

УДК 595.142.3

О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк

*Днепропетровский национальный университет имени Олеса Гончара***АНАЛИЗ МАРГИНАЛЬНОСТИ И ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИ  
СООБЩЕСТВА МЕЗОПЕДОБИОНТОВ УРБОТЕХНОЗЕМА**

Наведено результати вивчення просторового варіювання екоморфічної структури ґрунтової мезофауни технозему з трав'янистим покривом методами ОМІ- і RLQ-аналізу. У результаті RLQ-аналізу й наступної кластерної процедури виявлено чотири ключові функціональні групи мезопедобіонтів і знайдено роль едафічних факторів у їх просторовому варіюванні. Кожна функціональна група інтерпретована у термінах екоморфічного підходу.

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

Приведены результаты изучения пространственного варьирования екоморфической структуры почвенной мезофауны технозема методами ОМІ- и RLQ-анализа. В результате RLQ-анализа и последующей кластерной процедуры выявлены четыре ключевые функциональные группы мезопедобіонтов и найдена роль эдафических факторов в их пространственном варьировании. Каждая из функциональных групп интерпретирована в терминах екоморфического подхода.

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

The results of studying of the spatial organization of soil mesofauna of the urbanozem of the grassland within artificial forest planting have been processed by OMI- and RLQ-analysis methods. As a result of the RLQ-analysis and the subsequent cluster procedures are revealed four key functional groups of mesopedobionts and edafic factors the role is found in their spatial variation. Each of functional groups is interpreted in terms ecomiorphic the approach.

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

Животное население почв является надежным индикатором направленности биогеоценологических процессов [3]. Это положение справедливо и для искусственных почвоподобных конструкций – техноземов. Недостатки конструкции данного технозема четко диагностируются по особенностям пространственной организации сообщества мезопедобіонтов. Процедура RLQ-анализа позволяет оценить взаимосвязь трех важнейших характеристик почвенной экосистемы: эдафических факторов, видового разнообразия и его екоморфической структуры [14–16]. Екоморфы отражают особенности адаптации животных к различным аспектам биогеоценологического окружения [6]. В реалиях конкретного сообщества наблюдается сопряженная изменчивость екоморф, что открывает возможность дать объемную характеристику его екоморфической организации.

Физические характеристики почвы описывают экологическую обстановку в почве (Карпачевский, 2010). Техноземы как искусственно созданные почвоподобные конструкции характеризуются высокой вариабельностью свойств [4; 5; 11; 21]. Для характеристики пространственной неоднородности почвы нами выбраны показатели, которые удовлетворяют двум требованиям. Прежде всего, это экологическая релевантность, т.е. это показатели, которые способны информативно отобразить особенности почвы как среды обитания растений и почвенных животных. Поэтому важен ещё один критерий – для

описания пространственной изменчивости экологических свойств показатель должен быть относительно легко измеряем, т.е. за короткий промежуток времени можно получить значительный объем данных [16]. Такие показатели, как твердость, электропроводность и температура почвы с помощью современных инструментов могут быть достаточно быстро измерены в большом количестве, а оценки неоднородности почвы четко коррелируют со свойствами животного населения почвы. Такой подход показал свою эффективность при изучении почвенной мезофауны лесного биогеоценоза [14], лесного урбанозема [15; 18], пространственного размещения пороев слепышей [10], роли педотурбационной активности слепышей в структурировании пространственной организации сообщества герпетобионтных пауков [8].

Анализ маргинальности видов показал, что визуально однородный и относительно малый по размерам участок представляет собой неоднородную среду обитания для почвенных животных. Установлено, что конструктивные особенности технозема, которые проявляют себя через вариабельность твердости в горизонтальном и вертикальном направлении, приводят к значительной дифференциации животного населения почвы данного участка. Вариабельность твердости воздействует также на водный режим почвы, который оказывает влияние на растительный покров участка, что количественно отражается в показателях электропроводности и температуры почвы, а также высоты травостоя [18].

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

**Методы исследований.** Исследования проведены 10 июня 2012 г. в ботаническом саду ДНУ имени Олеся Гончара (ранее – территория парка им. Ю. Гагарина, г. Днепропетровск). Исследуемый полигон № 9 находится на склоне отрога балки Красноповстанческой восточной экспозиции (48°25′57.43″С, 35°2′16.52″В). Естественный тальвег и часть склона засыпаны технической смесью строительного мусора.

Почва на исследуемом участке – урботехнозем (дерновый урбопедозем на технической смеси строительного мусора, так как при создании почвенной конструкции был сформирован верхний слой из черноземовидной массы) [17]. А. Н. Кабарь [12] почвы исследуемого участка относит к ряду техногенных почв, типу – техноземов, подтипу – техноземов черноземных, роду – гумуссированных, литографической серии – гетерогенных, виду – слабогумусных, среднемощных, разновидности – среднесуглинистых. Описание свойств почв экспериментального участка приведено по работе А. Н. Кабаря [12].

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

Участок представляет собой искусственное газонное насаждение с отдельно стоящими деревьями. Древостой представлен кленом остролистным (*Acer platanoides* L.), полевым (*Acer campestre* L.) и ясенелистым (*Acer negundo* L.). В травостое обильный гравилат городской (*Geum urbanum* L.) и одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* Wigg.). Растительность имеет лесной облик (83,33 % видов относятся к лесной экоморфе, 16,67 % – к степной).

