени может быть интерпретирована как та, которая отражает нейтральный аспект структурирования сообщества.

### Выводы

1. Мезопедобіонты песчаной степи на арене р. Днепр находятся в экстремальных условиях, что отражается в низком уровне численности и видового богатства сообщества почвенной мезофауны.
2. Статистически значимыми предикторами структуры сообщества почвенных животных являются шесть главных компонент, из которых одна относится к категории растительных факторов, одна – к категории твердости почвы и пять – эдафических факторов.

3. Пространственные PCNM-переменные обладают значительно большей предсказательной способностью для описания структуры сообщества мезопедобионтов, чем эдафические факторы. Значительная компонента варьирования эдафических переменных также является пространственно структурированной.
4. Пространственные PCNM-переменные представляют различные иерархические уровни пространственной организации сообщества мезопедобионтов. Широкомасштабная и в меньшей степени среднemasштабная компоненты отражают варьирование пространственно структурированных факторов среды. Детальномасштабная компонента отражает нейтральный аспект структурирования сообщества.

#### Список литературы

- Бельгард А.Л. Лесная растительность юго-востока УССР. – Киев: Изд-во КГУ, 1950. – 263с. /Belgard A.L. Lesnaya rastitelnost yugo-vostoka USSR. – Kiyev: Izd-vo KGU, 1950. – 263s./
- Вадюнина А.Ф., Корчагина З.А. Методы исследования физических свойств почв. – М.: Агропромиздат, 1986. – 416с. /Vadyunina A.F., Korchagina Z.A. Metody issledovaniya fizicheskikh svoystv pochv. – M.: Agropromizdat, 1986. – 416s./
- Ганжа Д.С., Кунах О.Н., Жуков А.В., Новикова В.А. Экоморфическая организация чернокленовников в псамофильной степи на арене р. Днепр // Питання степового лісознавства та лісової рекультивациі земель. – Д. – 2015. – Вип.44. – С. 110–126. /Ganzha D.S., Kunakh O.N., Zhukov A.V., Novikova V.A. Ekomorficheskaya organizatsiya chernoklenovnikov v psamofilnoy stepi na arene r. Dnepr // Pytannya stepovogo lisoznastva ta lisovoyi rekul'tyvatsiyi zemel. – D. – 2015. – Vyp.44. – S. 110–126./
- Жуков А.В., Кунах О.Н., Новикова В.А. Экоморфическая организация сообществ мезопедобионтов дубняка со свежим разнотравьем на арене р. Днепр // Известия Харьковского энтомологического общества. – 2015. – Т. XXIII, вып.2. – С. 39–53. /Zhukov A.V., Kunakh O.N., Novikova V.A. Ekomorficheskaya organizatsiya soobshchestv mezopedobiontov dubnyaka so svezhim raznotrav'yem na arene r. Dnepr // Izvestiya Kharkovskogo entomologicheskogo obshchestva. – 2015. – T. XXIII, vyp. 2. – S. 39–53./
- Жуков А.В., Кунах О.Н., Задорожная Г.А., Андрусевич Е.В. Ландшафтная экология как основа пространственного анализа продуктивности агроценозов // Экологія та ноосферологія. – 2013а. – Т.24, №1–2. – С. 68–80. /Zhukov A.V., Kunakh O.N., Zadorozhnaya G.A., Andrusovich Ye.V. Landshaftnaya ekologiya kak osnova prostranstvennogo analiza produktivnosti agrotsenozov // Ekologiya ta noosferologiya. – 2013a. – T.24, № 1–2. – S. 68–80./
- Жуков А.В., Штирц А.Д., Задорожная Г.А., Кунах О.Н. Фракционирование пространственной вариации сообщества панцирных клещей (Acari: Oribatida) в почве сельскохозяйственного поля в условиях степной зоны Украины // Проблеми екології та охорони природи техногенного регіону. – 2013б. – №1 (13). – С. 87–105. /Zhukov A.V., Shtirts A.D., Zadorozhnaya G.A., Kunakh O.N. Fraktsionirovaniye prostranstvennoy variatsii soobshchestva pantsimykhn kleshchey (Acari: Oribatida) v pochve selskokhozyaystvennogo polya v usloviyakh stepnoy zony Ukrainy // Problemy ekologiyi ta okhorony pryrody tekhnogennogo regionu. – 2013b. – №1 (13). – S. 87–105./
- Жуков О.В., Губанова Н.Л. Динамічна стійкість угруповання земноводних короткозаплавних лісових екосистем // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія. – 2015. – №23 (2). – С. 161–171. /Zhukov O.V., Gubanova N.L. Dynamichna stiykist ugrupovannya zemnovodnykh korotkozaplavnykh lisovykh ekosystem // Visnyk Dnipropetrovskogo universytetu. Bioloiya, ekologiya. – 2015. – №23 (2). – S. 161–171./
- Жуков О.В., Кунах О.Н., Новикова В.А. Функциональная структура сообщества мезопедобионтов дерново-боровой почвы арены р. Днепр // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія. – 2016. – №24 (1). – С. 26–39. /Zhukov O.V., Kunakh O.N., Novikova V.A. Funktsionalnaya struktura soobshchestva mezopedobiontov dervno-borovoy pochvy areny r. Dnepr // Visnyk Dnipropetrovskogo universytetu. Biologiya, ekologiya. – 2016. – №24 (1). – S. 26–39./
- Тарасов В.В. Флора Дніпропетровської і Запорізької областей. – Д.: «Ліра», 2012. – 296с. /Tarasov V.V. Flora Dnipropetrovskoyi i Zaporizkoi oblastey. – D.: «Lira», 2012. – 296s./
- Цаценкин И.А. Экологическая оценка кормовых угодий Карпат и Балкан по растительному покрову. – М.: ВНИИ кормов, 1970. – 192с. /Tsatsenkin I.A. Ekologicheskaya otsenka kormovykh ugodiy Karpat i Balkan po rastitelnomu pokrovu. – M.: VNIi kormov, 1970. – 192s./
- Adler P.B., Hillerislambers J., Levine J.M. A niche for neutrality // Ecology Letters. – 2007. – Vol.10. – P. 95–104.
- Amarasekare P. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis // Ecology Letters. – 2003. – Vol.6. – P. 1109–1122.
- Anderson M.J. Navigating the multiple meanings of b diversity: a roadmap for the practicing ecologist // Ecology Letters. – 2011. – Vol.14. – P. 19–28.

