

УДК 631.4:634.9

О. Н. Кунах¹, А. В. Жуков², Ю. А. Балюк¹,**ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВА ПОЧВЕННЫХ
МЕЗОПЕДОБИОНТОВ В УСЛОВИЯХ РЕКРЕАЦИОННОЙ НАГРУЗКИ В
ЛЕСОПАРКОВОМ НАСАЖДЕНИИ**¹Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара,
ул. Научная, 10, корп. № 17, Днепропетровск, 49000, Украина²Днепропетровский государственный аграрный университет, ул. Ворошилова, 25,
Днепропетровск, 49000, Украина, Zhukov_dnepr@rambler.ru

В работе приведены результаты изучения пространственного варьирования экоморфической структуры почвенной мезофауны лесопаркового насаждения методами ОМІ- и RLQ-анализа. Показано, что биогеоценотическая обстановка в месте расположения экспериментального полигона имеет типично лесной мезотрофный мезофильный облик, что способствует высокому уровню обилия почвенной мезофауны (341,33 экз./м²). В экологической структуре животного населения почвы преобладают протанты и степанты, гигрофилы, мезотрофоценоморфы, эндогеинные топоморфы, сапрофаги. Такие эдафические характеристики, как твердость почвы, электропроводность, мощность подстилки а также высота травостоя играют важную роль в структурировании экологической ниши сообщества мезопедобионтов. Первые две оси ОМІ-анализа описывают 87,54 % 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 = 2,04) уровень значимости составляет $p = 0,001$, что свидетельствует о важной роли выбранных переменных среды для структурирования сообщества почвенной мезофауны. В результате RLQ-анализа и последующей кластерной процедуры выявлены три ключевых функциональных группы мезопедобионтов и найдена роль эдафических факторов в их пространственном варьировании.

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

О. М. Кунах¹, О. В. Жуков², Ю. О. Балюк¹**ПРОСТОРОВА ОРГАНІЗАЦІЯ УГРУПОВАННЯ ҐРУНТОВИХ
МЕЗОПЕДОБІОНТІВ В УМОВАХ РЕКРЕАЦІЙНОГО НАВАНТАЖЕННЯ**¹Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара²Дніпропетровський державний аграрний університет

У роботі наведені результати вивчення просторового варіювання екоморфічної структури ґрунтової мезофауни урбазему методами ОМІ- і RLQ-аналізу. Показано, що біогеоценотична обстановка у місці розташування експериментального полігону є типово лісовою, мезофільною та мезотрофною, що сприяє високому рівню чисельності ґрунтової мезофауни (341,33 экз./м²). У екологічній структурі тваринного населення



грунту переважають пратанти та степанти, гігрофіли, мезотрофоценоморфи, ендегейні топоморфи, сапрофаги. Такі едафічні характеристики, як твердість ґрунту, електропровідність, потужність підстилки а також висота травостою відіграють важливу роль у структуруванні екологічної ніші угруповання мезопедобіонтів. Перші дві осі ОМІ-аналізу описують 87,54 % інерції, що цілком достатньо, для того, щоб опис диференціації екологічних ніш мезофауни на досліджуваному полігоні проводити в просторі перших двох осей. Для середнього значення маргінальності угруповання (ОМІ = 2,04) рівень значимості становить $p = 0,001$, що свідчить про важливу роль обраних змінних середовища для структурування угруповання ґрунтової мезофауни. У результаті RLQ-аналізу й наступної кластерної процедури виявлені чотири ключових функціональних групи мезопедобіонтів і знайдена роль едафічних факторів у їх просторовому варіюванні.

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

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

**THE SPATIAL ORGANISATION OF THE SOIL MESOPEDOBIONTS UNDER
RECREATION IMPACT**

¹*Oles Gonchar Dnipropetrovsk National University, Ukraine*

²*Dnipropetrovsk State Agrarian University, Ukraine*

E-mail: Zhukov_dnepr@rambler.ru

In work the results of studying of the spatial organization of soil mesofauna of the artificial forest planting have been processed by OMI- and RLQ-analysis methods. Our research were conducted in June, 6st, 2011 in Oles Gonchar University botanic garden (earlier – territory of park of J. Gagarin, Dnepropetrovsk). The studied plot is situated at a distance of 220 m from the Building 1 of DNU and at a distance of 95 m from Y. Gagarin Avenue (the Southeast direction) (48°25'53.88"C, 35°2'25.82"B). The plot consists of 15 transects directed in a perpendicular manner in relation to the Avenue. Each transect is made of seven sample points. The distance between points is 2 m. The coordinates of the lower left point have been taken as (0; 0). The plot represents artificial forest-park planting. The vegetation has typically wood, mesotrophic and mesophilic character (93.55% – silvants, 70.97% – mesotrophic, 57.84% – mesophiles). At each point the soil mesofauna was studied; temperature, electrical conductivity and soil penetration resistance, dead leaf layer and herbage height were measured. Soil-zoological test area had a size of 25×25 cm.

In ecological structure of the soil animal community have been found such groups dominant as saprophages, pratants and stepants, hygrophilous, mesotrophocoenomorphes, endogeic topomorphes. The measured edaphic characteristics have been shown to play an important role in structure of an ecological niche in mesopedobiont community. The basic trends of structure transformation of the animal community of soil mesofauna have been found as soil humidity gradient and edaphic properties variability caused features of a forest vegetation cover. The usage of morphological or physiological features of animals for an estimation of degree of specific distinctions is applicable for homogeneous taxonomic or ecological groups possessing comparable characteristics which also can be interpreted ecologically. The soil mesofauna is characterized by high taxonomic and ecological diversity