Фитоиндикационное оценивание позволяет трофотоп изучаемого полигона оценить как мега-мезотрофный. Гигротоп в целом имеет ксеромезофильный характер (50,00 % видов – ксеромезофилы) с тенденцией к мезофильным условиям (33,33 % – мезофилы).

В каждой точке были сделаны почвенно-зоологические пробы для сбора почвенной мезофауны (результаты представлены как *L*-таблица), проведено измерение температуры, электропроводности и твердости почвы, мощности подстилки и высоты травостоя (*R*-таблица). Почвенно-зоологические пробы имели размер 25×25 см. Измерение твердости почв производились 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. 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 [22]. Почвенную температуру измеряли в период с 13 до 14 часов цифровыми термометрами WT-1 (ПАО «Стеклоприбор», <http://bit.steklopribor.com>, точность – 0,1 °С) на глубине 5–7 см. Мощность подстилки измерялась линейкой, высота травостоя – мерной рулеткой. Измерения электропроводности, температуры, высоты травостоя и мощности подстилки сделаны в трехкратной повторности в каждой пробной точке.

Характеристика экоморф растений приведена по А. Л. Бельгарду [1; 2] и В. В. Тарасову [20], *Q*-таблица представлена экоморфами почвенных животных [4; 6; 7; 9].

Статистические процедуры RLQ- и OMI-анализов выполнены с помощью пакета ade4 для оболочки R [23]. Значимость RLQ оценена с помощью процедуры *gandtest.rlq*. Сущность и особенности OMI-анализа обсуждается в работе А. Е. Пахомова и соавт. [18].

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

На исследуемом участке было обнаружено 26 видов почвенных животных. Плотность почвенной мезофауны изученного полигона составляет 145,68 экз./м<sup>2</sup>. Дождевые черви являются многочисленной и разнообразной группой сапрофагов в пределах полигона и представлены тремя видами. По плотности дождевые черви составляют 72,81 % от общей плотности населения мезопедобионтов. Доминантом является собственно-почвенный верхнеярусный *Aporrectodea c. trapezoides* (Duges, 1828). Его численность составляет 48,15 экз./м<sup>2</sup>. Собственно-почвенные дождевые черви представлены *Octolasion lacteum* (Oerley, 1885), а почвенно-подстилочные – *Lumbricus rubellus* Hoffmeister, 1843.

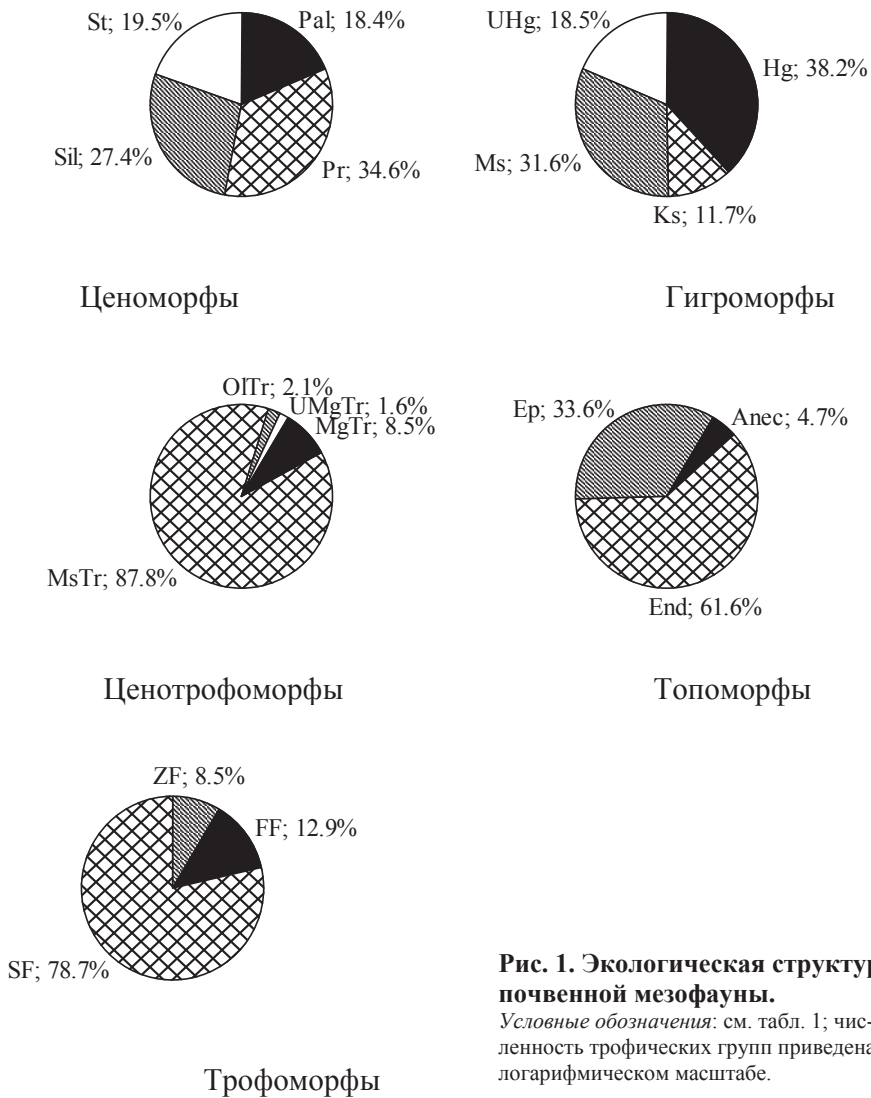
Гигроморфы дождевых червей представлены ультрагигрофилами, гигрофилами и мезофилами. Ценоморфический спектр также весьма широк –

среди дождевых червей представлены пратанты, палюданты и сильванты. Таким образом, комплекс дождевых червей изучаемого полигона обилен и разнообразен как в таксономическом, так и экологическом аспектах.

