

УДК [595:574.2/4:591.524.2](477.63)

© 2015 г. А. В. ЖУКОВ, О. Н. КУНАХ, В. А. НОВИКОВА

ЭКОМОРФИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВА МЕЗОПЕДОБИОНТОВ ДУБНЯКА СО СВЕЖИМ РАЗНОТРАВЬЕМ НА АРЕНЕ Р. ДНЕПР

Жуков, О. В. Экоморфична організація угруповання мезопедобионтів дубняка зі свіжим різнотрав'ям на арені р. Дніпро [Текст] / О. В. Жуков, О. М. Кунах, В. О. Новикова // Вісті Харк. ентомол. т-ва. — 2015. — Т. XXIII, вип. 2. — С. 39–53.

Досліджене просторове варіювання екоморфичної структури ґрунтової мезофауни місцеперебування на арені р. Дніпро в межах Дніпровсько-Орільського природного заповідника. Установлено, що екоморфична структура тваринного населення ґрунту відрізняється від екоморфичної структури наземного рослинного покриву. Такі відмінності обумовлені різною динамікою цих компонентів біогеоценозу в часі. Очевидно, що угруповання мезопедобионтів «робить зліпок» з періоду більшого ступеня виразності лугового процесу та більшої вологості едафотопу. Характерною рисою екоморфичної структури ґрунтової мезофауни є її просторова детермінованість, у результаті чого виникають чітко позначені просторові патерни. Ці патерни характеризуються специфічною динамікою деяких ґрунтових властивостей — твердості, електропровідності й агрегатної структури ґрунту. Роль рослинності як маркера едафічних властивостей відображається в термінах фітоіндикаційних шкал та екоморфичної структури рослинності. 6 рис., 3 табл., 43 назви.

Ключові слова: ґрунтова мезофауна, екологічна ніша, зоологічна діагностика ґрунтів, екоморфи.

Жуков, А. В. Экоморфическая организация сообщества мезопедобионтов дубняка со свежим разнотравьем на арене р. Днепр [Текст] / А. В. Жуков, О. Н. Кунах, В. А. Новикова // Изв. Харьк. энт. о-ва. — 2015. — Т. XXIII, вып. 2. — С. 39–53.

Исследовано пространственное варьирование экоморфической структуры почвенной мезофауны местообитания на арене р. Днепр в пределах Днепро-Орельского природного заповедника. Установлено, что экоморфическая структура животного населения почвы отличается от экоморфической структуры наземного растительного покрова. Такие различия обусловлены различной динамикой этих компонентов биogeоценоза во времени. Очевидно, что сообщество мезопедобионтов «делает слепок» с периода большей степени выраженности лугового процесса и большей влажности эдафотопы. Характерной особенностью экоморфической структуры почвенной мезофауны является её пространственная детерминированность, в результате чего возникают чётко обозначенные пространственные паттерны. Эти паттерны характеризуются специфической динамикой ряда почвенных свойств — твёрдости, электропроводности и агрегатной структуры почвы. Роль растительности как маркера эдафических свойств отображается в терминах фитоиндикационных шкал и экоморфической структуры растительности. 6 рис., 3 табл., 43 назв.

Ключевые слова: почвенная мезофауна, экологическая ниша, зоологическая диагностика почв, экоморфы.

Zhukov, A. V. The ecomorphic organization of mesopedobionts community of oak forest with the fresh grass on arena of the Dnieper river [Text] / A. V. Zhukov, O. N. Kunakh, V. A. Novikova // The Kharkov Entomol. Soc. Gaz. — 2015. — Vol. XXIII, iss. 2. — P. 39–53.

Spatial variation of soil mesofauna ecomorphic structures of a habitat on the arena of the Dnieper River within Dniprovsko-Orilskyi Natural Reserve has been investigated. Ecomorphic structure of the soil animal community has been proved to be different from ecomorphic structures of ground vegetation. These distinctions are caused by various dynamics of these biogeocoenosis components in time. It is obvious, that the mesopedobiont community 'makes a mould' from the period of high expressiveness of meadow process and greater humidity of edatop. The prominent feature of ecomorphic structures of soil mesofauna is its spatial determinism, which brings to accurately designated spatial patterns. These patterns are characterized by specific dynamics of some soil properties such as soil penetration resistance, electrical conductivity and aggregate structure of the soil. The role of vegetation as a marker of edaphic properties is displayed in terms of phytoindicator scales and ecomorphic vegetation structures. 6 figs, 3 tabs, 43 refs.

Keywords: soil mesofauna, ecological niche, soil zoological diagnostic, ecomorphes.

В в е д е н и е. В. Н. Беклемишев (1994) назвал земной организм «геомеридой»: «Из каких частей состоит Геомериды? Как тело метазоона не слагается непосредственно из клеток, а человечество из людей, так Геомериды не может непосредственно слагаться из отдельных животных и растений. Между ними и общей организацией Геомериды включены многочисленные промежуточные индивидуальности — большей частью мало индивидуализированные, расплывчатые, нестойкие». Организм и Геомериды состоят из органов, которые имеют форму: «Одно ясно: структура Геомериды, подобно структуре нашего тела, насковзь типична: она слагается из определённых частей, которые, в свою очередь, представляют комплекс частей следующего порядка» (Беклемишев, 1994). Взаимоотношения в пределах геомериды являются экологическими, поэтому органы геомериды являются экоморфами по А. Л. Бельгарду (1950). Экоморфы разнообразны. Рефрены лежат в основе любого разнообразия, в том числе биологического (Мейен, 1978). Рефрен — повторяющаяся, подчинённая одному правилу преобразования последовательность состояния мерона. Организм имеет органы, свойства, признаки, а таксон (в широком

Zhukov A. V., Kunakh O. N., Novikova V. A. Department of Zoology and Ecology, Faculty of Biology,
Ecology and Medicine, Oles Honchar Dnipropetrovsk National University,
Naharina Ave, 72, Dnipropetrovsk, 49010, UKRAINE; e-mail: zhukov_dnepr@rambler.ru

смысле) имеет мероны. Мероном может быть как орган (форма) любых организмов, так и их свойство (функция). Мерон определяется формами и функциями совместно (Чайковский, 2008). Универсальный характер понятия рефрена позволяет говорить о том, что наблюдаемое разнообразие не хаотично, а образует единую диатропическую сеть. Рефренная упорядоченность разнообразия, или регулярность диасети, называется типологической упорядоченностью и является одним из основных свойств природы — неживой, живой и социальной (Чайковский, 2008). Общность структур объясняется не общностью происхождения, а общностью законов формы (Мейен, 1978). Таким образом, по С. В. Мейену (1978), мерон и рефрен являются компонентами диатропической сети, которая организует в соответствии с законами формы разнообразие, по меньшей мере, живых организмов. Учение А. Л. Бельгарда об экоморфах, которое возникло задолго до представлений С. В. Мейена о диатропике (науке о разнообразии), можно рассматривать как в полной мере диатропическое. В связи с этим, меронами являются экоморфы, а закономерными рядами преобразования экоморф — рефрены. Например, ценоморфа является мероном, а степанты, силванты, пратанты и палюданты составляют рефрен. Аналогично в рефренный ряд разлагаются трофоморфы, гигроморфы и гелиоморфы. Диатропическая сеть, к которой принадлежит система экоморф растений, является основанием для расширения этой системы и на животных. Целостный и закономерный характер изменчивости живых организмов в рамках диатропической сети в контексте экоморф нашёл отражение в концепции экоморфических матриц (Жуков, 2010). Таким образом, формальная процедура расширения системы экоморф растений на почвенных животных имеет теоретическим обоснованием представление о диатропической сети. Однако эта операция может рассматриваться как гипотеза, которая требует экспериментального подтверждения. Экспериментальное решение данной проблемы видится через установление взаимоотношений между особенностями животного населения, растительности и почвенных свойств.

Взаимоотношения между видовыми особенностями и свойствами окружающей среды обычно оцениваются напрямую с помощью двухшагового анализа (Кунах, Жуков, Балюк, 2013). Во-первых, обилие видов связывается с условиями окружающей среды, а реакция видов на изменчивость свойств среды соотносится затем с биологическими или физиологическими особенностями видов (Relating ..., 2004; Spatial ..., 2005). Анализ RQL позволяет соотнести экологические особенности видов с условиями окружающей среды (Matching ..., 1996). Этот анализ исследует совместную структуру трёх таблиц данных: *R*-таблица характеризует переменные окружающей среды, *Q*-таблица — видовые особенности и *L*-таблица — обилие видов (Matching ..., 1996; Dray, Pettoirelli, Chessel, 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 учётом свойств окружающей среды, выраженных таблицей *R*, и весами видов с учётом их экологических свойств, выраженных таблицей *Q* (Plant-trait ..., 2012). В результате может быть получена лучшая совместная комбинация ординации сайтов по их характеристикам окружающей среды, ординации видов по их свойствам и одновременно ординация видов и сайтов (Spatial ..., 2005). RQL-анализ объединяет три отдельных ординационных решения с максимизацией ковариации между особенностями видов и свойствами окружающей среды посредством анализа коинерции (On the identification ..., 2008).

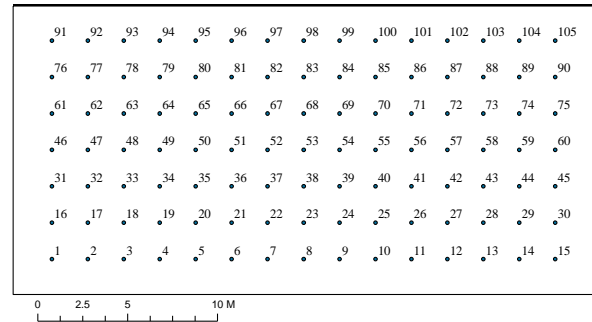
Целью настоящей работы является установление связи между экоморфической структурой почвенной мезофауны лесного сообщества на арене р. Днепр и характеристиками этой почвы и растительного покрова, выраженных в терминах фитоиндикационных шкал и экоморф средствами RLQ-анализа. Раскрытие этой связи является проверкой возможностей применения экоморфической системы для изучения сообществ почвенных животных.