of forms and comparing which by morphological or physiological criteria it is rather inconvenient. Ecological sense of characteristics in different groups will not be identical, and the basis for their comparison will be inadequate. Therefore we apply to the description of the ecological features ectomorphic analysis of soil animals. The organization of communities of soil animals may be considered at levels of an investigated point, a biogeocenosis, a landscape and regional level. Actually, on the basis of landscape-ecological distribution of species in ecological space their accessory to ecological groups – an ecomorphes is established. Various directions of allocating an ecomorphes at the landscape level conditionally are considered independent and form an ecological matrix (in multidimensional space – a multidimensional matrix, or tensor). As the level of a biogeocenosis correlation degree with the ecomorphes, possibly, will be rather high, therefore soil animals will form local, but functionally significant, groups. The regular ratio of ecomorphes in these functional groups will be a reflection of their organizational structure and an ecological diversity. The obtained data testifies to the justice of the come out assumption. It is important to notice that fact that the functional groups allocated in ecological space by means of the RLQ-analysis, show regular patterns of spatial variability. Local functional groups are characterized by ecological characteristics which reflect in terms one ecomorphes of property of others, occupying the higher hierarchical position. So, it is established that within the studied range, steppe ecomorphes are presented by megatrophic, xerophilous, megatrophocoenomorphes, and mostly phytophagous or predatory forms. Meadow and paludal forms are mainly epigeic (paludal) or anecic (meadow), hygrophilous or ultragyrophilous, saprophagous. The pioneering complex of destructive loci is presented by functional group which has no accurate coenotic status, but gravitates to steppe type. Such result approaches us to an understanding of mechanisms of transformation of community of soil animals under anthropogenic impact. For this purpose it is necessary to return to understanding coenomorphes as indicators of types of circulation of substances and energy flow on A. L. Belgard (1971). In such treatment we observe destruction coenotic system unities of a complex under anthropogenic impact, and the functional group appears at us as situational set of species. Obviously, such treatment is hypothetical and demands the further check. However the considered algorithm of gathering of materials and their statistical processing gives the practical tool for the decision of the given problem.

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

ВВЕДЕНИЕ

Использование морфологических или физиологических особенностей животных для оценки степени видовых различий применимо для однородных таксономических или экологических групп, обладающих сравнимыми характеристиками, которые также можно интерпретировать экологически (Кунах и др., 2013). Почвенная мезофауна представлена высоким таксономическим и экологическим разнообразием форм, сравнить которых по морфологическим или физиологическим критериям весьма затруднительно. Экологическое насыщение характеристик в разных группах будет не одинаковой, а базис для их сравнения будет неравнозначным. Поэтому для



описания экологических особенностей мы применяем экоморфический анализ почвенных животных (Жуков, 2009)

А. Д. Покаржевский и соавт. (2007) рассматривают организацию сообществ почвенных животных на уровнях исследуемой точки, биогеоценоза, ландшафта и региональном уровне. Фактически, на основе ландшафтно-экологического распределения видов в экологическом пространстве устанавливается их принадлежность к той или иной экологической группе – экоморфе. Различные направления выделения экоморф на ландшафтном уровне условно считаются независимыми и формируют экологическую матрицу (в многомерном пространстве – многомерную матрицу, или тензор) (Жуков, 2010; Кунах и др., 2013). На уровне биогеоценоза степень коррелированности экоморф, вероятно, будет выше, поэтому почвенные животные будут формировать локальные, но функционально значимые, группировки. Регулярное соотношение экоморф в этих функциональных группах будет отражением их организационной структуры и экологического разнообразия. Полученные данные свидетельствуют о справедливости высказанного предположения (Кунах и др., 2013). Важно отметить тот факт, что функциональные группы, выделенные в экологическом пространстве посредством RLQ-анализа, демонстрируют регулярные паттерны пространственной изменчивости. Локальные функциональные группы характеризуются экологическими характеристиками, которые раскрывают в терминах одних экоморф свойства других, занимающих более высокое иерархическое положение. Так, установлено, что в пределах изученного полигона, степные экоморфы представлены мегатрофами, ксерофилами, мегатрофоценоморфами и большей частью – фитофагами или хищными формами. Луговые и болотные формы являются преимущественно подстилочными (болотные) или норниками (луговые), гигрофилами или ультрагирофилами, ультрамегатрофоценоморфами, сапрофагами (Кунах и др., 2013). Пионерный комплекс деструктивных локусов представлен функциональной группой, которая не имеет четкого ценотического статуса, но тяготеет к степному типу. Такой результат приближает нас к пониманию механизмов трансформации сообщества почвенных животных под антропогенным воздействием. Для этого нужно вернуться к пониманию ценоморф как индикаторов типов круговорота веществ и потока энергии по А. Л. Бельгарду (1950). В такой трактовке мы наблюдаем разрушение системного ценотического единства комплекса под антропогенным воздействием, а функциональная группа предстает перед нами как ситуативное множество видов. Очевидно, такая трактовка является гипотетичной и требует своей дальнейшей проверки. Однако рассмотренный алгоритм сбора материалов и их статистической обработки дает практический инструмент для решения данной задачи.

Как отмечает Д. А. Кривоуций (1999), жизненная форма – это прежде всего биологический индикатор определенных природных условий. По набору жизненных форм, представленных на некоторой территории, можно довольно верно судить о степени разнообразия среды обитания. В своем обширном труде «Экоморфология» (1986) Ю. Г. Алеев отмечает, применительно к животным термин и понятие жизненной формы впервые употребил ботаник Х. Гамс (Gams, 1918). Он предложил систему жизненных форм, которая охватывала и растения, и животных. Однако его исследование имело ботаническую направленность и не привлекло достаточного внимания зоологов. Существенный вклад в развитие идеи жизненных форм животных сделали К. Фредерикс (Friederichs, 1930) и Д. Н. Кашкаров (1933, 1938, 1945). Согласно К. Фридериксу (Friederichs, 1930) к одной и той же жизненной форме относятся те живые существа (виды, поколения или стадии развития), которые живут в сходных местообитаниях и ведут сходный образ жизни. Д. Н. Кашкаров (1933) так определяет жизненную форму: «Тип животного, находящийся в полной гармонии с окружающими условиями, мы называем жизненной формой, беря этот термин у ботаников. В «жизненной форме», как в зеркале, отражаются главнейшие, доминирующие черты местообитания. Можно различать, например, тип нырца, тип землероя, тип древесного лазающего животного и т.д.». Д. Н. Кашкаров (1938) считал, что при установлении экологических типов или «жизненных форм» необходимо базироваться не на конституальных, филогенетических признаках, а на признаках адаптивных, приспособительных, между которыми и факторами среды существует определенная зависимость, гармония.