Помимо дождевых червей к трофической группе сапрофагов принадлежат эпигейные кивсяки *Megaphyllum rossicum* (Timotheew, 1897) (1,37 экз./м<sup>2</sup>), многосвязы (3,96 экз./м<sup>2</sup>) и мокрицы *Trachelipus rathkii* (Brandt 1833) (1,22 экз./м<sup>2</sup>) и *Armadillidium vulgare* (Latreille 1804) (0,46 экз./м<sup>2</sup>).

Хищные губоногие многоножки представлены землянкой *Geophilus proximus* C.L.Koch 1847 (6,70 экз./м<sup>2</sup>), которые для своего перемещения используют систему почвенных нор и трещин. Хищники также представлены имаго жукелиц (3 вида), имаго коротконадкрылых жуков *Staphylinus caesareus* Cederhjelm 1798, личинками двукрылых сем. Stratiomyidae и пауками.

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



**Рис. 1. Экологическая структура почвенной мезофауны.**

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

Основу ценоморфической структуры мезофауны составляют пратанты (34,6 % по обилию), несколько меньше сивлантов (27,4 %), значительно меньше степантов (19,5 %) и палюдантов (18,4 %) (рис. 1). Таким образом, ценоморфический облик животного населения изучаемого полигона можно охарактеризовать как луговой с лесными элементами. Ценоморфическая структура животного населения почвы отличается от ценоморфической структуры растительного покрова большей ролью луговой компоненты.

Среди гигроморф преобладают гигрофилы (38,2 %), несколько меньше мезофилов (31,6 %) и ультрагигрофилов (18,5 %), очень редко встречаются ксерофилы (11,7 %). Гигроморфическая структура населения является мезогигрофильной, что находится в некотором противоречии с ксеромезофильным обликом растительности.

В сообществе доминируют мезотрофоценоморфы (87,8 %), что повторяет трофоморфическую структуру растительности. В структуре топоморф очевидным является преобладание эндогейных форм (61,6 %). Существенно меньше эпигейных форм (33,6 %) и норников (4,7 %).

Таблица 1

## Видовой состав и обилие почвенной мезофауны участка № 9

Класс	Семейство	Вид	Ценоморфы	Гигроморфы	Центрофоморфы	Топоморфы	Трофоморфы	Плотность, экз./м <sup>2</sup>
Oligochaeta	Lumbricidae	<i>Aporrectodea caliginosa trapezoides</i> (Duges, 1828)	Pr	Hg	M&Tr	End	SF	48,15
		<i>Lumbricus rubellus</i> Hoffmeister, 1843	Pal	UHg	M&Tr	Ep	SF	25,14
		<i>Octolasion lacteum</i> (Oerley, 1885)	Sil	Ms	M&Tr	End	SF	32,76
Arachnida	Aranei	<i>Aranea</i> sp. sp.	St	Ks	M&Tr	Ep	ZF	1,22
Chilopoda	Geophilidae	<i>Geophilus proximus</i> C.L.Koch 1847	St	Ms	M&Tr	Anec	ZF	6,7
Diplopoda	Julidae	<i>Megaphyllum rossicum</i> (Timotheew, 1897)	St	Ms	M&Tr	Ep	SF	1,37
	Polydesmidae	<i>Schizothuranius dmitriewi</i> (Timotheew, 1897)	Sil	Hg	MgTr	Ep	SF	3,96
Insecta	Carabidae	<i>Amara (Curtonotus) aulica</i> (Panzer, 1796)	St	Ks	OTr	Ep	FF	0,15
		<i>Badister lacertosus</i> Sturm.	Pal	Hg	UMgTr	Ep	ZF	0,91
		<i>Calathus (Calathus) fuscipes</i> (Goeze, 1777)	St	Ms	MgTr	Ep	ZF	0,15
		<i>Calosoma inquisitor</i> L.	Sil	Hg	M&Tr	Ep	ZF	0,15
		<i>Harpalus (Acardystus) flavescens</i> (Piller & Mitterpacher, 1783)	Pal	Ks	UMgTr	Ep	FF	0,15
		<i>Zabrus (Pelor) spinipes</i> (Fabricius 1798)	St	Ks	MgTr	Ep	FF	0,15
	Cerambycidae	<i>Dorcadion fulvum fulvum</i> (Scopoli, 1763)	St	Ks	M&Tr	End	FF	1,07
	Coccinellidae	<i>Coccinella (Coccinella) septempunctata</i> Linnaeus 1758	St	Ms	MgTr	Ep	ZF	1,07
	Noctuidae	<i>Lepidoptera</i> sp. sp.	St	Ms	M&Tr	End	FF	1,98
	Staphylinidae	<i>Staphylinus caesareus</i> Cederhjelm 1798	Sil	Hg	M&Tr	Ep	ZF	0,91
	Stratiomyidae sp. sp.	<i>Stratiomyidae</i> sp. sp.	Pr	Ms	OTr	Ep	ZF	0,91
	Melolonthidae	<i>Melolontha melolontha</i> (Linnaeus 1758)	Pr	Ms	OTr	End	FF	1,98
		<i>Rhizotrogus aestivus</i> (Olivier 1789)	St	Ks	MgTr	End	FF	1,68