Материалы и методы. Материалы, приведенные в настоящей статье, отражают начальный этап изучения сообществ почвенных беспозвоночных Днепро-Орельского природного заповедника. Планируется изучить сообщества мезопедобионтов основных типов биогеоценозов данного заповедника. Интерес к сообществу мезопедобионтов дубняка со свежим разнотравьем обусловлен сложной экоморфической структурой фитоценоза (Жуков, 2015). Поэтому большое значение имеет понимание формирования экоморфической структуры животного населения как компонента зооценоза.

Исследования проведены в апреле–мае 2014 г. в Днепро-Орельском природном заповеднике. Исследуемый полигон заложен на участке в зоне перехода арены р. Днепр в притеррасную пойму

р. Проточь. Полигон состоит из 15 трансект. Каждая трансекта составлена из 7 пробных точек. Расстояние между рядами в полигоне составляет 2 м (рис. 1).

По А. Д. Покаржевскому с соавт. (Пространственная ..., 2007), размах геометрических размеров полигона соответствует пространственному уровню биогеоценоза. В монографии этих авторов приводятся результаты оценки пространственного варьирования почвенных животных, полученные с помощью закладки полигонов различной формы: от квадратных до вытянутых в трансекту лент. Экспериментально в ранних работах мы пришли к заключению, что для оценки пространственного варьирования почвенных животных в биогеоценозах степной зоны Украины оптимальными являются полигоны размером 7×15 проб (Жуков, Кунах, Балюк, 2014; Кунах, Жуков, Балюк, 2013). Расстояние между пробами может варьировать от одного до нескольких метров. Конечное решение о расстоянии между пробами принимается исходя из особенностей исследуемого местообитания таким образом, чтобы полигон субъективно представлял однородный участок территории исследуемого биогеоценоза.



Р и с. 1. План отбора почвенно-зоологических проб в пределах полигона

Полигон находится в пределах лесного массива. Микрорельеф имеет выровненный характер с некоторым понижением в северном направлении. Характерны участки с нарушенным почвенным покровом в результате педотурбационной активности кабана. В пределах каждого квадрата размером 3×3 м было проведено описание растительности.

В каждой точке были отобраны почвенно-зоологические пробы для описания почвенной мезофауны (результаты представлены как *L*-таблица), проведено измерение температуры, электропроводности и твёрдости почвы, мощности подстилки и высоты травостоя (*R*-таблица).

Почвенно-зоологические пробы имели размер 25×25 см. Твёрдость почв измеряли в полевых условиях с помощью ручного пенетromетра «Eijkelkamp» на глубину до 50 см с интервалом 5 см. Средняя погрешность результатов измерений прибора составляет $\pm 8\%$. Измерения производили конусом с размером поперечного сечения 2 см^2 . В пределах каждой точки твёрдость почвы измеряли в однократной повторности. Для измерения электропроводности почвы *in situ* использовали сенсор HI 76305 (Hanna Instruments, Woodsocket, R. I.), работающий совместно с портативным прибором HI 993310. Тестер оценивает общую электропроводность почвы, то есть объединённую проводимость почвенного воздуха, воды и частиц. Результаты измерений прибора представлены в единицах насыщенности почвенного раствора солями (г/дм^3). Сравнение результатов измерений, проведенных прибором HI 76305, с данными лабораторных исследований позволило оценить коэффициент перевода единиц как $1 \text{ дС/м} = 155 \text{ мг/дм}^3$ (Pennisi, van Iersel, 2002). Почвенную температуру измеряли в период с 13 до 14 ч цифровыми термометрами WT-1 (ПАО «Стеклоприбор», bit.steklopribor.com, точность — $0,1^\circ\text{C}$) на глубине 5–7 см. Мощность подстилки измеряли линейкой, высоту травостоя — мерной рулеткой. Измерения электропроводности, температуры, высоты травостоя и мощности подстилки проведены в трёхкратной повторности в каждой пробной точке. Агрегатную структуру почвы оценили методом сухого просеивания по Савинову, плотность — по Качинскому, влажность — весовым методом (Вадюнина, Корчагина, 1986).

Видовое определение дождевых червей проведено по Т. С. Перель (1978), Т. С. Всеволодовой-Перель (1997), О. Н. Кунах, А. В. Жукову, Ф. Е. Пахомову (2010). Энхитреиды и пауки определены по уровня семейства. Литобиоморфные мононожки — по Н. Т. Залесской (1978), геофиломорфные — по Л. Бонато с соавт. (ChiloKey ..., 2014), двупарноногие многоножки — по Н. Г. Чёрному и С. И. Головачу (1993). Имаго герпетобионтных жуков определены доктором биологических наук А. М. Сумароковым. Личинки насекомых определены по С. И. Медведеву (1952), «Определителю ...» (1964), В. Г. Долину (1978), Р. В. Андреевой (1990), О. Н. Кабакову (2006), М. Г. Кривошейной (2012). Мокрицы определены по К. Шмёльцеру (Schmölzer, 1965), наземные моллюски — по И. М. Лихареву, Е. С. Раммельмейеру (1952) и Н. В. Гураль-Сверловой и Р. И. Гураль (2012).

Статистические расчеты проведены с помощью программы Statistica 7.0 и программной оболочки R ver. 2.12.1 (r-project.org). Статистические процедуры RLQ-анализа выполнены с помощью пакета ade4 для оболочки R (Жуков, Кунах, Балюк, 2014). Оценка доверительных интервалов и стандартного отклонения численности почвенных животных произведена с помощью бутстреп-подхода и выполнена средствами пакета bootES (Kirby, Gerlanc, 2013). Характеристика экоморф растений приведена по

А. Л. Бельгарду (1950) и В. В. Тарасову (2005), бальная оценка экоморф — по Н. М. Матвееву (2011), Q-таблица представлена экоморфами почвенных животных (Жуков, Пахомов, Кунах, 2007; Жуков, 2009; Біологічне ..., 2010). Систематика и названия животных приведены по базе данных «Fauna Euroarea» (Fauna ..., 2013).

Результаты и обсуждение. Установлено, что общий список обнаруженных сосудистых растений в пределах изученного полигона составляет 36 видов (табл. 1).

Таблица 1. Видовой состав и экоморфические особенности растительности изученного полигона

Клима-морфа	Жизненная форма	Название вида:		Проективное покрытие, среднее ± ст. ошибка, %	Экоморфы по А. Л. Бельгарду (1950)			
		русское	латинское		Ценоморфы	Трофоморфы	Гигроморфы	Гелиоморфы
Ph	Дер.	Вяз гладкий	<i>Ulmus laevis</i> Pall.	7,97 ± 0,77	Sil	MsTr	Ms	ScHe
		Груша обыкновенная	<i>Pyrus communis</i> L.	0,29 ± 0,13	Sil	MgTr	MsKs	ScHe
		Дуб обыкновенный	<i>Quercus robur</i> L.	18,92 ± 1,15	Sil	MgTr	MsKs	ScHe
		Клен остролистный	<i>Acer platanoides</i> L.	0,59 ± 0,17	Sil	MgTr	Ms	ScHe
		Клен ясенелистный	<i>Acer negundo</i> L.	0,10 ± 0,07	Sil	MsTr	KsMs	He
		Тополь белый	<i>Populus alba</i> L.	1,03 ± 0,26	Sil	MsTr	Ms	He
		Ясень высокий	<i>Fraxinus excelsior</i> L.	0,05 ± 0,05	Sil	MgTr	KsMs	ScHe
nPh	Куст.	Бересклет европейский	<i>Euonymus europaea</i> L.	0,64 ± 0,13	Sil	MsTr	KsMs	ScHe
		Бирючина обыкновенная	<i>Ligustrum vulgare</i> L.	0,02 ± 0,01	Sil	MsTr	MsKs	ScHe
		Боярышник обманчивый	<i>Crataegus fallacina</i> Klokov	0,31 ± 0,10	St	MsTr	Ms	ScHe
		Бузина черная	<i>Sambucus nigra</i> L.	7,02 ± 0,40	Sil	OgTr	Ms	ScHe
		Жимолость татарская	<i>Lonicera tatarica</i> L.	0,19 ± 0,07	Sil	MsTr	Ks	ScHe
		Жостер слабительный	<i>Rhamnus cathartica</i> L.	0,10 ± 0,07	Sil	OgTr	Ms	ScHe
		Клен татарский	<i>Acer tataricum</i> L.	2,52 ± 0,44	Sil	MsTr	KsMs	He
		Свидина кроваво-красная	<i>Swida sanguinea</i> (L.) Opiz	0,15 ± 0,07	Sil	MsTr	Ms	HeSc
HKr	Мн.	Белокудренник сорный	<i>Ballota nigra</i> L.	0,18 ± 0,08	St	MsTr	MsKs	ScHe
		Будра плющевидная	<i>Glechoma hederacea</i> L.	0,06 ± 0,04	Sil	MgTr	Ms	ScHe
		Гравилат городской	<i>Geum urbanum</i> L.	0,42 ± 0,07	Sil	MgTr	Ms	ScHe
		Крапива двудомная	<i>Urtica dioica</i> L.	1,64 ± 0,30	Sil	MsTr	HgMs	ScHe
		Купырь лесной	<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	0,25 ± 0,08	Sil	MsTr	Ms	ScHe
		Овсяница гигантская	<i>Festuca gigantea</i> (L.) Vill.	0,06 ± 0,03	Sil	MgTr	HgMs	Sc
		Пустырник пятилопастный	<i>Leonurus quinquelobatus</i> Gilib.	0,10 ± 0,05	Sil	MsTr	MsKs	ScHe
		Фиалка душистая	<i>Viola odorata</i> L.	0,02 ± 0,01	Sil	MsTr	Ms	HeSc
	Чистотел большой	<i>Chelidonium majus</i> L.	0,11 ± 0,03	Sil	MsTr	Ms	ScHe	
	Дв.	Конский чеснок	<i>Alliaria petiolata</i> (M.Bieb.) Cavara et Grande	2,01 ± 0,23	Sil	MsTr	KsMs	HeSc
		Лопух большой	<i>Arctium lappa</i> L.	0,07 ± 0,05	Ru	MgTr	MsKs	ScHe
	Од.	Герань Роберта	<i>Geranium robertianum</i> L.	0,03 ± 0,03	Sil	OgTr	KsMs	ScHe
		Яснотка пурпурная	<i>Lamium purpureum</i> L.	0,10 ± 0,03	Ru	MsTr	KsMs	ScHe
	T	Од.	Звездчатка средняя	<i>Stellaria media</i> (L.) Vill	9,10 ± 1,18	St	MgTr	Ms
Купырь кервель			<i>Anthriscus longirostris</i> Bertol.	3,62 ± 0,63	Sil	MsTr	KsMs	ScHe
Подмаренник цепкий			<i>Galium aparine</i> L.	0,62 ± 0,11	Sil	MgTr	KsMs	ScHe
G	Мн.	Ландыш майский	<i>Convallaria majalis</i> L.	0,22 ± 0,09	Sil	MsTr	Ms	HeSc
		Пролеска двулистная	<i>Scilla bifolia</i> L.	0,28 ± 0,10	Sil	MgTr	Ms	ScHe
		Птицемлечник Буше	<i>Ornithogalum boucheanum</i> (Kunth) Aschers.	0,01 ± 0,01	Sil	MsTr	Ms	ScHe
		Хмель обыкновенный	<i>Humulus lupulus</i> L.	0,36 ± 0,14	Sil	MsTr	HgMs	ScHe
		Чистяк весенний	<i>Ficaria verna</i> Huds.	2,62 ± 0,29	Sil	MgTr	Ms	HeSc