В 1948 г. М. П. Акимов опубликовал свою работу «Биоценотическая рабочая система жизненных форм – биоморф» (Акимов, 1948), в которой изложил свои представления о структуре биоценоза и о биоморфическом подходе для анализа структуры животного населения. Он так определяет биоморфу: «В аспекте биоценоза каждый вид растения или животного, входящий в его состав, следует рассматривать как определенную жизненную форму, понимая под этим термином тот или иной тип приспособления организма к основным факторам среды его обитания». При выделении биоморф важным является характеристика организма с точки зрения отношения его к абиотическим и биотическим факторам среды, а также в отношении места и роли его в биоценозе. Применение системы биоморф дает возможность кратко охарактеризовать каждый вид животного со стороны основного свойственного ему местообитания и формы передвижения, состава пищи и способа её добывания и, наконец, в отношении размеров его тела, которые в значительной мере определяют место, занимаемое видом в цепях и цикле питания (Акимов, Берестов, 1948). В системе биоморф животных



выделяются топоморфы, хемоморфы (для гидробионтов), климаморфы (для аэробиионтов) и трофоморфы (Акимов, 1954).

А. Л. Бельгард (1950) отмечает, что основой анализа экологической структуры сообществ живых организмов является жизненная форма. Под анализом структуры понимается выявление взаимосвязей живых организмов и среды, а также установление степени приспособления отдельных частей сообщества к наиболее важным элементам биогеоценоза. Приспособления видов к биоценозу в целом и к каждому из структурных элементов экотопа в отдельности (климатопоу, гелиотопоу, термотопоу и т. д.) называются экоморфами. Экоморфы отличны от жизненных форм, так под этими последними чаще всего принято понимать приспособления, которые отражаются во внешнем облике растения. Жизненные формы, как известно, не всегда сопряжены с изменениями в морфо-анатомической структуре, что в первую очередь касается приспособлений к почвенному плодородию и к термическим условиям.

Принадлежность к экологическим группам животных носит условный характер и определяется пространственным диапазоном, в пределах которого установлена соответствующая экологическая классификация и масштабным уровнем, который определяет степень детализации классификационной системы. Экоморфы растений и животных как экологическая классификация также являются контекстно-зависимой генерализацией сведений об их взаимоотношении с окружающей средой. Ландшафтно-биогеоценотический уровень является базовым при рассмотрении экологических явлений в традиции степного лесоведения (Бельгард, 1971). Именно это обстоятельство определяет масштабный уровень экоморф растений (Бельгард, 1950) и животных (Акимов, 1954; Апостолов, 1970; Жуков, 2009; Жуков и др., 2007). Соотношение экоморф в сообществе характеризует его экоморфическую структуру. Экоморфы между собой находятся в определенных взаимоотношениях, что создает экоморфическую организацию. Экоморфические матрицы являются формой представления экоморфической организации (Жуков, 2009; Жуков и др., 2007).

Для лесного сообщества в степи главными внешними ординатами, которые задают экоморфическую организацию, являются режим влажности и минерализации эдафотопы (Бельгард, 1971). Эти ординаты принимаются как независимые и формируют типологическую систему лесов степной зоны. В действительности независимость (ортогональность) ординат не выполняется, но на ландшафтном уровне этим обстоятельством можно пренебречь. Ортогональность означает, что каждой градации трофности должны соответствовать все возможные градации влажности или наоборот. Если этого нет (а не все ячейки типологии А. Л. Бельгарда заполнены), тогда между трофностью и влажностью возникает взаимная зависимость, или корреляция, а

типологическая система (как экологическая матрица) является косоугольной. Экоморфическая матрица является не двумерным объектом, а многомерным, поэтому более правильно её называть гиперматрицей или тензором. Таким образом, экоморфический тензор отражает сложный характер взаимодействия живых организмов с окружающей средой. Этот тензор не является ортогональным, так как между ординатами всегда существует корреляция, а структура корреляций является характеристическим показателем, который отражает уровень экоморфической организации конкретного сообщества.

Для почвенных животных можно выделить следующие экоморфы: ценоморфы, трофоморфы, трофоценоморфы, топоморфы, гигроморфы (Жуков, 2009; Жуков и др., 2007). В условиях конкретного сообщества вариабельность экоморфической структуры сопряжена с согласованной изменчивостью тех или иных экоморф. Корреляционные композиции экоморф раскрывают природу механизмов адаптации сообщества к динамике факторов окружающей среды.

Оценка свойств местообитаний является необходимым условием для прогноза воздействия пертурбаций на сообщества живых организмов и для идентификации свойств окружающей среды, которые важны для охраны разнообразия и поддержания функций экосистем (Brind'Amour et al., 2011). Различия композиции видов в сообществе и вариабельность реакции на условия окружающей среды являются ключевым препятствием для разработки модели местообитаний, которая могла бы быть применена к различным видам в различных экосистемах (Olden, Jackson, 2002). Функциональная классификация животных, в которой виды, характеризующиеся общностью экологических особенностей, объединяются вместе, представляет альтернативу индивидуальным моделям вид-окружающая среда и может обойти указанное препятствие (McGill et al., 2006; Brind'Amour et al., 2011). Группы видов, имеющие общие экологические свойства формируют операционные единицы, которые реагируют на факторы окружающей среды более предсказуемо, чем отдельные виды, значительно увеличивая предсказательные способности модели местообитаний в сравнении с моделями, созданными для высоких уровней таксономического разрешения, таких как вид (Austen et al., 1994). Объединение видов в соответствии с их экологическими особенностями является также способом идентификации функциональных групп видов для оценки ключевых функций экосистемы, что является важнейшим шагом для выяснения функционального разнообразия внутри и между экосистем (Brind'Amour et al., 2011; Mouillot, 2006). Гипотеза фильтрации местообитаний предполагает, что виды, имеющие подобные экологические потребности, формируют функциональные группы, которые занимают подобные местообитания (Tonn et al., 1990; Zobel, 1997). Объединение видов по таким признакам, как морфология или поведение, является одним из способов



упростить изучение разнообразных в видовом отношении сообществ (Angermeier, Winston, 1998).

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

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в 6 июня 2011 г. в ботаническом саду ДНУ имени Олеся Гончара (ранее – территория парка им. Ю. Гагарина, г. Днепропетровск). Исследуемый полигон № 6 находится на расстоянии 220 м от корпуса № 1 ДНУ в юго-восточном направлении и на расстоянии 95 м от проспекта Ю. Гагарина. (48°25'53.88"С, 35°2'25.82"В). Полигон состоит из 15 трансект, направленных в перпендикулярном направлении от проспекта. Каждая трансекта составлена из 7 пробных точек. Расстояние между рядами в полигоне составляет 2 м.