## Продолжение таблицы 1

Malacostraca	Armadillidiidae	<i>Armadillidium vulgare</i> (Latreille 1804)	St	Ks	MgTr	Ep	SF	0,46
	Trachelipodidae	<i>Trachelipus rathkii</i> (Brandt 1833)	Pr	UHg	MgTr	Ep	SF	3,35
Gastropoda	Enidae	<i>Brephulopsis cylindrica</i> (Menke, 1828)	St	Ks	MsTr	Ep	FF	5,33
		<i>Chondrula tridens</i> (O.F. Muller 1774)	St	Ks	MgTr	Ep	FF	4,57
	Limacidae	<i>Limax</i> sp.	Pr	Hg	MgTr	Ep	FF	0,15
	Patulidae	<i>Discus ruderatus</i> (W. Hartmann, 1821)	Sil	UHg	UMgTr	Ep	FF	1,22

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

В трофической структуре безусловными доминантами являются сапрофаги (78,7 %). Доля зоофагов составляет 8,5 %, а фитофагов – 12,9 %.

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

Для твердости почвы в изучаемом участке характерно монотонное увеличение с ростом глубины. В верхнем почвенном слое твердость в среднем составляет 1,52 МПа, а в нижнем – 5,55 МПа. Средние значения твердости почвы в пределах изучаемого полигона превышают критические для роста корневых систем растений (3–3,5 МПа) уже начиная с почвенных слоев 15–20 см. Это позволяет предположить высокое структурирующее влияние пространственной variability твердости почвы на организацию почвенного животного населения. Установлено, что локальный максимум коэффициента вариации твердости наблюдается в почвенном слое 5–10 и составляет 35,36 %. На глубине 20–25 см наблюдается локальный минимум variability твердости почвы, который составляет 26,22 %.

Электропроводность почвы в среднем составляет 0,50 дСм/см и характеризуется коэффициентом вариации 19,10 %. Температура почвенного слоя 5–7 см в период проведения исследования составляла 16,76 °С при коэффициенте вариации 1,98 %. Коэффициент корреляции между температурой почвы 5 июня 2012 года и 31 августа 2013 года составил 0,37 ( $p = 0,00$ ), что свидетельствует наличии устойчивых паттернов изменчивости температуры. Этот тезис подтверждается результатами вычисления теста Мантеля для матриц различий между точками отбора проб по температуре. Тест Мантеля указывает на тесную достоверную корреляцию матриц расстояния –  $r = 0,29$ ,  $p = 0,00$ . Частный тест Мантеля с матрицей географических расстояний как контролирующей переменной равен  $r = 0,28$ ,  $p = 0,00$ . Таким образом, пространственная картина изменчивости температуры почвы в пределах участка не является неповторимой картиной, которая может быть иной в другой момент времени.

Мощность растительной подстилки в пределах участка составляет 1,15 см с коэффициентом вариации 38,69 %. Коэффициент вариации для высоты травостоя составляет 130,05 % при среднем уровне этого показателя 9,59 см.



Таблиця 2

## Детерминанты экологического пространства почвенной мезофауны

Параметры среды	Средес	Доверительный интервал		CV, %	RLQ ось 1	RLQ ось 2
		– 95 %	+95%			
<i>Твердость почвы на глубине, МПа</i>						
0–5 см	1,52	1,42	1,62	33,93	–0,85	–0,44
5–10 см	2,18	2,03	2,33	35,36	–0,89	–0,71
10–15 см	2,96	2,79	3,14	30,48	–0,90	–0,81
15–20 см	3,70	3,51	3,89	26,97	–0,82	–0,88
20–25 см	4,22	4,00	4,43	26,22	–0,81	–0,90
25–30 см	4,67	4,43	4,91	26,94	–0,73	–0,96
30–35 см	4,98	4,72	5,25	27,68	–0,69	–0,97
35–40 см	5,19	4,89	5,48	29,43	–0,64	–0,97
40–45 см	5,38	5,06	5,71	31,26	–0,59	–0,96
45–50 см	5,55	5,20	5,90	32,41	–0,57	–0,96
<i>Физические свойства, мощность подстилки и высота травостоя</i>						
Электропроводность, дСм/см	0,50	0,48	0,52	19,10	0,49	0,05
Температура слоя почвы 5–7 см, °С, 05.06.2012	16,76	16,70	16,82	1,98	–0,03	0,32
– 31.08.2013	19,71	19,50	19,93	5,59	–0,39	0,06
Мощность подстилки, см	1,15	1,06	1,23	38,69	–0,42	–0,26
Высота травостоя, см	9,59	7,18	12,00	130,05	–0,60	0,01

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

Общая инерция, которая может быть вычислена в результате ОМІ-анализа, пропорциональна средней маргинальности видов сообщества и представляет собой количественную оценку влияния факторов окружающей среды на сепарацию видов. В результате проведенного анализа установлено, что общая инерция составляет 3,36. Первая ось, полученная в результате ОМІ-анализа, описывает 64,56 %, а вторая – 25,29 % инерции. Таким образом, первые две оси описывают 90,15 % инерции, что вполне достаточно для того, чтобы описание дифференциации экологических ниш мезофауны на изучаемом полигоне проводить в пространстве первых двух осей. Для среднего значения маргинальности сообщества (ОМІ = 3,32) уровень значимости составляет  $p = 0,001$ , что свидетельствует о важной роли выбранных переменных среды для структурирования сообщества почвенной мезофауны.