Примечания: Дер. — деревья; Куст. — кустарники; Мн. — многолетники; Дв. — двулетники; Од. — однолетники.

Древесные растения преимущественно представлены дубом и вязом гладким (проективное покрытие 18,92 ± 1,15 и 7,97 ± 0,77 % соответственно). Прочие древесные виды встречаются значительно реже. В кустарниковом ярусе наиболее типичны бузина чёрная (7,02 ± 0,40 % или 69,77 % от проективного покрытия кустарникового яруса) и клён татарский (2,52 ± 0,44 % или 18,23 % от покрытия кустарникового яруса). В травостое доминирует звездчатка средняя (9,10 ± 1,18 % или 42,26 % от проективного покрытия травянистой растительности). Значительную роль в сообществе играет купырь кервель (3,62 ± 0,63 или 17,88 % от покрытия травянистой растительности), чистяк весенний (2,62 ± 0,29 или 11,76 %), чеснок конский (2,01 ± 0,23 или 7,95 %) и крапива двудомная (1,64 ± 0,30 или 7,62 %).

В ценоморфическом отношении данный фитоценоз можно охарактеризовать как лесной моноценоз. Только среди однолетних гемикриптофитов рудеранты составляют 76,92 % проективного покрытия. Рудеральный компонент расположен локально вблизи границы сообщества, которая находится в восточной части полигона у лесной дороги. В структуре гигроморф в древесном ярусе преобладают мезоксерофилы (65,82 % от проективного покрытия этого яруса), несколько меньше мезофилов (33,66 %). В кустарниковом ярусе преобладают мезофилы (74,57 %). В травостое практически в равной степени представлены ксеромезофилы (45,77 %) и мезофилы (36,95 %). Древесный ярус представлен мезотрофами (28,24 %) и мегатрофами (68,16 %). Среди кустарников преобладают олиготрофы (70,73 %), а также представлены мезотрофы (28,02 %). В травянистом ярусе среди гемикриптофитов преобладают мезотрофы (85,22 %), а среди терофитов и геофитов — мегатрофы (77,38 %). Структура гелиоморф относительно однородна по ярусам растительности. Преобладают сциогелиофиты — 87,34 %. Полученные результаты (Жуков, 2015) позволяют дать типологическую характеристику по А. Л. Бельгарду (1950) растительного сообщества, в пределах которого расположен экспериментальный полигон. Данный фитоценоз относится к группе аренных лесов и является дубняком со свежим разнотравьем С₂ с полуосветлённой световой структурой.

Характеристика таксономического и экологического разнообразия сообщества мезопедобионтов изучаемого полигона представлена в табл. 2. В почве исследуемого полигона обнаружено 45 видов почвенных животных. Плотность почвенной мезофауны изученного полигона составляет 305,37 экз./м².

Доминирующей группой являются кольчатые черви, которые в среднем в период исследований составили 62,53 % от суммарной численности сообщества (табл. 2). Эта таксономическая группа представлена двумя семействами — Enchytraeidae и Lumbricidae. Плотность населения энхитреид составляет 92,50 ± 6,39 экз./м². Дождевые черви представлены 6 видами. Преобладающим видом дождевых червей является *Aporrectodea caliginosa trapezoides* с численностью 43,73 ± 3,94 экз./м². Дождевые черви *Aporrectodea rosea rosea* и *Octodrilus transpadanus* характеризуются несколько меньшей численностью — 24,69 ± 3,52 и 22,86 ± 2,73 экз./м² соответственно. Следует отметить, что доминант *Aporrectodea caliginosa trapezoides* и субдоминант *Aporrectodea rosea rosea* относятся к экологической группе собственно почвенных (эндогеинных) животных, в то время как *Octodrilus transpadanus* является норником. В свою очередь, подстилочные гигрофильные и ультрагигрофильные дождевые черви *Dendrobaena octaedra*, *Dendrodrilus rubidus* и *Eiseniella tetraedra tetraedra* встречаются с очень низкой плотностью населения — 3,96 ± 0,95, 0,76 ± 0,65 и 0,15 ± 0,15 экз./м² соответственно.

Членистоногие составляют существенную часть комплекса мезопедобионтов по численности (35,39 %) и по видовому богатству (69,57 %). Личинки двукрылых многочисленны и разнообразны в сообществе дубняка со свежаватым разнотравьем. Они представлены 6 семействами, среди которых численность личинок Therevidae достигает 20,72 ± 2,00 экз./м². Высокий уровень численности личинок *Athous haemorrhoidalis* выводит на первое место среди жуков семейство шелкунов (Elateridae). Многочисленны пауки, однако до видового уровня эта группа не была определена. Собственно почвенные геофиломорфные многоножки преобладают по численности над подстилочными литобиоморфными. Наиболее типичной землянкой является *Geophilus proximus* с численностью 12,80 ± 1,62 экз./м². Численность косянок *Monotarsobius curtipes* составляет 7,62 ± 1,11 экз./м². Единично встречаются кивсяки *Brachyulus jawlowskii*. Численность сапротрофных мокриц *Trachelipus rathkii* составляет 4,42 ± 0,69 экз./м².

Таблица 2. Видовой состав, обилие (L-таблица) и экоморфы (Q-таблица) почвенной мезофауны

Вид	Cen	Hyhr	CenTr	Top	Tr	Phor	Ab	Доверительный интервал	
								-95 %	+95 %
Тип ANNELIDA									
Класс OLIGОНАЕТА									
Отряд НАPLOTAXIDA									
Семейство Enchytraeidae									
Enchytraeidae spp.	Pr	UHg	MsTr	End	SF	A1	92,50 ± 6,39	80,36	105,45
Семейство Lumbricidae									
<i>Aporrectodea caliginosa trapezoides</i> (Duges, 1828)	Pr	Ms	MsTr	End	SF	B4	43,73 ± 3,94	35,90	51,50
<i>A. rosea rosea</i> (Savigny, 1826)	St	Ms	MgTr	End	SF	B4	24,69 ± 3,52	18,29	32,00
<i>Dendrobaena octaedra</i> (Savigny, 1826)	Pr	UHg	MsTr	Ep	SF	B4	3,96 ± 0,95	2,44	6,25
<i>Dendrodrilus rubidus tenuis</i> (Eisen, 1874)	Pr	Hg	MsTr	Ep	SF	B4	0,76 ± 0,65	0,00	3,20
<i>Eiseniella tetraedra tetraedra</i> (Savigny, 1826)	Pal	UHg	MgTr	Ep	SF	B4	0,15 ± 0,15	0,00	0,46
<i>Octodrilus transpadanus</i> (Rosa, 1884)	Pr	Ms	MgTr	Anec	SF	B4	22,86 ± 2,73	17,68	28,34