- Baldeck C.A., Harms K.E., Yavitt J.B. et al. Soil resources and topography shape local tree community structure in tropical forests // *Proceedings of the Royal Society*. – 2013. – B.280. – P. 2012–2032.
- Belyea L.R., Lancaster J. Assembly rules within a contingent ecology // *Oikos*. – 1999. – Vol.86 (3). – P. 402–416.
- Blanchet F.G., Bergeron J.A.C., Spence J.R., He F. Landscape effects of disturbance, habitat heterogeneity and spatial autocorrelation for a ground beetle (Carabidae) assemblage in mature boreal forest // *Ecography*. – 2013. – Vol.36. – P. 636–647.
- Blanchet F.G., Legendre P., Borcard D. Forward selection of explanatory variables // *Ecology*. – 2008. – Vol.89 (9). – P. 2623–2632.
- Borcard D., Legendre P., Avois-Jacquet C., Tuosimoto H. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales // *Ecology*. – 2004. – Vol.85. – P. 1826–1832.
- Borcard D., Legendre P. Environmental control and spatial structure in ecological communities: an example using Oribatid mites (Acari, Oribatei) // *Environmental and Ecological Statistics*. – 1994. – Vol.1. – P. 37–61.
- Borcard D., Legendre P., Drapeau P. Partialling out the spatial component of ecological variation // *Ecology*. – 1992. – Vol.73. – P. 1045–1055.
- Cadotte M.W., Fukami T. Dispersal, spatial scale and species diversity in a hierarchically structured experimental landscape // *Ecology Letters*. – 2005. – Vol.8. – P. 548–557.
- Chang L., Zeleny D., Li C. et al. Better environmental data may reverse conclusions about niche- and dispersal-based processes in community assembly // *Ecology*. – 2013. – Vol.94. – P. 2145–2151.
- Chase J.M. Community assembly: when should history matter? // *Oecologia*. – 2003. – Vol.136. – P. 489–498.
- Clark J.S. The coherence problem with the unified neutral theory of biodiversity // *Trends in Ecology and Evolution*. – 2012. – Vol.27. – P. 199–203.
- Decaëns T., Rossi J.P. Spatio-temporal structure of earthworm community and soil heterogeneity in a tropical pasture // *Ecography*. – 2001. – Vol.24 (6). – P. 671–682.
- Decaëns T., Jiménez J.J., Rossi J.P. A null-model analysis of the spatio-temporal distribution of earthworm species assemblages in Colombian grasslands // *Journal of Tropical Ecology*. – 2009. – Vol.25 (4). – P. 415–427.
- Didukh Ya.P. The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication. – Kyiv: Phytosociocentre, 2011. – 176p.
- Drake J.A. Communities as assembled structures: do rules govern pattern? // *TREE* 1990. – Vol.5. – P. 159–164.
- Dray S., Legendre P., Peres-Neto P. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbors matrices (PCNM) // *Ecological Modelling*. – 2006. – Vol.196. – P. 483–493.
- Ellwood M.D.F., Manica A., Foster W.A. Stochastic and deterministic processes jointly structure tropical arthropod communities // *Ecology Letters*. – 2009. – Vol.12. – P. 277–284.
- Ettema C.H., Yeates G.W. Nested spatial biodiversity patterns of nematode genera in a New Zealand forest and pasture soil // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2003. – Vol.35 (2). – P. 339–342.
- Fukami T. Community assembly dynamics in space // *Community Ecology: Processes, Models, and Applications*. Eds. H.A.Verhoef, P.J.Morin. – Oxford: Oxford University Press, 2010. – P. 45–54.
- Fukami T., Dickie I.A., Wilkie P. et al. Assembly history dictates ecosystem functioning: evidence from wood decomposer communities // *Ecology Letters*. – 2010. – Vol.13. – P. 675–684.
- Hu Y.-H., Sheng D.-Y., Xiang Y.-Z. et al. The environment, not space, dominantly structures the landscape patterns of the richness and composition of the tropical understory vegetation // *PLoS ONE*. – 2013. – 8:e81308.
- Hubbell S.P. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. – Princeton, NJ: Princeton University Press, 2001. – 540p.
- Hutchinson G.E. Concluding remarks // *Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology*. – 1957. – Vol.22. – P. 415–427.
- Hutchinson G.E. The niche: an abstractly inhabited hypervolume // *The ecological theatre and the evolutionary play*. – New Haven: Yale Univ. Press, 1965. – P. 26–78.
- Jiménez J.J., Decaëns T., Lavelle P., Rossi J.-P. Dissecting the multi-scale spatial relationship of earthworm assemblages with soil environmental variability // *BMC Ecology*. – 2014. – Vol.14 (26).