Участок представляет собой искусственное лесопарковое насаждение. Древостой представлен вязом шершавым (*Ulmus glabra* Huds.), кленом полевым (*Acer campestre* L.) и ясенелистым (*Acer negundo* L.), акацией белой (*Robinia pseudoacacia* L.). В травостое обильный подмареник цепкий (*Galium aparine* L.), встречается фиалка удивительная (*Viola mirabilis* L.), гравилат городской (*Geum urbanum* L.), мятлик дубравный (*Poa nemoralis* L.). Растительность имеет лесной облик (93,55 % видов относятся к сивантам), присутствие пратантов и степантов очень не значительно (4,84 и 1,61 % соответственно). Фитоиндикационное оценивание позволяет трофотоп изучаемого полигона оценить как мезотрофный, так как 70,97 % видов растений относятся к мезотрофам. Гигротоп в целом имеет мезофильный характер (54,84 % видов – мезофилы) с тенденцией к ксеромезофильным условиям (34,48 % – ксеромезофилы).

В каждой точке были сделаны почвенно-зоологические пробы для сбора почвенной мезофауны (результаты представлены как L-таблица), проведено измерение температуры, электропроводности и твердости почвы, мощности подстилки и высоты травостоя (R-таблица). Почвенно-зоологические пробы имели размер 25×25 см. Измерение твердости почв 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 см². В пределах каждой точки измерения твердости почвы производились в однократной повторности. Для проведения измерения электропроводности почвы *in situ* использовался сенсор HI 76305 (Hanna Instruments, Woodsocket, R. I.). Этот сенсор работает совместно с портативным прибором HI 993310. Тестер оценивает общую электропроводность почвы, т.е. объединенную проводимость почвенного воздуха, воды и частиц. Результаты

измерений прибора представлены в единицах насыщенности почвенного раствора солями – г/л. Сравнение результатов измерений прибором HI 76305 с данными лабораторных исследований позволили оценить коэффициент перевода единиц как $1 \text{ дС/м} = 155 \text{ мг/л}$ (Pennisi, van Iersel, 2002). Почвенную температуру измеряли в период с 13 до 14 часов цифровыми термометрами WT-1 (ПАО «Стеклоприбор», <http://bit.steklopribor.com>, точность – $0,1^\circ\text{C}$) на глубине 5–7 см. Мощность подстилки измерялась линейкой, высота травостоя – мерной рулеткой. Измерения электропроводности, температуры, высоты травостоя и мощности подстилки сделаны в трехкратной повторности в каждой пробной точке.

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

Взаимоотношения между видовыми особенностями и свойствами окружающей среды обычно оцениваются непрямо с помощью двухшагового анализа. Во-первых, обилие видов связывается с условиями окружающей среды, а реакция видов на изменчивость свойств среды соотносится затем с биологическими или физиологическими особенностями видов (Brind'Amour et al., 2011; Santoul et al., 2005; Thuiller et al., 2001). Анализ RLQ позволяет соотнести экологические особенности видов с условиями окружающей среды (Doledec et al., 1996; 2000). Этот анализ исследует совместную структуру между трех таблиц данных: R-таблица (содержит переменные окружающей среды), Q-таблица (содержит видовые особенности) и L-таблица (обилие видов) (Doledec et al., 1996; Dray et al., 2002). L-таблица выполняет функцию связи между таблицами R и Q и измеряет интенсивность связи между ними. Перед собственно анализом, проводятся три отдельных анализа. Анализ соответствий применяется для L-таблицы, в результате чего получают оптимальную корреляционную структуру между сайтами и весами численности видов. Ординация таблиц R и Q выполняется с помощью анализа главных компонент. Таким образом, RLQ выполняет анализ коинерции кросс-матриц R, Q и L. Этот анализ максимизирует ковариацию между весами изучаемых сайтов с учетом свойств окружающей среды, выраженных таблицей R, и весами видов с учетом их экологических свойств, выраженных таблицей Q (Minden et al., 2012). В результате может быть получена лучшая совместная комбинация ординации сайтов по их характеристикам окружающей среды, ординации видов по их свойствам и одновременно ординация видов и сайтов (Thuiller et al., 2004). RLQ-анализ объединяет три отдельных ординационных решения с максимизацией ковариации между особенностями видов и свойствами окружающей среды посредством анализа коинерции (Bernhardt-Romermann et al., 2008). Далее, иерархический кластерный анализ весов видов по двум осям RLQ по методу Варда дает функциональные группы (Minden et al., 2012). Кластеры показывают



распределение видов в пространстве особенности видов – экологическое пространство (Minden et al., 2012).

Статистические процедуры RLQ- и OMI-анализов выполнены с помощью пакета *ade4* для оболочки R (The R Foundation..., 2010). Значимость RLQ оценена с помощью процедуры *randtest.rlq*. Сущность и особенности OMI-анализа обсуждается в работе А. Е. Пахомова и соавт. (2013).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристика таксономического и экологического разнообразия сообщества мезопедобионтов изучаемого полигона представлено в табл. 1.

Плотность почвенной мезофауны изученного полигона составляет 341,33 экз./м². Дождевые черви являются многочисленной и разнообразной группой сапрофагов в пределах полигона и представлены 5 видами. Доминантом является собственно-почвенный верхнеярусный *Aporrectodea caliginosa trapezoides* (Duges, 1828). Его численность составляет 148,27 экз./м². Несколько по обилию этому виду уступает норный дождевой червь *Octodrilus transpadanus* (Rosa, 1884) с численностью 84,11 экз./м². Собственно-почвенные дождевые черви представлены также *A. rosea rosea* (Savigny, 1826) и *Octolasion lacteum* (Oerley, 1885), а почвенно-подстилочные – *Lumbricus rubellus* Hoffmeister, 1843. Подстилочные дождевые черви отсутствуют.

Диапазон гигроморф дождевых червей находится в пределах от ультрагигрофилов до мезофилов. Ценоморфический спектр также весьма широк – среди дождевых червей представлены пратанты, степанты паллюданты 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 принадлежит многосвяз *Schizothuranius dmitriewi* (Timotheew, 1897), численность которого составляет 4,27 экз./м².

Хищные губоногие многоножки представлены эндогейной землянкой *Geophilus proximus* C.L.Koch 1847 (2,44 экз./м²). Следует отметить отсутствие в комплексе обычных для лесных сообществ подстилочных костянок. Хищники также представлены личинками жуков-щелкунов *Athous haemorrhoidalis* (Fabricius 1801), имаго коротконадкрылых жуков (*Staphylinus caesareus* Cederhjelm 1798), личинками двукрылых *Stratiomyidae* и пауками.