Продолжение табл. 2

Вид	Cen	Hyhr	CenTr	Top	Tr	Phor	Ab	Доверительный интервал	
								-95 %	+95 %
Тип ARTHROPODA									
Класс MALACOSTRACA									
Отряд ISOPODA									
Семейство Trachelipodidae									
<i>Trachelipus rathkii</i> (Brandt, 1833)	Pr	UHg	MsTr	Ep	SF	A3	4,42 ± 0,69	3,05	5,64
Класс ARACHNIDA									
Отряд ARANEAE									
Семейство Lycosidae									
Lycosidae sp.	Sil	Hg	MsTr	Ep	ZF	A3	4,42 ± 0,98	2,59	6,55
Класс CHILOPODA									
Отряд GEOPHILOMORPHA									
Семейство Geophilidae									
<i>Geophilus proximus</i> C. L. Koch, 1847	Pr	Ms	MsTr	Anec	ZF	A2	12,80 ± 1,62	9,75	16,15
<i>G. flavus</i> (De Geer, 1778)	Sil	Hg	MgTr	End	ZF	A2	3,05 ± 0,88	1,52	5,03
<i>Pachymerium ferrugineum</i> (C. L. Koch, 1835)	St	Ks	OlgTr	Ep	ZF	A2	0,15 ± 0,15	0,00	0,46
Отряд LITHOBIOMORPHA									
Семейство Lithobiidae									
<i>Lithobius (Monotarsobius) aeruginosus</i> L. Koch, 1862	Pr	UHg	MsTr	Ep	ZF	A1	0,91 ± 0,43	0,15	1,90
<i>L. (Monotarsobius) curtipes</i> C. L. Koch, 1847	Pr	Hg	MsTr	Ep	ZF	A2	7,62 ± 1,11	5,49	9,90
Класс DIPLOPODA									
Отряд JULIDA									
Семейство Julidae									
<i>Brachyiulus jawlowskii</i> Lohmander, 1928	St	Ms	MsTr	Ep	SF	A3	0,15 ± 0,15	0,00	0,46
Класс INSECTA									
Отряд DERMAPTERA									
Семейство Forficulidae									
<i>Forficula auricularia</i> Linnaeus, 1758	Pr	Ms	MsTr	Ep	SF	A3	1,83 ± 0,74	0,61	3,66
Отряд COLEOPTERA									
Семейство Carabidae									
Carabidae (im.)	Sil	Hg	MsTr	Ep	ZF	A3	10,06 ± 1,73	6,86	13,87
Carabus sp.	Sil	Hg	MsTr	Ep	ZF	A3	0,61 ± 0,30	0,15	1,22
Семейство Silphidae									
<i>Silpha carinata</i> Herbst, 1783	Pal	UHg	MgTr	Ep	SF	A3	0,15 ± 0,15	0,00	0,46
Семейство Staphylinidae									
Staphylininae spp.	Pr	Hg	OlgTr	End	ZF	A1	1,83 ± 0,50	0,91	2,90
Семейство Scarabaeidae									
<i>Amphimallon solstitiale</i> (Linnaeus, 1758)	Sil	Ms	MsTr	End	FF	B7	0,15 ± 0,15	0,00	0,46
<i>A. assimile</i> (Herbst, 1790)	Sil	Ms	MgTr	End	FF	B7	0,15 ± 0,15	0,00	0,46
<i>Melolontha melolontha</i> (Linnaeus, 1758)	St	Ks	MsTr	End	FF	B7	1,68 ± 0,48	0,76	2,59
Семейство Cantharidae									
<i>Malthodes (Malthodes) marginatus</i> (Latreille, 1806)	Sil	Ms	MsTr	End	ZF	A3	0,30 ± 0,21	0,00	0,76
Семейство Elateridae									
<i>Agrypnus murinus</i> (Linnaeus, 1758)	Sil	Ks	MsTr	End	ZF	B5	0,61 ± 0,30	0,15	1,22
<i>Athous (Athous) haemorrhoidalis</i> (Fabricius, 1801)	Pr	Hg	MgTr	End	ZF	B5	17,07 ± 2,05	13,10	21,18
Elateridae spp.	Pal	Ms	MsTr	End	FF	B5	0,15 ± 0,15	0,00	0,46
Семейство Tenebrionidae									
<i>Isomira murina</i> (Linnaeus, 1758)	Sil	Ms	MsTr	End	FF	B6	0,30 ± 0,21	0,00	0,76
<i>Helops coeruleus</i> (Linnaeus, 1758)	Sil	Hg	OlgTr	End	FF	B6	1,68 ± 0,48	0,76	2,59
Семейство Chrysomelidae									
Chrysomelidae	Sil	Hg	UMgTr	End	FF	B7	1,98 ± 0,70	0,91	3,66
Семейство Curculionidae									
<i>Otiorrhynchus</i> sp.	St	Ks	MsTr	End	FF	B7	4,27 ± 0,98	2,44	6,40
Отряд DIPTERA									
Семейство Tipulidae									
<i>Tipula</i> sp.	Pal	UHg	MsTr	Ep	SF	B4	0,30 ± 0,21	0,00	0,76
Семейство Rhagionidae									
<i>Rhagio</i> sp.	Sil	Ms	OlgTr	End	ZF	A1	2,13 ± 0,60	1,07	3,35
Семейство Stratiomyidae									
<i>Stratiomys</i> sp.	Sil	Ms	MsTr	Ep	ZF	A2	0,76 ± 0,39	0,15	1,68
Семейство Asilidae									
<i>Cyrtopogon lateralis</i> (Fallen, 1814)	St	Ks	MsTr	End	ZF	B5	0,30 ± 0,22	0,00	0,76

Продолжение табл. 2

Вид	Cen	Hyhr	CenTr	Top	Tr	Phor	Ab	Доверительный интервал	
								-95 %	+95 %
Семейство Therevidae									
<i>Thereva</i> sp.	Sil	Ms	MsTr	Ep	ZF	A2	20,72 ± 2,00	16,91	24,69
Семейство Dolichopodidae									
<i>Dolichopus</i> sp.	St	Ks	UMgTr	End	ZF	B5	0,30 ± 0,21	0,00	0,76
Семейство не установлено									
Diptera	Sil	Ms	MsTr	Ep	SF	B4	4,88 ± 1,52	2,44	8,53
Отряд LEPIDOPTERA									
Семейство Noctuidae									
<i>Agrotis</i> sp.	Sil	Ks	MsTr	End	FF	B4	1,98 ± 0,50	1,07	2,90
Тип MOLLUSCA									
Класс GASTROPODA									
Отряд PULMONATA									
Семейство Succineidae									
<i>Succinella oblonga</i> (Draparnaud, 1801)	Pal	UHg	MsTr	Ep	FF	A3	1,22 ± 0,41	0,46	2,04
Семейство Cochlicopidae									
<i>Cochlicopa lubrica</i> (O. F. Muller, 1774)	Sil	Hg	MsTr	Ep	FF	A1	1,52 ± 0,46	0,76	2,44
Семейство Valloniidae									
<i>Vallonia pulchella</i> (O. F. Muller, 1774)	Pal	UHg	UMgTr	Ep	FF	A1	1,68 ± 0,47	0,76	2,59
Семейство Vitrinidae									
<i>Vitrina pellucida</i> (O. F. Muller, 1774)	Pal	UHg	MsTr	Ep	FF	A3	1,52 ± 0,47	0,61	2,44
Семейство Oxychilidae									
<i>Aegopinella pura</i> (Alder, 1830)	Pr	Ms	OlgTr	Ep	FF	A3	2,13 ± 0,53	1,07	3,20
Семейство Patulidae									
<i>Discus (Discus) ruderatus</i> (W. Hartmann, 1821)	Pal	Hg	UMgTr	Ep	FF	A3	0,15 ± 0,16	0,00	0,46

Примечания: Cen — ценоморфы: St — степанты, Pr — пратанты, Pal — паллюданты, Sil — сильванты; Hyg — гигроморфы: Ks — ксерофилы, Ms — мезофиллы, Hg — гигрофилы, UHg — ультрагигрофилы; TrCen — трофоценоморфы: MsTr — мезотрофоценоморфы; MgTr — мегатрофоценоморфы; UMgTr — ультрамегатрофоценоморфы; Tr — топоморфы: End — эндогейные, Ep — эпигейные, Anec — норники; Ph — фороморфы: A — перемещение с помощью существующей трещиноватости почвы; B — активное прокладывание ходов; 1 — размеры тела меньше трещиноватости почвы; 2 — размеры тела соизмеримые с трещиноватостью; 3 — размеры тела больше полостей в подстилке или соизмеримые с крупными щелями или трещинами в почве; 4 — перемещение с изменением толщины тела; 5 — перемещение без измерения толщины тела; 6 — рытье нор с помощью конечностей; 7 — С-образная форма тела; Tr — трофоморфы: SF — сапрофаги; FF — фитофаги; ZF — зоофаги.

Моллюски представлены 6 видами, среди которых нет чётких лидеров по численности. В целом моллюски представлены либо мелкими формами, как, например, микромоллюск *Vallonia pulchella*, либо такими, у которых тонкая раковина (*Vitrina pellucida*).

Экоморфическая структура сообщества мезопедобионтов представлена на рис. 2. В сообществе по численности доминируют пратанты (70,6 %) и несколько меньше — сильвантов (19,0 %). Гигроморфы представлены мезофиллами (47,1 %) и ультрагигрофилами (34,3 %). В топоморфической структуре преобладают эндогейные формы, несколько меньше эндогейных и норников. Важно отметить именно топоморфу норников, которая представлена крупными дождевыми червями *Octodrilus transpadanus*.

В соответствии с правилом М. С. Гилярова (Гиляров, 1944; Жуков, Пахомов, Кунах, 2007), между размерами животных и их численностью существует обратная корреляция. Сравнение с данными по другим лесным сообществам в степи Украины (Жуков, Пахомов, Кунах, 2007) позволяет считать, что поскольку 12,6 % в структуре животного населения составляют норники, в данном местообитании для этой экологической группы складываются оптимальные условия. Это особенно важно, учитывая тот факт, что норники чувствительны к целостности почвенного покрова на всем протяжении почвенной толщи от подстилки до глубоких минеральных горизонтов.

В структуре трофоценоморф преобладают мезотрофоценоморфы. Среди трофоморф преобладают сапрофаги, несколько меньше хищников. Фитофаги представлены единично.

Преобладающими фороморфами являются B4 (активное перемещение с изменением толщины тела) и A1 (перемещение с использованием существующей трещиноватости, когда размеры тела меньше трещин). Несколько меньше A2 и A3 (размеры тела соизмеримы либо больше трещин и полостей в почве или подстилке). В целом фороморфическую структуру можно признать как выровненную, так как в ней нет чётко выделенной преобладающей формы. Это свидетельствует о возможности перемещения почвенных животных как в подстилочном блоке, так и в структурированной почве.