(<http://www.biomedcentral.com/1472-6785/14/26>)

Jiménez J.J., Decaëns T., Rossi J.-P. Soil environmental heterogeneity allows spatial co-occurrence of competitor earthworm species in a gallery forest of the Colombian “Llanos” // *Oikos*. – 2012. – Vol.121. – P. 915–926.

Kirby K.N., Gerlanc D. BootES: An R package for bootstrap confidence intervals on effect sizes // *Behavior Research Methods*. – 2013. – Vol.45. – P. 905–927.

Lawton J. Are there general laws in ecology? // *Oikos*. – 1999. – Vol.84. – P. 177–192.

Legendre P. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? // *Ecology*. – 1993. – Vol.74 (6). – P. 1659–1673.

Legendre P., Mi X., Ren H. et al. Partitioning beta diversity in a subtropical broadleaved forest of China // *Ecology*. – 2009. – Vol.90. – P. 663–674.

McArdle B.H., Anderson M.J., Can. J. Variance heterogeneity, transformations and models of species abundance: a cautionary tale // *Fish. Aquat. Sci.* – 2004. – Vol.61. – P. 1294–1302.

Murphy S.J., Audino L.D., Whitacre J. et al. Species associations structured by environment and land-use history promote beta-diversity in a temperate forest // *Ecology*. – 2015. – Vol.96 (3). – P. 705–715.

Oksanen J., Blanchet F.G., Kindt R. et al. Community ecology package. R package version 2.0-2. – 2011. (<http://CRAN.R-project.org/package=vegan>)

Rossi J.P. Clusters in earthworm spatial distribution // *Pedobiologia*. – 2003. – Vol.47 (5–6). – P. 490–496.

Rossi J.-P., Delaville L., Quénehervé P. Microspatial structure of a plant- parasitic nematode community in a sugarcane field in Martinique // *Applied Soil Ecology*. – 1996. – Vol.3. – P. 17–26.

Schoener T.W. Resource partitioning in ecological communities // *Science*. – 1974. – Vol.185 (4145). – P. 27–39.

Siefert A., Ravenscroft C., Weiser M.D., Swenson N.G. Functional beta-diversity patterns reveal deterministic community assembly processes in eastern North American trees // *Global Ecology and Biogeography*. – 2013. – Vol.6. – P. 682–691.

Weslien J., Djupström L.B., Schroeder M., Widenfalk O. Long-term priority effects among insects and fungi colonizing decaying wood // *Journal of Animal Ecology*. – 2011. – Vol.80. – P. 1155–1162.

Whalen J.K. Spatial and temporal distribution of earthworm patches in corn field, hayfield and forest systems of southwestern Quebec, Canada // *Applied Soil Ecology*. – 2004. – Vol.27 (2). – P. 143–151.

Wilson J.B., Habiba G. Limitation to species coexistence: evidence for competition from field observations, using a patch model // *Journal of Vegetation Science*. – 1995. – Vol.6. – P. 369–376.

---

**Представлено: О.Л.Пономаренко / Presented by: O.L.Ponomarenko**

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

*Подано до редакції / Received: 15.05.2016*