Фитофаги немногочисленны и представлены личинками подгрызающих совок (Noctuidae), личинками пластинчатоусых жуков (*Amphimallon assimilis* (Herbst, 1790)) и моллюсками (*Chondrula tridens* (O.F. Muller, 1774) и *Limax* sp.).

Основу ценоморфической структуры мезофауны составляют пратанты (43,84 % по обилию), несколько меньше степантов (34,24 %) и паллюдантов (18,88 %), редко встречи сильвантов (3,04 %) (рис. 1).

Таблица 1. Видовой состав и обилие почвенной мезофауны участка № 6

Класс	Семейство	Вид	Центрофа	Гигро-морфа	Центрофо морфа	Топо-морфа	Трофо-морфы	Плотность, экз./м ²	
Oligochaeta	Lumbricidae	<i>Aporrectodea caliginosa trapezoides</i> (Duges, 1828)	Pr	Hg	MsTr	End	SF	148,27	
		<i>A. rosea rosea</i> (Savigny, 1826)	St	Ms	MgTr	End	SF	29,56	
		<i>Lumbricus rubellus Hoffmeister, 1843</i>	Pal	UHg	MsTr	Ep	SF	64,46	
		<i>Octolobus transsylvanicus</i> (Rosa, 1884)	St	Hg	MgTr	Anec	SF	84,11	
		<i>Octolobus lacteus</i> (Oatley, 1885)	Sil	Ms	MsTr	End	SF	3,66	
Arachnida	Aranei	Тот. Arachnida							
		<i>Avareta</i> spp.	St	Ks	MsTr	Ep	ZF		0,15
		<i>Geophilus proximus</i> C.L.Koch, 1847	St	Ms	MsTr	Anec	ZF		2,44
		<i>Schizothorax abstrusus</i> (Tuncheev, 1897)	Sil	Hg	MgTr	Ep	SF		4,27
		<i>Athysan haemorrhoidalis</i> (Fabricius, 1801) (larv.)	Pr	Ms	MsTr	End	ZF		0,15
		<i>Lepidoptera</i> spp. (larv.)	St	Ms	MsTr	End	FF		0,46
		<i>Amphimallon assevi</i> (Herbst, 1790) (larv.)	Sil	Ms	MgTr	End	FF		2,19
		<i>Stratiomyidae</i> sp. sp.	Pr	Ms	OHr	Ep	ZF		1,07
		<i>Staphylinus caesus</i> Cederhjelrn 1798	Sil	Hg	MsTr	Ep	ZF		0,30
		Gastropoda	Enidae	<i>Chondria tridens</i> (O.F. Muller, 1774)	St	Ms	MgTr	Ep	FF
<i>Limax</i> sp.	Pr			Hg	MgTr	Ep	FF	0,15	

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

В целом, ценоморфическая структура является достаточно выровненной, что свидетельствует об амфиценоотическом характере сообщества почвенных животных.

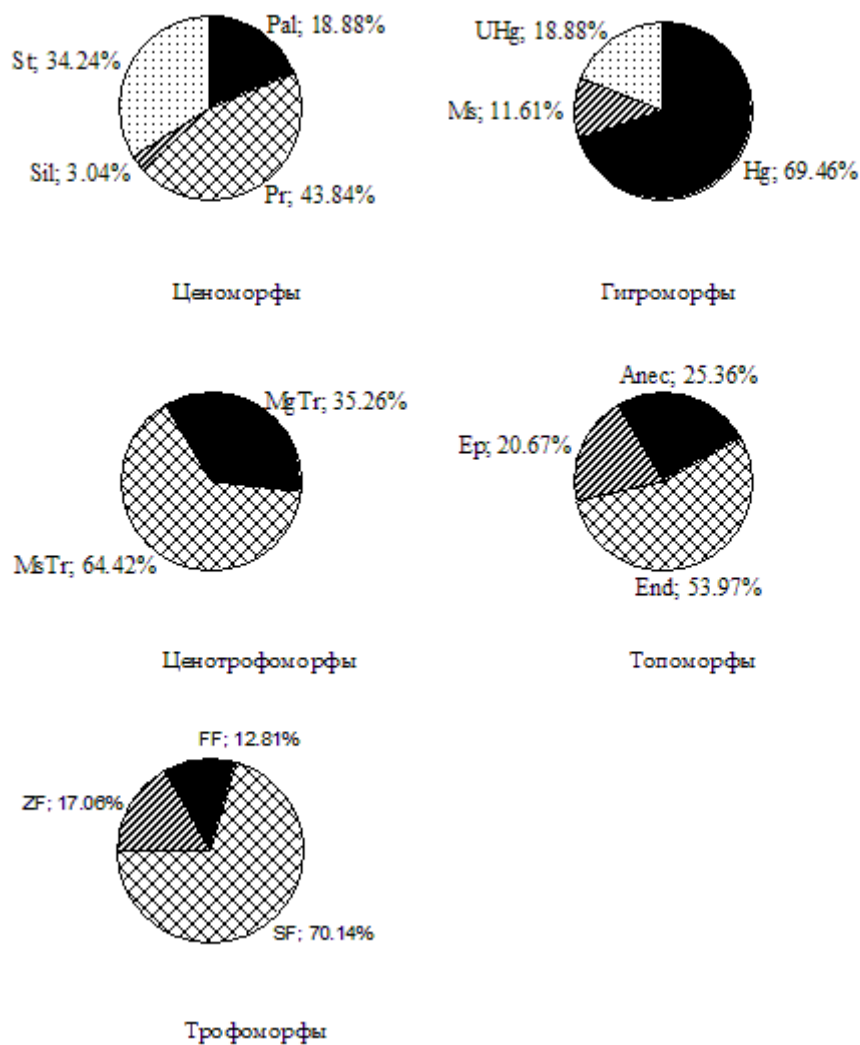


Рис. 1. Экологическая структура почвенной мезофауны.

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

Среди гигроморф преобладают гигрофилы (69,46 %), несколько меньше ультрагигрофилов (18,88 %) и мезофилов (11,61 %). В сообществе доминируют мезотрофоценоморфы (64,42 %). В структуре топоморф очевидным является преобладание эндогейных форм (53,97 %).