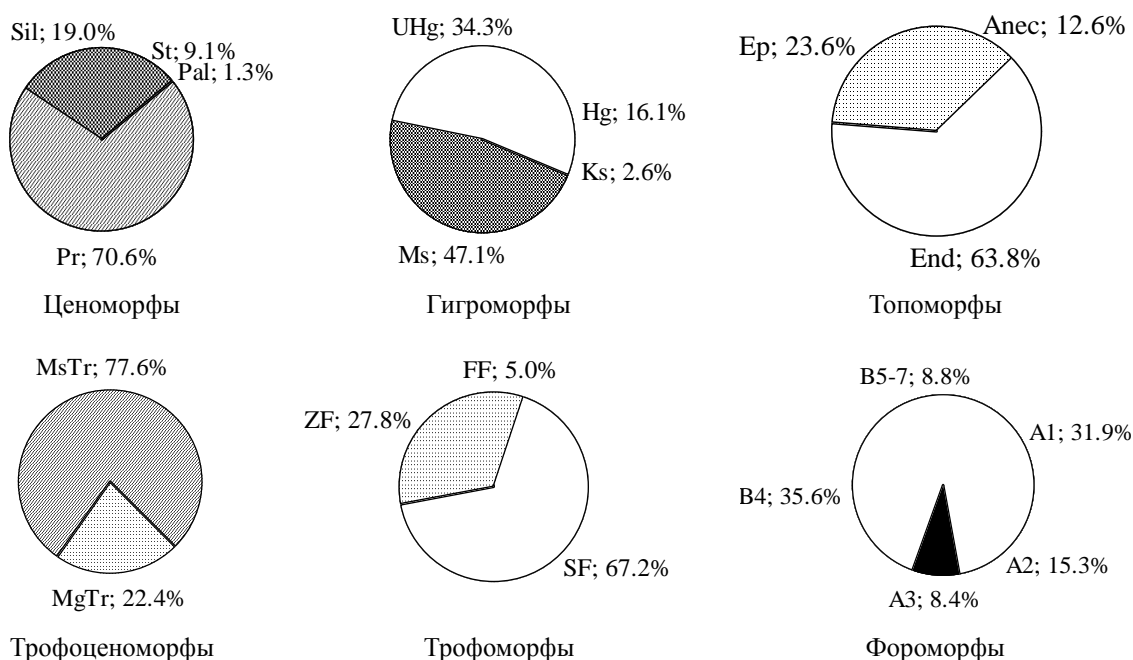


Рис. 2. Экоморфическая структура почвенной мезофауны: ценоморфы: St — степанты, Pr — пратанты, Pal — паллюданты, Sil — сильванты; гигроморфы: Ks — ксерофилы, Ms — мезофиллы, Hg — гигрофилы, UHg — ультрагигрофилы; трофоценоморфы: MsTr — мезотрофоценоморфы; MgTr — мегатрофоценоморфы; UМgTr — ультрамегатрофоценоморфы; топоморфы: End — эндогеиные. Ep — эпигейные, Anec — норники; форморфы: А — перемещение с помощью существующей трещиноватости почвы; В — активное прокладывание ходов; 1 — размеры тела меньше трещиноватости почвы; 2 — размеры тела соизмеримые с трещиноватостью; 3 — размеры тела больше полостей в подстилке или соизмеримые с крупными щелями или трещинами в почве; 4 — перемещение с изменением толщины тела; 5 — перемещение без измерения толщины тела; 6 — рытье нор с помощью конечностей; 7 — С-образная форма тела; трофоморфы: SF — сапрофаги; FF — фитофаги; ZF — зоофаги

Эдафические характеристики могут рассматриваться как детерминанты экологического пространства сообщества мезопедобионтов (табл. 3).

Таблица 3. Детерминанты экологического пространства почвенной мезофауны (R-таблица)

Параметры среды	Среднее	Доверительный интервал		CV, %	Корреляция с RLQ осями (только достоверные r на уровне p < 0.05)		
		- 95 %	+ 95%		1	2	3
Твёрдость (в МПа) на глубине							
0–5 см	1,03	0,99	1,07	19,33	–	–	0,24
5–10 см	1,24	1,19	1,28	17,66	–	–0,28	0,19
10–15 см	1,37	1,31	1,43	22,45	–	–0,39	0,28
15–20 см	1,40	1,33	1,47	25,82	–	–0,48	–
20–25 см	1,46	1,38	1,54	28,60	–	–0,53	–0,31
25–30 см	1,49	1,40	1,58	32,28	–	–0,56	–0,49
30–35 см	1,56	1,48	1,63	25,86	–	–0,62	–0,50
35–40 см	1,64	1,55	1,72	26,87	–	–0,65	–0,50
40–45 см	1,86	1,76	1,96	28,21	–0,22	–0,60	–0,41
45–50 см	2,07	1,96	2,18	27,81	–0,30	–0,52	–0,37
50–55 см	2,25	2,15	2,36	23,61	–0,56	–0,18	–
55–60 см	2,57	2,44	2,70	26,11	–0,69	–	–
60–65 см	2,84	2,69	2,99	26,87	–0,75	–	–
65–70 см	3,17	3,01	3,33	26,38	–0,81	–0,40	–
70–75 см	3,35	3,19	3,51	25,29	–0,87	–0,42	–

Продолжение табл. 3

Параметры среды	Среднее	Доверительный интервал		CV, %	Корреляция с RLQ осями (только достоверные r на уровне $p < 0,05$)		
		- 95 %	+ 95 %		1	2	3
75–80 см	3,45	3,27	3,62	25,87	-0,89	-0,45	-
80–85 см	3,63	3,45	3,82	25,75	-0,85	-0,52	-
85–90 см	3,76	3,57	3,95	25,74	-0,84	-0,50	-
90–95 см	3,90	3,73	4,08	22,89	-0,82	-0,48	-
95–100 см	3,98	3,82	4,15	21,47	-0,81	-0,44	-
Агрегатная структура, %							
>10 мм	11,06	10,03	12,10	48,22	-	-	-0,22
7–10 мм	9,46	9,00	9,92	25,07	-	-	-0,16
5–7 мм	9,14	8,75	9,53	21,99	-	0,34	-
3–5 мм	12,47	12,01	12,94	19,26	-	0,24	-
2–3 мм	19,92	18,64	21,21	33,34	-0,26	-	0,35
1–2 мм	28,61	27,05	30,16	28,07	-	-	0,19
0,5–1 мм	1,17	1,08	1,27	42,38	-	-0,28	-0,39
0,25–0,5 мм	4,90	4,26	5,55	68,18	0,25	-	-0,48
<0,25 мм	3,39	2,90	3,88	74,55	0,28	-	-0,36
Эдафические характеристики							
Доля корней, в % (Roots)	0,97	0,79	1,15	95,65	-0,16	-	0,46
Электропроводность почвы, дСм/м (EC)	0,30	0,28	0,31	24,80	-0,27	0,42	-0,18
Температура слоя почвы 5–7 см, °С	7,34	7,25	7,43	6,55	-	0,21	-0,16
Мощность подстилки, см	4,03	3,84	4,22	24,41	0,47	-	-0,20
Влажность почвы, %	6,16	5,28	7,03	73,46	-	0,23	0,33
Плотность почв, см ³ /г	1,19	1,16	1,22	13,06	0,25	-	-0,45
Фитоиндикационные шкалы Д. Н. Цыганова							
Tm	10,26	10,24	10,29	1,12	-	-0,28	-
Kp	9,94	9,91	9,98	1,78	-	-	-
Om	7,67	7,64	7,69	1,71	-0,23	-0,18	-
Cr	10,37	10,35	10,38	0,81	0,14	-0,17	-
Nd	12,07	12,05	12,10	1,05	-	0,35	-0,22
Tr	7,10	7,07	7,12	1,61	-	-	0,19
Nt	10,80	10,78	10,82	0,84	-	0,22	-
Rc	9,36	9,34	9,38	1,05	-	-	-
Lc	2,17	2,14	2,20	6,48	-0,34	-	-
Экоморфы растений А. Л. Бельгарда							
Трофоморфы (Troph B)	2,38	2,32	2,43	11,15	0,19	-	0,14
Гигроморфы (Hygr B)	3,25	3,17	3,34	13,39	-	-	-0,27
Гелиоморфы (Hel B)	2,97	2,95	2,99	3,27	-	-	-
Сильванты, % (Sil)	0,87	0,84	0,90	16,58	-0,30	-0,19	-
Жизненные формы по Раункиеру (доля в проективном покрытии)							
Фанерофиты (Ph)	0,53	0,48	0,58	45,06	-0,33	-0,22	0,23
Низкие деревья, высокие кусты (nPh)	0,16	0,14	0,18	68,41	-	-	-0,16
Гемикриптофиты (HKr)	0,08	0,06	0,09	89,53	-	-	-0,20
Териофиты (T)	0,18	0,15	0,22	101,78	0,34	0,26	-
Геофит (G)	0,06	0,04	0,07	115,19	-	-	-0,17

Твёрдость почвы в изучаемом участке монотонно возрастает с ростом глубины. В верхнем почвенном слое твёрдость в среднем составляет 0,99–1,07 МПа, а в нижнем — 3,82–4,15 МПа. Средняя твёрдость почвы в пределах изучаемого полигона в период исследований начиная с почвенных слоёв 65–70 см превышают критические значения для роста корневых систем растений (3–3,5 МПа) (Медведев, 2009). Это позволяет предположить, что в пределах корнеобитаемого слоя почвы сформированы приемлемые условия по критерию твёрдости для роста травянистых растений.

Вполне возможно, что высокая численность и экоморфическое разнообразие сообщества мезопедобионтов является причиной высокой функциональной активности их сообщества, вследствие чего создаются благоприятные для травянистых растений условия по твёрдости почвы.

Агрегатная структура верхнего почвенного слоя представлена преимущественно мезоагрегатами (80,79–90,58 %), что свидетельствует о высокой структурированности. Коэффициент структурности — 5,66–6,24.

Электропроводность почвы в среднем составляет 0,30 дСм/см, что не превышает уровень негативного воздействия на растительность высоких концентраций электролитов — 1,5–2,0 дСм/м (Некоторые ..., 2006).

Растительность экспериментального участка можно характеризовать как соответствующую неморально/субсредиземноморскому климату (в среднем по сообществу $T_m = 10,26$) с фитоиндикационной оценкой обеспечения теплом 51,30 ккал/см²×см×год. Режим континентальности можно оценить как материковый ($K_n = 9,64$). Гумидность климата по данным фитоиндикации можно оценить как сухолесолуговую/влажно-лесолуговую ($H_d = 12,07$). В среднем значение От-шкалы находится на уровне 7,67, что соответствует разнице между осадками и испарением — 38,35 мм/год. Как отмечено в работе Г. Н. Лысенко с соавт. (Лысенко, Коломійчук, Шаповал, 2010), морозность климата является одним из важнейших лимитирующих экологических факторов, который прямо влияет на пространственное распределение видов в растительных группировках, так как во многих случаях именно условия перезимовки определяют возможность произрастания растений в том или ином экотопе. Значения Ст-фактора для растительности на педозёмах составляет 10,37, что соответствует температуре самого холодного месяца 2,81 °С. Фитоиндикация общего солевого режима участка позволила установить, что изучаемый эдафотоп можно отнести к категории довольно богатых почв. По фитоиндикационной оценке уровень азотного питания педозёмов можно определить как богатых азотом почв/избыточно богатых азотом почв. Эти почвы можно отнести к группе нейтральных почв. По режиму освещения педозёмы можно отнести к категории почв открытых пространств/полукрытых пространств.