Таблиця 3

## Анализ маргинальности видов сообщества мезофауны

Виды	Сокращение	Инерция	ОМІ	Tol	Rtol	omi	tol	rtol	p-уровень
<i>Aporrectodea trapezoides</i>	A_trapezoides	19,78	1,17	1,56	17,04	5,90	7,90	86,20	0,02
<i>Aranea sp.</i>	Aranea	15,39	0,60	2,70	12,09	3,90	17,60	78,50	0,87
<i>Badister lacertosus</i>	B_lacertosus	19,74	1,44	8,75	9,55	7,30	44,30	48,40	0,61
<i>Brephulopsis cylindrica</i>	B_cylindrica	20,05	1,65	2,21	16,19	8,20	11,00	80,70	0,12

## Продолжение таблицы 3

<i>Chondrula tridens</i>	Ch_tridens	23,65	2,11	1,88	19,66	8,90	8,00	83,10	0,35
<i>Coccinella septempunctata</i>	C_septempunctata	9,52	1,63	2,12	5,77	17,10	22,30	60,60	0,59
<i>Discus ruderatus</i>	D_ruderatus	21,07	2,04	11,14	7,90	9,70	52,90	37,50	0,59
<i>Dorcadion fulvum</i>	D_fulvum	14,39	2,73	0,35	11,31	19,00	2,40	78,60	0,05
<i>Geophilus proximus</i>	G_proximus	17,21	0,42	7,77	9,01	2,40	45,20	52,40	0,40
<i>Lepidoptera sp.</i>	Lepidoptera	17,30	1,57	8,02	7,71	9,10	46,40	44,50	0,12
<i>Lumbricus rubellus</i>	L_rubellus	16,71	0,93	3,03	12,76	5,50	18,10	76,30	0,05
<i>Megaphyllum rossicum</i>	M_rossicum	20,30	0,88	6,22	13,19	4,30	30,70	65,00	0,47
<i>Melolontha melolontha</i>	M_melolontha	17,64	1,25	11,20	5,19	7,10	63,50	29,40	0,43
<i>Octolasion lacteum</i>	O_lacteum	12,49	0,22	3,74	8,53	1,70	30,00	68,30	0,24
<i>Schizothuranius dmitriewi</i>	Sch_dmitriewi	17,21	8,27	4,83	4,11	48,10	28,00	23,90	0,00
<i>Staphylinus caesareus</i>	S_caesareus	25,92	21,95	1,03	2,94	84,70	4,00	11,40	0,01
<i>Stratiomyidae sp.</i>	Stratiomyidae	17,36	8,52	5,32	3,53	49,00	30,60	20,30	0,02
<i>Trachelipus rathkii</i>	T_rathkii	20,92	2,49	8,48	9,95	11,90	40,50	47,60	0,05
<i>OMI</i>		3,32	–	–	–	–	–	–	0,00

**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.

Маргинальность, которая статистически достоверно отличается от случайной альтернативы, характерна для 7 видов из 18, для которых проведен OMI-анализ. Таким образом, для значительного числа видов мезофауны изучаемого полигона типичные эдафические условия не совпадают с центроидом их экологической ниши. Маргинальность ниши указывает на степень отличия оптимальных условий для обитания вида от типичных условий в пределах данного местообитания. Толерантность ниши – величина, обратная специализации: чем больше толерантность, тем меньше специализация. Остаточная толерантность указывает на роль случайных, нейтральных факторов и ошибки измерения. Такие виды, как *Staphylinus caesareus*, *Stratiomyidae sp.*, *Schizothuranius dmitriewi* характеризуются высокой маргинальностью и специализацией (низкой толерантностью). Таким образом, изучаемое местообитание для данных видов является весьма экстремальным, в пределах которого они занимают очень ограниченное число микростадий. Толерантными к условиям данного местообитания являются такие виды, как *Melolontha melolontha*, *Discus ruderatus*, *Lepidoptera sp.* и *Geophilus proximus*. Остаточная толерантность достаточно велика для ряда видов (для *Aporrectodea trapezoides* – 86,2 %, для *Chondrula tridens* – 83,1 %), что позволяет



предполагать значительную роль в структурировании сообщества почвенной мезофауны факторов нейтральной природы.

Конфигурация экологических ниш мезопедобионтов представлена на рис. 2. Анализ данных, приведенных на рис. 2, свидетельствует о том, что ключевым аспектом структурирования экологической ниши почвенных животных является твердость почвы в слоях 0–5, ..., 25–30 см, мощность подстилки и высота травостоя, а также электропроводность почвы (ось 1). Также важную роль играет твердость почвы на глубине 30–35, ..., 45–50 см (ось 2). Полученная визуализация экологических ниш почвенных животных свидетельствует о том, что практически все ниши вытеснены в зону меньшей твердости почвы на всех глубинах. Это свидетельствует о существенном экологическом воздействии твердости почвы на мезопедобионтов.