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

Таблица 2. Детерминанты экологического пространства почвенной мезофауны

Параметры среды	Среднее	Доверительный интервал		CV, %	RLQ ось 1	RLQ ось 2
		- 95 %	+ 95%			
<i>Твердость почвы на глубине, МПа</i>						
0–5 см	0,84	0,80	0,88	24,7 1	-0,70	0,18
5–10 см	1,09	0,99	1,18	44,2 3	-0,86	0,18
10–15 см	1,09	0,99	1,18	45,5 4	-0,88	0,31
15–20 см	1,08	0,99	1,17	43,0 7	-0,84	0,38
20–25 см	1,13	1,03	1,22	44,4 9	-0,87	0,42
25–30 см	1,19	1,08	1,30	47,9 6	-0,86	0,45
30–35 см	1,27	1,15	1,38	46,3 7	-0,89	0,37
35–40 см	1,34	1,22	1,46	46,3 7	-0,88	0,45
40–45 см	1,45	1,32	1,58	44,7 8	-0,92	0,35
45–50 см	1,57	1,44	1,70	42,8 3	-0,93	0,31
<i>Физические свойства</i>						
Электропроводность, дСм/см	0,62	0,60	0,64	14,2 8	0,32	-0,11
Температура слоя почвы 5–7 см, °С, 30.08.2011	19,24	19,18	19,30	1,64	0,47	0,29
– 15.09.2011	16,49	16,43	16,55	1,90	0,33	-0,07
– 25.10.2011	8,44	8,40	8,47	2,21	0,00	-0,70
– 31.08.2013	18,30	18,22	18,38	2,26	0,62	0,27
<i>Высота травостоя и мощность подстилки</i>						
Мощность подстилки, см	0,26	0,20	0,32	127, 15	-0,34	0,18
Высота травостоя, см	33,17	31,14	35,19	31,5 4	-0,18	0,31



Существенно меньше норников (25,36 %) и эпигейных форм (20,67 %). В трофической структуре безусловными доминантами являются сапрофаги (97,95 %). Доля зоофагов составляет 1,20 %, а фитофагов – 0,85 %.

Для твердости почвы в изучаемом участке характерно постепенное увеличение значений с ростом глубины. В верхнем почвенном слое твердость составляет 0,84 МПа, а в нижнем – 1,57 МПа. Коэффициент вариации твердости наименьший в верхнем почвенном слое 0–5 см (24,71 %). В более глубоких слоях коэффициент вариации находится в диапазоне 42,83–47,96 %. Таким образом, средние значения твердости почвы в пределах изучаемого полигона невелики и не превышают критических уровней для роста корневых систем растений (3–3,5 МПа) (Медведев, 2008). Однако уровень вариабельности позволяет предполагать высокое структурирующее влияние твердости на пространственную организацию сообщества мезопедобионтов.

Электропроводность почвы в среднем составляет 0,62 дСм/см и характеризуется коэффициентом вариации 14,28 %. Основным модулятором электропроводности почвы в пределах данного полигона можно признать влажность почвы. При измерении температуры мы в большей степени преследовали цель изучить пространственный аспект этого важного экологического показателя. Коэффициент вариации температуры в различные периоды измерений находится в диапазоне 1,64–2,26 %.

Мощность подстилки в среднем составляет 0,26 см и варьирует в достаточно широких пределах (коэффициент вариации 127,15 %). Коэффициент вариации для высоты травостоя составляет 31,54 % при среднем уровне этого показателя 33,17 см.

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

Общая инерция, которая может быть вычислена в результате ОМІ-анализа, пропорциональна средней маргинальности видов сообщества и представляет собой количественную оценку влияния факторов окружающей среды на сепарацию видов. В результате проведенного анализа установлено, что общая инерция составляет 0,49. Первая ось, полученная в результате ОМІ-анализа, описывает 81,64 %, а вторая – 5,88 % инерции. Таким образом, первые две оси описывают 87,54 % 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 = 2,04) уровень значимости составляет $p = 0,001$, что свидетельствует о важной роли выбранных переменных среды для структурирования сообщества почвенной мезофауны.

Таблица 3. Анализ маргинальности видов сообщества мезофауны

Виды	Сокращение	Ине р ция	ОМ I	Tol	Rtol	omi	tol	rtol	p- уро вень
<i>A. assimilis</i> (larv.)	A_assimilis_lar v	15,4 3	0,9 0	1,4 6	13,0 8			84,8 0	
<i>A. c.</i> <i>trapezoides</i>		16,3 0	0,1 7	7,2 9			44,8 0	54,2 0	
<i>A. r. rosea</i>	A_rosea	17,6 6	1,9 9	5,2 7	10,4 0	11,3 0	29,8 0	58,9 0	0,00
<i>Aranea</i> <i>A.</i> <i>haemorrhoidalis</i>	Aranea A_haemorrhoid alis	22,6 3	8,6 7	3,7 1	10,2 5	38,3 0	16,4 0	45,3 0	0,02 0,00
<i>Ch. tridens</i>	Ch_tridens	16,7 6	1,5 4	0,3 1	14,9 0			88,9 0	
<i>G. proximus</i>	G_proximus	12,6 4	6,1 3	0,8 7		48,5 0		44,5 0	0,29 0,00
<i>Lepidoptera</i>	Lepidoptera	13,0 5	1,3 7	2,7 6		10,5 0	21,2 0	68,4 0	
<i>Limax</i>	Limax	16,2 8	2,1 2	3,9 8	10,1 8	13,1 0	24,4 0	62,5 0	0,23 0,09
<i>L. rubellus</i>	L_rubellus	16,9 7	0,0 6	1,6 0	15,3 1			90,2 0	
<i>O.</i> <i>transpadanus</i>	O_transpadanu s	16,2 4	0,1 6	6,8 6			42,3 0	56,7 0	
<i>O. lacteum</i>	O_lacteum	17,1 3	0,8 9	2,6 3	13,6 2		15,3 5,20	79,5 0	
<i>Sch. dmitriewi</i>	Sch_dmitriewi	13,3 6	1,1 7	3,9 4			29,5 8,80	61,7 0	0,20 0,14
<i>Staphylinus</i>	Staphylinus	15,3 1	0,5 1	1,0 4	13,7 7			89,9 0	
Stratiomyidae	Stratiomyidae	14,8 6	0,5 6	1,1 8	13,1 3	3,30	6,80	88,3 0	0,72 0,71
	ОМI	2,0 –	4 –	–	–	–	–	–	0,00

Условные обозначения: ОМI – 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 6 видов из 15, для которых проведен ISSN 2225-5486 (Print), ISSN 2226-9010 (Online). *Біологічний вісник МДПУ*. 2013. №3



ОМІ-анализ (табл. 3). Таким образом, для большинства видов изучаемого полигона типичные эдафические условия совпадают с центроидом их экологической ниши. Конфигурация экологических ниш представлена на рис. 2.