Для оценки роли экоморф в описании пространственной организации сообществ мезопедобионтов в качестве детерминантов экологического пространства использовали эдафические показатели, установленные в точках отбора почвенно-зоологических проб (табл. 3). Результаты RLQ-анализа представлены на рис. 3.

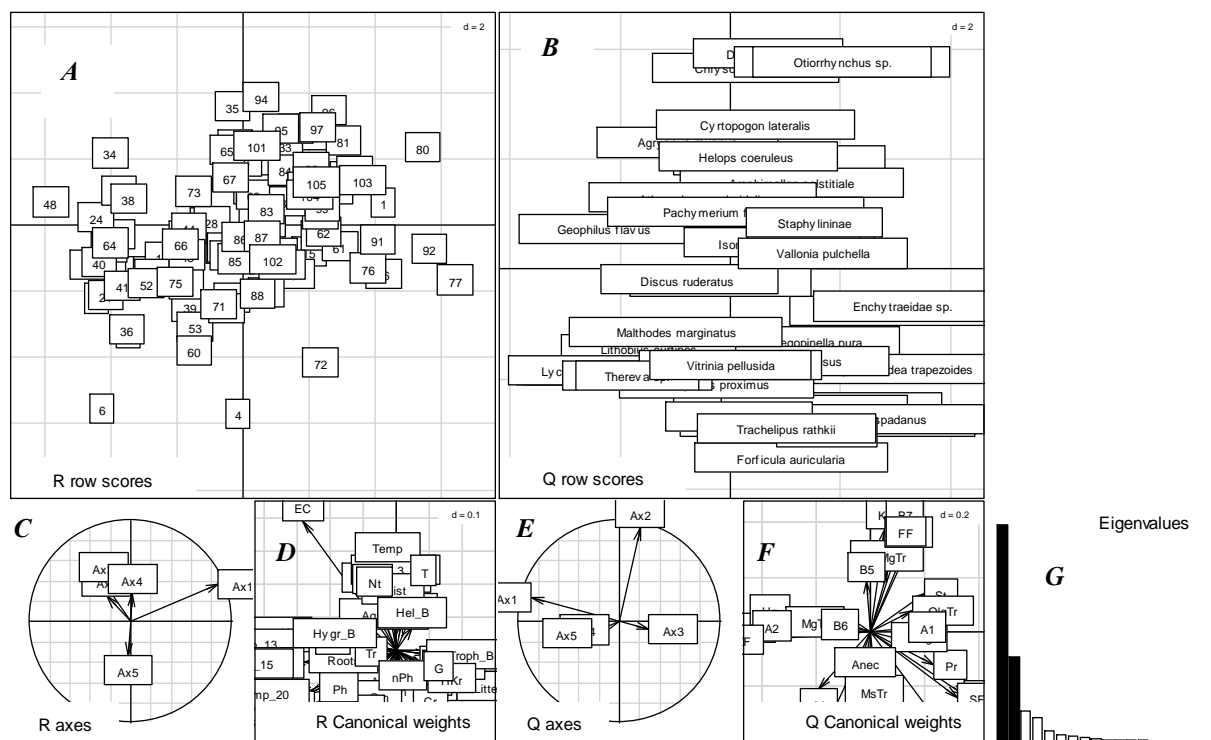


Рис. 3. Результаты анализа RLQ: ось абсцисс — RLQ-ось 1, ось ординат — RLQ-ось 2; **A** — веса точек отбора проб (*R*-матрица) по RLQ-осям; **B** — веса видов (*Q*-матрица) по RLQ-осям; **C** — корреляция главных компонент 1 и 2, полученных на основе факторного анализа переменных среды и RLQ-осей; **D**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

Установлено, что 85,40 % общей вариации (общей инерции) описывают первых три оси RLQ (55,92, 21,83 и 7,65 % соответственно). Процедура *gandtest* подтвердила значимость результатов RLQ-анализа на *p*-уровне 0,001. Анализ приведенных в табл. 1 данных свидетельствует о важной роли почвенных условий и структуры растительности как маркеров условий обитания почвенной мезофауны. RLQ-ось 1 отражает нарастание значений твёрдости почвы как фактора структурирования экологического пространства мезопедобионтов от глубины 40–45 см вплоть до максимально измеренной глубины — 100 см. Эта ось сопряжена с разнонаправленной динамикой изменчивости агрегатных фракций — 2–3 мм с одной стороны и < 0,25 и 0,25–0,5 мм — с другой. Фитоиндикационные шкалы Цыганова указывают на преимущественное варьирование светового режима, связанного с RLQ-осью 1, а ценоморфы Бельгарда свидетельствуют о том, что данный фактор — это тренд сальватизации. Совокупность данных позволяет идентифицировать RLQ-ось 1 как опушечный эффект.

RLQ-ось 2 указывает на два максимума корреляции твёрдости почвы и экоморфической структуры почвенной мезофауны — в диапазоне глубин 5–55 и 65–100 см. Причиной указанной корреляции может быть прямое либо опосредованное воздействие твёрдости на почвенных животных. Поэтому мы считаем, что твёрдость почвы является информационно ценным маркером экологического пространства мезопедобионтов. В динамике агрегатной структуры, связанной с RLQ-осью 2, прослеживаются противоположные тренды изменчивости фракций 3–5 и 5–7 мм, с одной стороны, и 0,25–0,5, 0,5–1 и 1–2 мм — с другой. Фитоиндикационные шкалы указывают на то, что RLQ-оси 2 характеризуется высокими значениями коэффициентов корреляции с индикаторами уровня влажности и азотного питания эдафотопы. В связи с этим, закономерным маркером RLQ-оси 2 выступает электропроводность почвы. Коэффициенты корреляции с гигроморфами подтверждают вывод о зависимости данной оси от режима влажности. Таким образом, RLQ-ось 2 — это варьирование экоморфической структуры мезопедобионтов, инициированное режимом влажности и азотного питания эдафотопы.

RLQ-ось 3 отображает обратную тенденцию изменчивости твёрдости почвы на глубинах 0–15 см, с одной стороны, и 20–50 см, с другой. С увеличением значений этой оси возрастает доля агрегатных фракций размером 1–3 мм, а доля фракций размером < 0,25–1 мм, напротив, уменьшается. Также следует отметить высокий уровень корреляции RLQ-оси 3 с долей корней в почве, влажностью и плотностью почвы. Фитоиндикационные шкалы указывают на противоположный характер связи минерального питания и влажности эдафотопы с RLQ-осью 3. Аналогичная закономерность чётко прослеживается и в отношении трофоморф и гигроморф растений по А. Л. Бельгарду. Совокупность признаков не позволяет дать емкую интерпретацию RLQ-оси 3, что вполне закономерно (с увеличением порядка фактора, а RLQ-оси можно рассматривать как многомерные факторы), их значимость уменьшается, а специфичность — увеличивается. В целом, по признаку, который в наибольшей степени коррелирует с RLQ-осью 3, эту ось можно идентифицировать как коренасыщенность почвы.

RLQ-оси могут использоваться для классификации видов почвенной мезофауны (рис. 4).

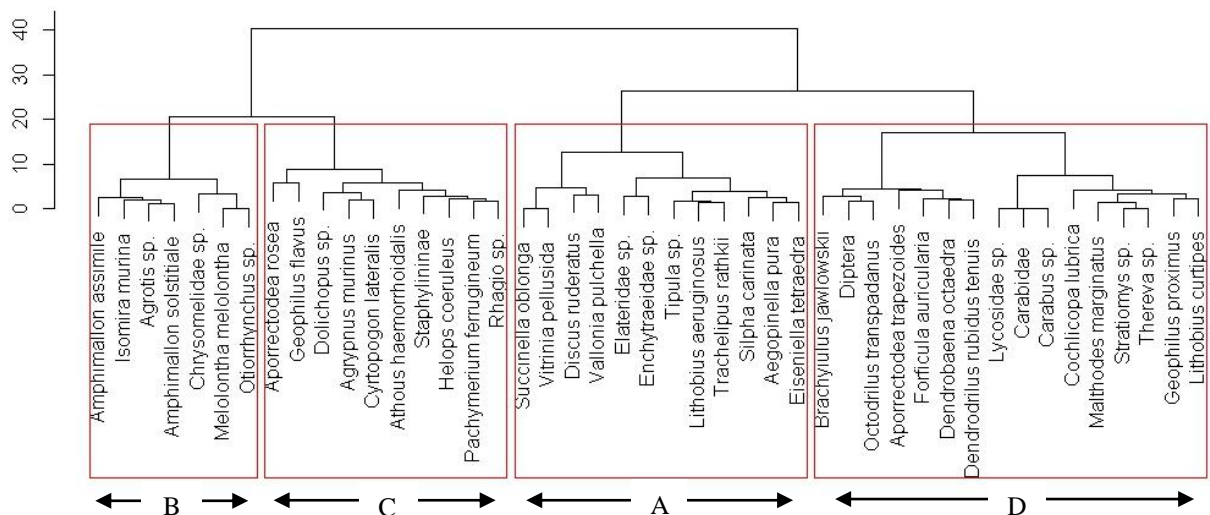


Рис. 4. Кластерный анализ структуры животного населения мезопедобионтов (метод Варда, евклидова дистанция). А, В, С, D — функциональные группы.

Мы остановились на решении, включающем 4 кластера почвенных беспозвоночных, которые обозначили как функциональные группы A, B, C, D. Расположение кластеров в пространстве RLQ-осей показано на рис. 5. Наряду с интерпретацией RLQ-осей в терминах R-таблицы (признаки среды) эти оси можно интерпретировать в терминах Q-таблицы.