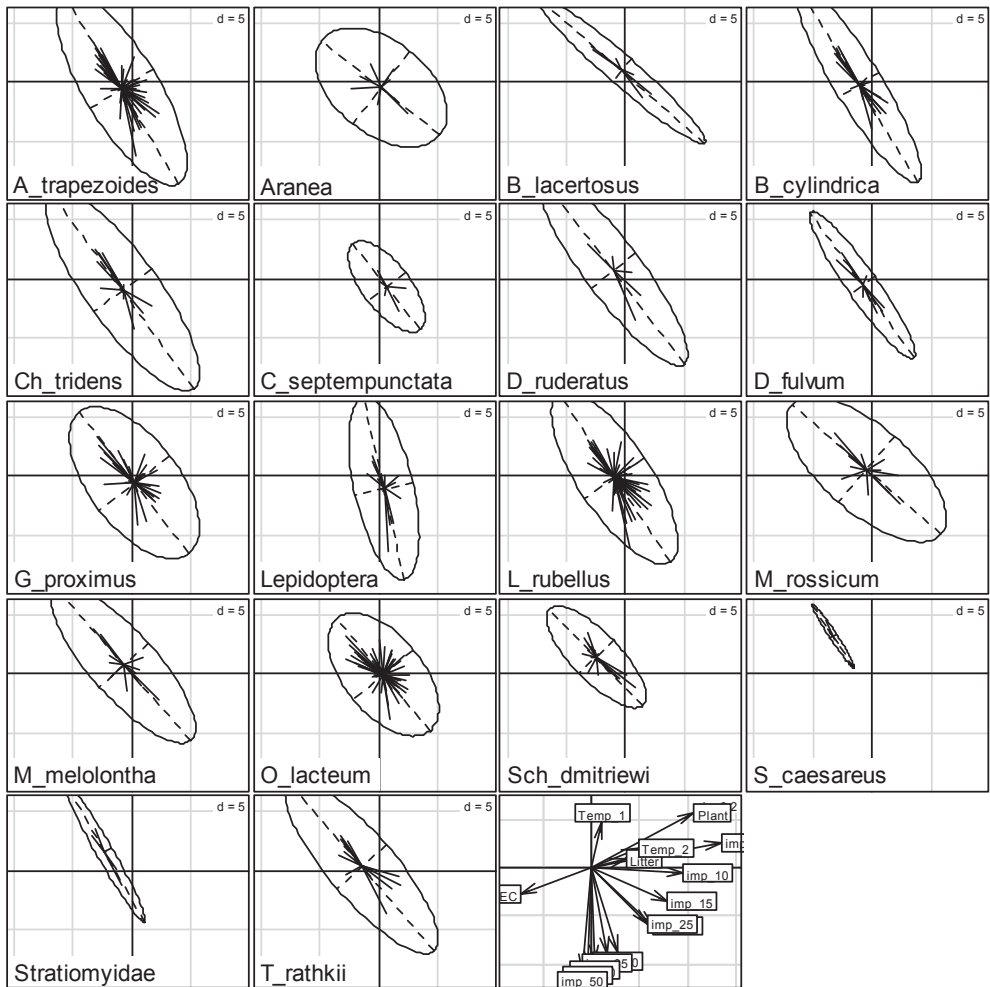
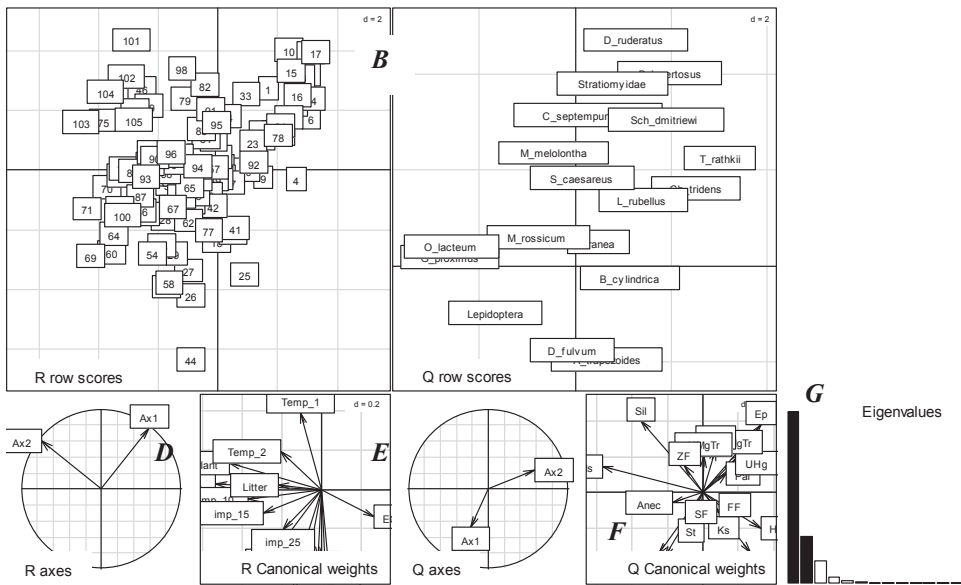