Анализ данных, приведенных на рис. 2, свидетельствует о том, что ключевым аспектом структурирования экологической ниши почвенных животных является противоположная динамика твердости почвы по всем измеренным слоям с одной стороны и температуры почвы – с другой (ось 1); также высота травостоя, мощность подстилки и электропроводность почвы (ось 2). Для многих видов значения остаточной толерантности достигают значительных уровней (61,70–90,20 %), что свидетельствует о наличии прочих факторов, не учтенных в исследовании, либо факторов нейтральной природы, влияющих на их распределение. Для таких видов, как *G. proximus*, *A. haemorrhoidalis* и *Araea* характерны низкие значения толерантности при высоких значениях маргинальности, что характерно для маргинальных специализированных видов. Для таких маргинальных видов, как *A. r. rosea*, *O. transpadanus* и *A. c. trapezoides* характерна высокая степень толерантности, что свидетельствует об их эвритопности в пределах изучаемого участка.

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).

Факторы окружающей среды, которые структурируют сообщество, имеют сложную интегральную природу и отражаются через измеряемые характеристики. Комплексы связанных характеристик в многомерных техниках выделяются по различным критериям, так как число факторных решений бесконечно. Максимизация описываемой факторами дисперсии или корреляции являются целевыми критериями в многомерном факторном анализе и анализе главных компонент. Очевидно, что такой критерий имеет общий характер и не отражает специфики экологических задач. Критерием максимизации в RLQ-анализе является решение, которое наилучшим образом описывает связь между различными экологическими явлениями – средой, сообществом и его формальными экологическими свойствами.

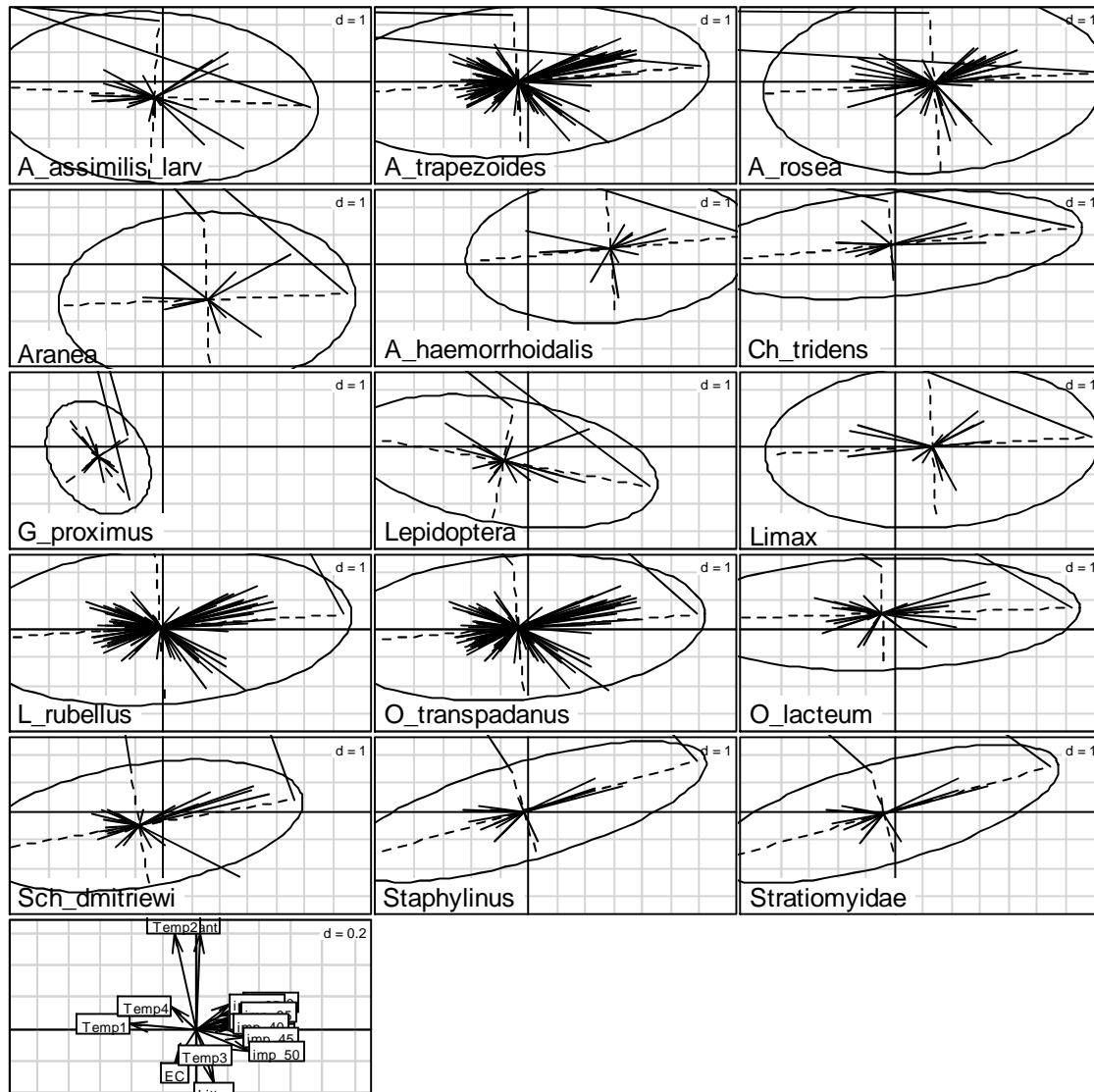


Рис. 2. Экологические ниши видов почвенной мезофауны.

Координатные оси заданы компонентами маргинальности; начало координат – нулевая маргинальность. Эллипс обозначает инерцию экологической ниши. Лучи связывают центроид экологической ниши с сайтами встречи вида в пространстве маргинальности сообщества. В правом нижнем углу – нормированные веса экологических переменных; сокращение названия видов – см. табл. 3.

Результаты анализа RLQ представлены в таблице 2 и на рисунке 3. Установлено, что 94,63 % общей вариации (общей инерции) описывают первых две оси RLQ (88,37 и 6,26 % соответственно). Процедура randtest подтвердила значимость результатов RLQ-анализа на p -уровне 0,002.