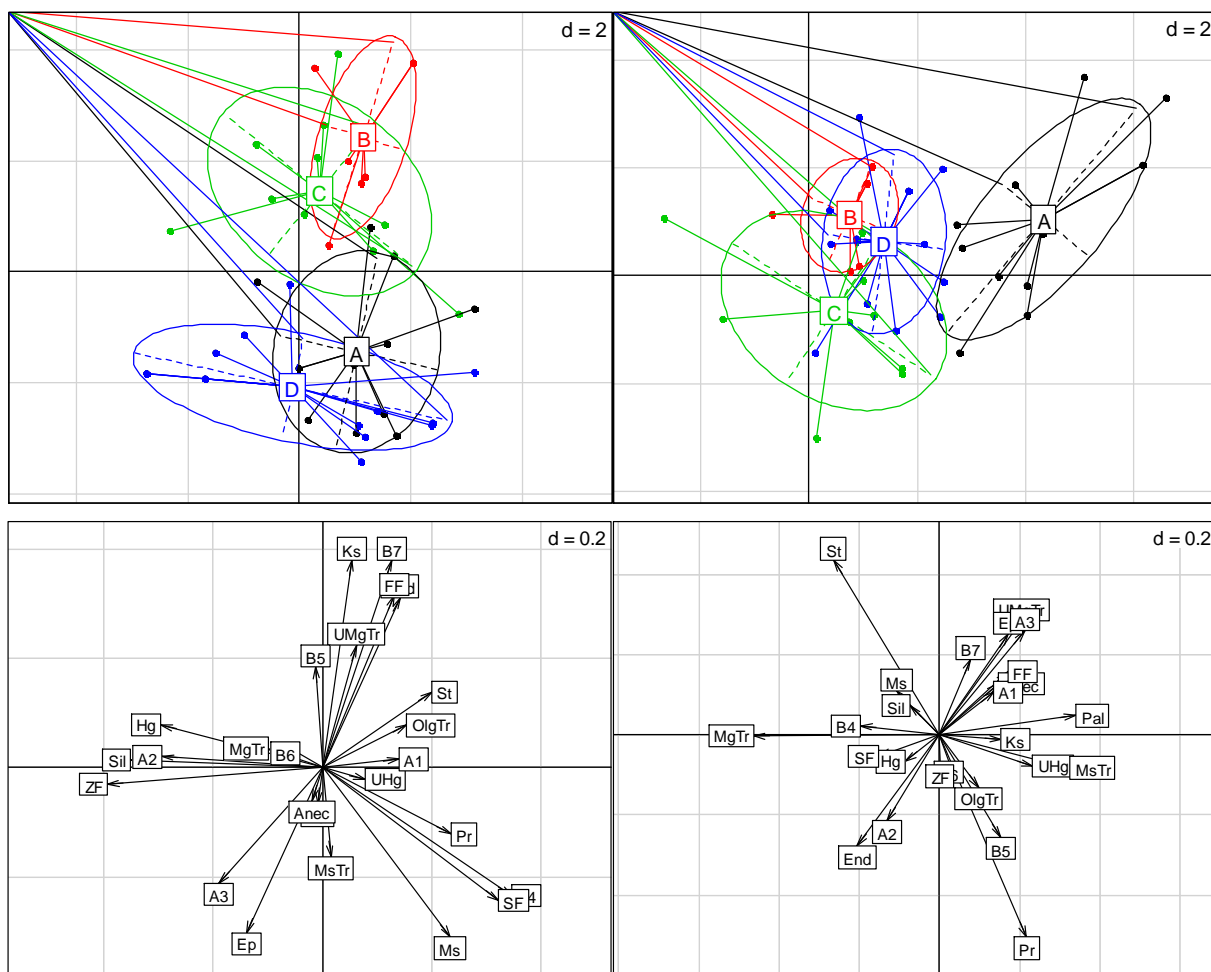


Рис. 5. Расположение функциональных групп мезопедобионтов в пространстве RLQ-осей и экоморфические маркеры RLQ-осей: слева — оси 1 и 2, справа — оси 3 и 4; обозначение кластеров — см. рис. 4.

RLQ-оси 1 и 2 позволяют чётко разделить функциональные группы A и D, с одной стороны, и B и C, с другой стороны. В свою очередь, по RLQ-оси 3 можно обособить функциональные группы A и C.

Важно отметить, что RLQ-ось 1 (рис. 6, RLQ 1), описывающая существенную часть варьирования растительных и эдафических характеристик изучаемого участка, не выполняет дифференцирующей функциональные группы роли. Функциональные группы демонстрируют большую или меньшую вариабельность по этой оси (вытянутость эллипсов вдоль этой оси), но по ней не различаются. Таким образом, тренд сильватизации или опушечный эффект (рис. 6, RLQ 1) в той или иной мере затрагивает все функциональные группы почвенных беспозвоночных.

Функциональная группа A отличается от всего комплекса почвенных беспозвоночных изученного полигона тем, что предпочитает позитивные значения по RLQ-оси 3, которая, как указывалась выше, в наибольшей степени маркируется корненасыщенностью почвы. Эта группа объединяет ультрааггрофильных мезотрофоценоморфных палюдантов. Локалитеты, благоприятные для функциональной группы A, имеют округло-овальную форму размером 4–5 мм (рис. 6, RLQ 3). Эти локалитеты концентрируются в большей степени в восточной части полигона.

Функциональная группа D отличается наименьшими значениями RLQ-оси 2 и характеризуется преобладанием эпигейных мезофилов и норников.

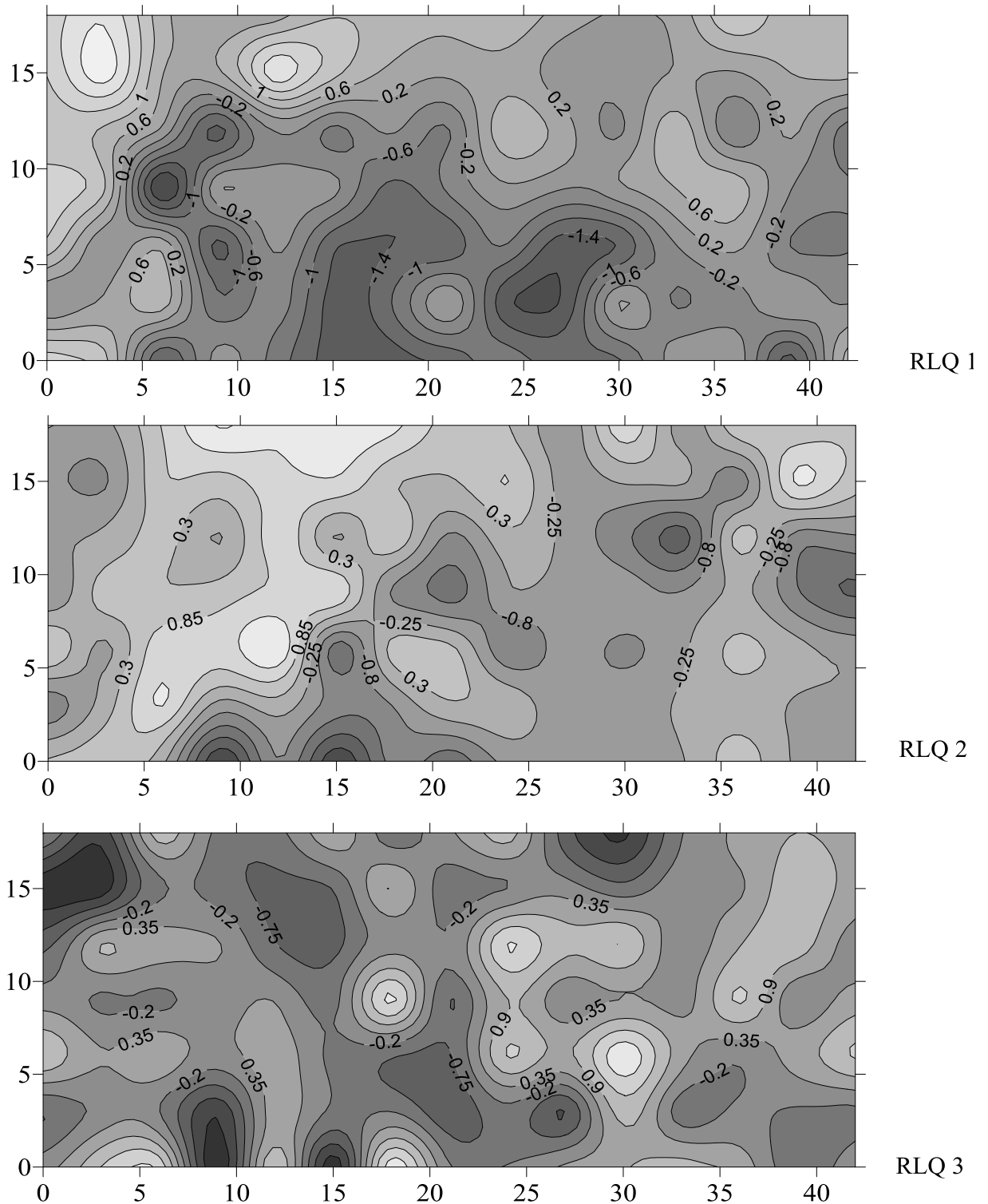


Рис. 6. Пространственное варьирование RLQ-осей: оси абсцисс и ординат — локальные географические координаты, в метрах.

Функциональные группы В и С отличаются большей ультрамегатрофностью, ксерофильностью и преобладанием фитофагов. Различие между этими функциональными группами вскрывает ось 4, которая указывает на более высокую представленность степантов среди группы В, а пратантов — среди С. Степанты как агенты степного зонального типа круговорота веществ, проявляют себя только в терминах

RLQ-оси 4, которая по значимости уступает прочим трендам (RLQ-оси 1–3). Это ещё раз подчеркивает ведущее пертинентное влияние изучаемого лесного сообщества, вследствие чего на уровне мезопедобионтов зональное воздействие имеет существенно подчиненное значение на фоне общей лесной обстановки.

З а к л ю ч е н и е. Высокий уровень видового разнообразия почвенной мезофауны (45 видов) дубняка со свежим разнотравьем на арене р. Днепр даёт основания рассматривать животное население как важный источник информации об особенностях процесса почвообразования. Экологические свойства животного населения выражены в терминах экоморфической структуры. Экоморфы почвенных животных можно рассматривать как генерализации, которые ранжируют мезопедобионтов по экологически значимому критерию. Эти критерии (влажность и трофность эдафотоп, характер питания животных, предпочитаемый почвенный ярус, способ передвижения, участие в том или ином типе круговорота веществ) имеют функциональный характер, что позволяет придавать экоморфической структуре функциональный смысл. Маркеры функций почвенной биоты обладают диагностической ценностью.