Рис. 2. Экологические ниши видов почвенной мезофауны

**Условные обозначения:** Координатные оси заданны 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.



**Рис. 3. Результаты анализа RLQ:**

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

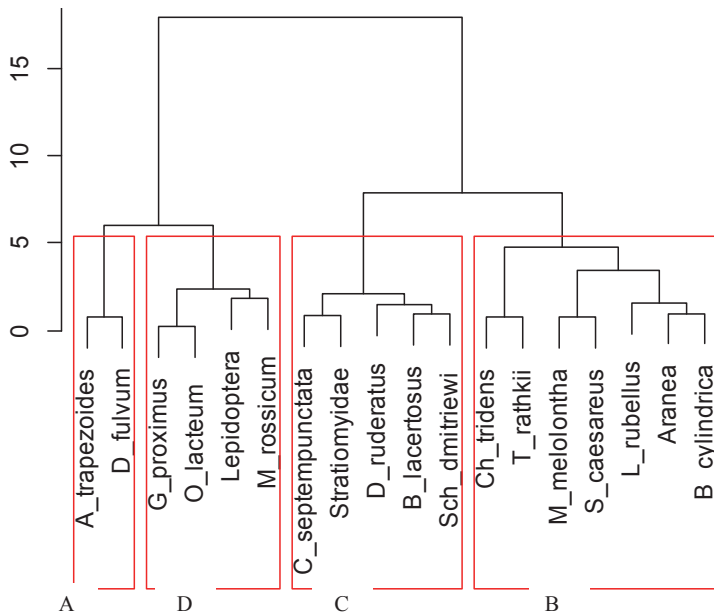
Результаты анализа RLQ представлены в табл. 2 и на рис. 3. Установлено, что 86,15 % общей вариации (общей инерции) описывают первых две оси RLQ (68,09 и 18,41 % соответственно). Процедура *randtest* подтвердила значимость результатов RLQ-анализа на *p*-уровне 0,021.

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).

Ось 1, выделенная в результате RLQ-анализа, характеризует значительную роль твердости почвы в структурировании сообщества мезопедобионтов на всех измеренных глубинах (табл. 1). Наибольшее значение имеет твердость на глубине 10–15 см. Ось 2 также отражает важную роль твердости как экологического фактора, но для этой оси характерен максимум корреляции с показателями твердости почвы на больших глубинах – 20–25, ..., 45–50 см.

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

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



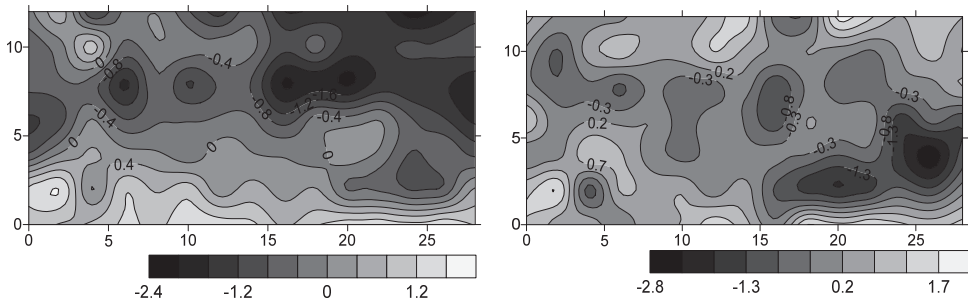
**Рис. 4. Кластерный анализ структуры животного Населения мезопедобионтов**

Функциональная группа А включает два вида – *Aporrectodea c. trapezoides* и *Dorcadion fulvum*. Эта функциональная группа адаптирована к жизни в условиях высокой твердости почвы на всех глубинах, а особенно – на больших. Эта группировка значительно отстоит от прочих в экологическом пространстве, так как приспособлена к жизни в экстремальных условиях в пределах изучаемого полигона.

Функциональная группа В разнообразна по числу составляющих её видов и по ширине занимаемого экологического ареала, что видно из относительных



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



**Рис. 6. Пространственная изменчивость RLQ-осей.  
Правая часть полигона находится ближе к тальвегу**

размеров эллипсоида, очерчивающего экологическую нишу данной группировки. Экоморфической спецификой функциональной группы В является влаголюбивость (ультрагигрофильность) её представителей и принадлежность к ценоморфе пратантов. Вместе с функциональной группой С группа В формирует эпигейную компоненту животного населения почвы полигона, которая противопоставляется эндогейной компоненте, представленной функциональной группой D.

Пространственное размещение значений RLQ-осей представлено на рис. 6. В изменчивости RLQ-оси 1 линейный тренд описывает 59,2 % дисперсии, при этом в регрессионной модели, в которой в качестве предиктора выступают географические координаты, достоверными являются как ось абсцисс, так и ось ординат. Линейный тренд обусловлен постепенным уменьшением твердости от участков, близких к тальвегу к участкам, которые находятся на склоне балки. Склон балки практически не испытал антропогенного воздействия, тогда как в тальвеге балки производились активные работы по его засыпке строительным мусором, на котором был сформирован технозем. Фрагменты строительного мусора обладают значительной твердостью. Таким образом, RLQ-ось 1 маркирует трансформацию животного населения почвы в ответ на изменчивость твердости почвы.