Структура сообщества почвенных животных, выраженная в терминах экоморф, имеет детерминированный характер в пределах относительно малопротяженного местообитания. Однородный характер растительности позволяет признать этот участок как биогеоценоз и дать ему типологическую оценку. Экоморфический анализ растительности позволил установить принадлежность изученного биогеоценоза к типу дубняк со свежим разнотравьем С₂. Основываясь на типологии А. Л. Бельграда (1950), эта идентификация позволяет оценить место изученного биогеоценоза среди лесов степной зоны Украины.

Экоморфическая структура животного населения почвы отличается от экоморфической структуры наземного растительного покрова. Эти различия обусловлены различной динамикой этих компонентов биогеоценоза во времени. Это позволяет говорить о том, что сообщество мезопедобионтов «делает слепок» с периода большей степени выраженности лугового процесса и большей влажности эдафотоп.

Также характерной особенностью экоморфической структуры почвенной мезофауны является её пространственная детерминированность, в результате чего возникают чётко обозначенные пространственные паттерны. Эти паттерны характеризуются специфической динамикой ряда почвенных свойств — твёрдости, электропроводности и агрегатной структуры почвы. Роль растительности как маркера эдафических свойств отображается в терминах фитоиндикационных шкал и экоморфической структуры растительности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреева, Р. В.* Определитель личинок слепней [Текст] / Р. В. Андреева. — К. : Наук. думка, 1990. — 172 с.
- Беклемишев, В. Н.* Методология систематики [Текст] / В. Н. Беклемишев. — М. : КМК Scientific Press Ltd., 1994. — 250 с.
- Бельгард, А. Л.* Лесная растительность юго-востока УССР [Текст] / А. Л. Бельгард. — К. : Изд-во КГУ, 1950. — 263 с.
- Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Павуки (Aranei)* [Текст] : моногр. / О. В. Прокопенко [та ін.]. — Дніпропетровськ : Вид-во Дніпропетр. нац. ун-ту, 2010. — 340 с.
- Всеволодова-Перель, Т. С.* Дождевые черви фауны России [Текст] / Т. С. Всеволодова-Перель. — М. : Наука, 1997. — 102 с.
- Вадюнина, А. Ф.* Методы исследования физических свойств почв [Текст] / А. Ф. Вадюнина, З. А. Корчагина. — М. : Агропромиздат, 1986. — 416 с.
- Гиляров, М. С.* Соотношение размеров и численности почвенных беспозвоночных [Текст] / М. С. Гиляров // Докл. АН СССР. — 1944. — Т. 44, № 6. — С. 283–285.
- Гураль-Сверлова, Н. В.* Визначник наземних моллюсків України [Текст] / Н. В. Гураль-Сверлова, Р. І. Гураль. — Л., 2012. — 216 с.
- Долин, В. Г.* Определитель личинок жуков-шелкунов фауны СССР [Текст] / В. Г. Долин. — К. : Урожай, 1978. — 126 с.
- Жуков, О. В.* Экоморфичний аналіз консорцій ґрунтових тварин [Текст] : моногр. / О. В. Жуков. — Дніпропетровськ : Вид-во «Свідлер А. Л.», 2009. — 239 с.
- Жуков, О. В.* Экоморфы Бельгарда-Акімова та екологічні матриці [Текст] / О. В. Жуков // Екологія та ноосферологія. — 2010. — Т. 21, № 3–4. — С. 109–111.
- Жуков, О. В.* Фітоіндикаційне оцінювання вимірів, отриманих при багатовимірному шкалюванні структури рослинного угруповання [Текст] / О. В. Жуков // Чорномор. бот. журн. — 2015. — Т. 11, № 1. — С. 84–98.
- Жуков, О. В.* Просторове варіювання екоморфичної структури ґрунтової мезофауни лісопаркового насадження (на прикладі парку в межах м. Дніпропетровська) [Текст] / О. В. Жуков, О. М. Кунах, Ю. О. Балюк // Вісн. Львів. нац. ун-ту. Сер. Біологічна. — 2014. — Вип. 65. — С. 224–237.
- Жуков, О. В.* Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Дошові черв'яки (Lumbricidae) [Текст] : моногр. / О. В. Жуков, О. Є. Пахомов, О. М. Кунах. — Дніпропетровськ : Вид-во ДНУ, 2007. — 371 с.
- Залеская, Н. Т.* Определитель многоножек-костянок СССР [Текст] / Н. Т. Залеская. — М. : Наука, 1978. — 212 с.
- Кабаков, О. Н.* Пластинчатоусые жуки подсемейства Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) фауны России и сопредельных стран [Текст] / О. Н. Кабаков. — М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2006. — 374 с.
- Кривошеина, М. Г.* Определитель семейств и родов палеарктических двукрылых насекомых подотряда Nematocera по личинкам [Текст] / М. Г. Кривошеина. — М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2012. — 244 с.

- Кунах, О. М.** Морфология дощових черв'яків (Lumbricidae) [Текст] / О. М. Кунах, О. В. Жуков, О. Є. Пахомов. — Дніпропетровськ : ФОП Дрига Т. В., 2010. — 52 с.
- Кунах, О. Н.** Пространственное варьирование экоморфической структуры почвенной мезофауны урбазема [Текст] / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балок // Учен. зап. Таврического нац. ун-та им. В. И. Вернадского. Сер. «Биология, химия». — 2013. — Т. 26 (65), № 3. — С. 107-126.
- Лисенко, Г. М.** Синфітоіндикаційна оцінка рослинних угруповань Бердянського полігону (Запорізька обл.) та їх положення в екологічному континуумі Причорноморських (Понтічних) степів [Текст] / Г. М. Лисенко, В. П. Коломійчук, В. В. Шаповал // Чорномор. бот. журн. — 2010. — Т. 6, № 3. — С. 338-351.
- Лихарев, И. М.** Наземные моллюски фауны СССР [Текст] / И. М. Лихарев, Е. С. Раммельмейер. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1952. — 600 с.
- Матвеев, Н. М.** Основы степного лесоведения профессора А. Л. Бельгарда и их современная интерпретация [Текст] / Н. М. Матвеев. — Самара : Самар. ун-т, 2011. — 126 с.
- Медведев, В. В.** Твёрдость почвы [Текст] / В. В. Медведев. — Х. : Изд-во КП «Городская типография», 2009. — 152 с.
- Медведев, С. И.** Личинки пластинчатоусых жуков фауны СССР [Текст] / С. И. Медведев. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1952. — 242 с.
- Мейен, С. В.** Основные аспекты типологии организмов [Текст] / С. В. Мейен // Журн. общ. биологии. — 1978. — Т. 39, № 4. — С. 495-508.
- Некоторые критерии и методы оценки экологического состояния почв в связи с озеленением городских территорий** [Текст] / А. В. Смагин [и др.] // Почвоведение. — 2006. — № 5. — С. 603-615.
- Определитель обитающих в почве личинок насекомых** [Текст] / Л. В. Арнольди [и др.] ; под ред. М. С. Гилярова. — М. : Наука, 1964. — 920 с.
- Перель, Т. С.** Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР [Текст] / Т. С. Перель. — М. : Наука, 1979. — 272 с.
- Пространственная экология почвенных животных** [Текст] / А. Д. Покаржевский [и др.]. — М. : КМК, 2007. — 174 с.
- Тарасов, В. В.** Флора Дніпропетровської та Запорізької областей. Судинні рослини. Біологоекологічна характеристика видів [Текст] / В. В. Тарасов. — Дніпропетровськ : Вид-во ДНУ, 2005. — 276 с.
- Чайковский, Ю. В.** Активный связанный мир [Текст] / Ю. В. Чайковский. — М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2008. — 726 с.
- Чёрный, Н. Г.** Двупарноногие многоножки равнинной территории Украины [Текст] / Н. Г. Чёрный, С. И. Головач. — К. : Наук. думка, 1993. — 58 с.
- ChiloKey, an interactive identification tool for the geophilomorph centipedes of Europe (Chilopoda, Geophilomorpha)** [Text] / L. Bonato [et al.] // ZooKeys. — 2014. — Vol. 443. — P. 1-9.
- Dray, S.** Matching data sets from two different spatial samples [Text] / S. Dray, N. Pettorelli, D. Chessel // J. Veg. Sci. — 2002. — Vol. 13, № 6. — P. 867-874.
- Fauna Europaea** [Electronic resource]. — Version 2.6.2. — Last update 29 August 2013. — Mode to access : URL : <http://faunaeur.org>. — Title from the screen.
- Kirby, K. N.** BootES: An R package for bootstrap confidence intervals on boot effect sizes [Text] / K. N. Kirby, D. Gerlanc // Behav. Res. Meth. — 2013. — Vol. 45, № 4. — P. 905-927.
- Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method** [Text] / S. Dolédec [et al.] // Environ. Ecol. Stat. — 1996. — Vol. 3, № 2. — P. 143-166.
- On the identification of the most suitable traits for plant functional trait analyses** [Text] / M. Bernhardt-Romermann [et al.] // Oikos. — 2008. — Vol. 117, № 10. — P. 1533-1541.
- Pennisi, B. V.** 3 ways to measure medium EC [Text] / B. V. Pennisi, M. van Iersel // GMPro. — 2002. — Vol. 22, № 1. — P. 46-48.
- Plant-trait environment relationships in salt marshes: Deviations from predictions by ecological concepts** [Text] / V. Minden [et al.] // Perspect. Plant Ecol., Evol. Syst. — 2012. — Vol. 14, № 3. — P. 183-192.
- Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for 88 *Leucadendron* taxa** [Text] / W. Thuiller [et al.] // Ecology. — 2004. — Vol. 85, № 6. — P. 1688-1699.
- Schmölzer, K.** Bestimmungsbücher zur Bodenfauna Europas. Ordnung Isopoda (Landasseln). Lieferung 4 und 5 [Text] / K. Schmölzer. — Berlin : Akad. Verlag, 1965. — 468 s.
- Spatial patterns of the biological traits of freshwater fish communities in south-west France** [Text] / F. Santoul [et al.] // J. Fish Biol. — 2005. — Vol. 66, № 2. — P. 301-314.