Антропогенный характер создания почвы на изучаемом участке имеет несколько уровней гетерогенности, что обусловило существование изменчивости экологической обстановки для почвенных животных, отраженной в RLQ-оси 2. Как отмечено ранее, эта ось также связана с твердостью почвы. Линейный тренд не играет существенной роли в пространственной изменчивости этой оси (для регрессионной модели  $R^2 = 0,01$ ). В большей степени можно говорить о мозаичной организации изменчивости значений RLQ-оси 2.

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

## Бібліографічні посилання

1. **Бельгард А. Л.** Лесная растительность юго-востока УССР / А. Л. Бельгард // К. : Изд-во КГУ, 1950. – 263 с.
2. **Бельгард А. Л.** Степное лесоведение / А. Л. Бельгард // М. : Лесная промышленность, 1971. – 336 С.
3. **Гиляров М. С.** Зоологический метод диагностики почв / М. С. Гиляров // М. : Наука, 1965. – 276 с.
4. **Жуков А. В.** Пространственная изменчивость твердости педоземов / А. В. Жуков, Г. А. Задорожная // Біологічний вісник МДПУ ім. Б. Хмельницького – 2013. – № 1(7). – С. 34–49.
5. **Жуков О. В.** Екоморфичний аналіз консорцій ґрунтових тварин / О. В. Жуков // Д. : Вид-во «Свідлер А. Л.». – 2009. – 239 с.
6. **Жуков О. В.** Екоморфи Бельгард–Акімова та екологічні матриці / О. В. Жуков // Екологія та ноосферологія, 2010. – Т. 21, № 3–4. – С. 109–111.
7. **Жуков А. В.** Педотурбационная активность слепышей (*Spalax microphthalmus*) как фактор пространственной организации пауков (Aranei) / А. В. Жуков, О. Н. Кунах, Е. В. Прокопенко // Вісник Дніпропетр. держ. аграрного ун-ту. – 2011, № 2. – С. 28–35.
8. **Жуков О. В.** Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Дошові черв'яки (Lumbricidae): моногр. / О. В. Жуков, О. Є. Пахомов, О. М. Кунах // Д. : Вид-во Дніпропетр. ун-ту, 2007. – 371 с.
9. **Жуков А. В.** Пространственное размещение пороев слепышей (*Spalax microphthalmus*) и твёрдость почвы / А. В. Жуков, О. Н. Кунах, Т. П. Коновалова // Поволжский экологический журнал. – 2013. – № 1. – С. 3–15.
10. **Задорожная Г. А.** Пространственная организация дерново-литогенных почв на краснобурых глинах / Г. А. Задорожная, О. Н. Кунах, А. В. Жуков // Проблеми екології та охорони природи техногенного регіону. – 2012. – № 1 (12). – С. 226–237.
11. **Кабарь А. Н.** Биолого-экологические свойства почвенного покрова ботанического сада Днепропетровского национального университета (становление, развитие, рациональное использование): дис. ... канд. биол. наук : 03.00.16. / А. Н. Кабарь – Д. – 2003. – 203 с.
12. **Карпачевский Л. О.** Экологические почвоведение / Л. О. Карпачевский // М. : Геос, 2005. – 336 с.
13. **Кунах О. Н.** Экологический аспект твердости почвы в пристенной дубраве / О. Н. Кунах, А. А. Балдин // Вісник Дніпропетр. ун-ту. Сер. Біологія. Екологія. – 2011. – Вип. 19, т. 1. – С. 65–74.
14. **Кунах О. Н.** Пространственное варьирование экоморфической структуры почвенной мезофауны урбазема / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Ученые записки Таврич. нац. ун-та им. В. И. Вернадского. Сер. Биология, химия. – 2013. – Том 26 (65), № 3. – С. 107–126.
15. **Мірзак О.В.** Досвід дослідження ґрунтів великих промислових центрів степової зони України (на прикладі м. Дніпропетровська) / О. В. Мірзак // Ґрунтознавство. – 2001. – Т. 1, № 1–2, – С. 87–92.
16. **Пахомов А. Е.** Пространственная организация экологической ниши почвенной мезофауны урбозема / А. Е. Пахомов, О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Вісник Дніпропетр. ун-ту. Сер. Біологія. Екологія. – 2013. – Вип. 21(1) – С. 51–57.
17. **Покаржевский А. Д.** Пространственная экология почвенных животных / А. Д. Покаржевский, К. Б. Гонгальский, А.С. Зайцев, Ф.А. Савин. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2007. – 174 с.
18. Пространственная агроэкология и рекультивация земель: моногр. / А. А. Демидов, А. С. Кобец, Ю. И. Грицан, А. В. Жуков – Д. : Изд-во «Свідлер А.Л.», 2013. – 560 с.
19. **Тарасов В. В.** Флора Дніпропетровської та Запорізької областей. Судинні рослини. Біологоекологічна характеристика видів / В. В. Тарасов // Д. : Вид-во ДНУ, 2005. – 276 с.
20. **Шемавнев В. И.** Устойчивое развитие сложных экотехносистем / В. И. Шемавнев, Н.А. Гордиенко, В.И. Дырда, В.О. Забалуев – М. : -Д., 2005. – 355 с.
21. **Pennisi, B.V.** 3 ways to measure medium EC / B. V. Pennisi, M. van Iersel // GMPro. – 2002. – Vol. 22(1). – P. 46–48.
22. The R Foundation for Statistical Computing – 2010. R Version 2.12.1.

Надійшла до редакції 30.10.2013.