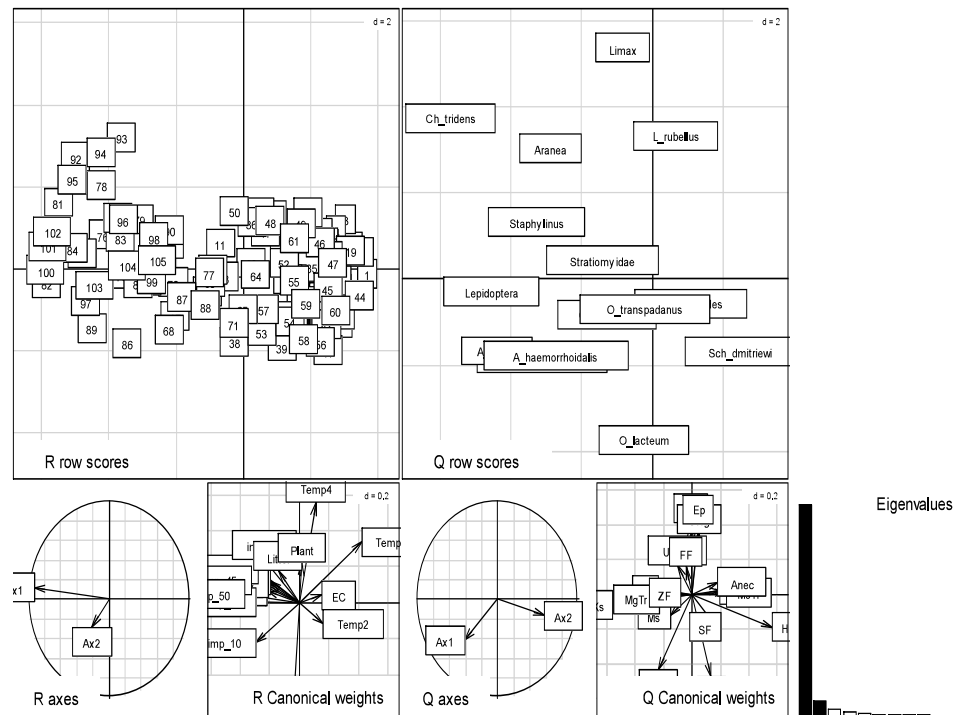


Рис. 3. Результати аналізу RLQ

Ось 1, виділена в результаті RLQ-аналізу, характеризується високою достовірною кореляцією з твердістю ґрунту на всіх глибинах (табл. 1). Ця ось вказує на протилежний характер впливу твердості і електропровідності на структурування спільноти мезопедобіонтів, що дозволяє передбачити под под спостережуваними змінами динаміку умов зволоження: підвищена вологість ґрунту відображається в більшій електропровідності і меншій твердості. Це передбачення підтверджується характером зв'язу осі 1 з температурою. Для більшості даних вимірювань температура позитивно корелює з значеннями осі 1. Вероятно, висота травостоя робить свій внесок в динаміку комплексу факторів, які в інтегрованому вигляді описує ось 1, або є наслідком дії цього комплексу, виконуючи індикативну роль, о чому свідчить високий рівень кореляції висоти травостоя і значень осі 1.

Ось 2 характеризується достовірною кореляцією з твердістю во всіх ґрунтових шарах, але в найбільшій ступені корелює з твердістю ґрунту в ґрунтових шарах 25–30 і 35–40 см. Також ось 2 відображає протилежну кореляцію між твердістю ґрунту і електропровідністю ґрунту.

RLQ-аналіз дозволяє класифікувати тварин за характером їх екологічної структури і зв'язу з факторами оточуючої середовища.

Кластерный анализ позволил выделить три комплекса видов, которые формируют функциональные группы А, В и С (рис. 4).

Функциональная группа В очень разнообразна по своему экологическому составу. Наряду с прочими экоморфами, в ней преимущественно представлены сапрофаги, силванты и гигрофилы. Экологическая ниша этой группы расположена в наибольшей близости к началу координат, что свидетельствует о совпадении типичных экологических характеристик изучаемого полигона и экологических предпочтений видов, входящих в состав данной группы.

Функциональная группа С наиболее маргинальна, так как её экологическая ниша в наибольшей степени удалена от начала координат RLQ-осей. Также эта группа очень разнообразна, так как эллипсоид ниши занимает относительно большую площадь, чем эллипсоиды других функциональных групп.

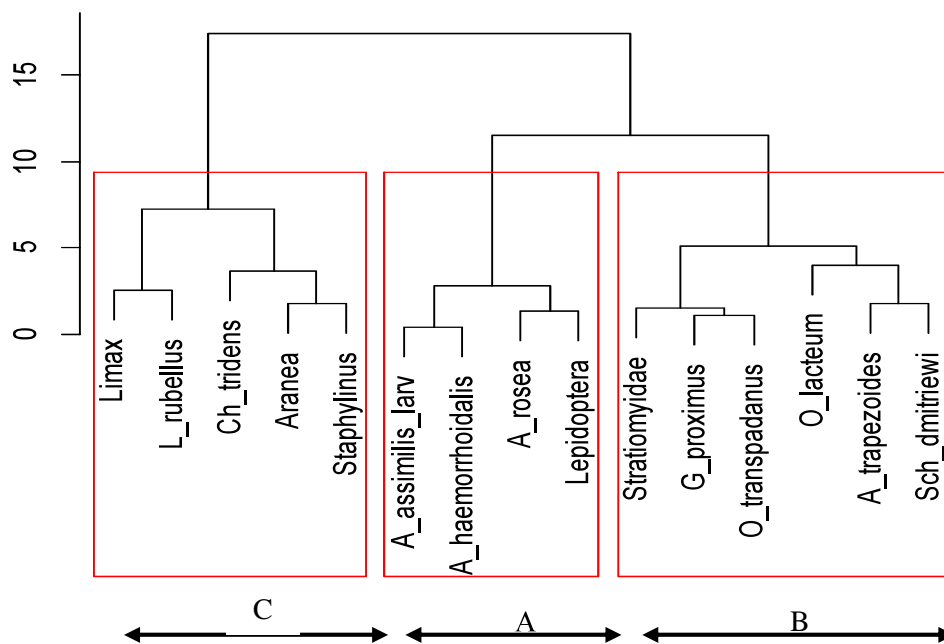


Рис. 4. Кластерный анализ структуры животного населения мезопедобионтов

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

Функциональная группа А включает эндогеичных мезофилов (*A. rosea rosea*, *Amphimallon assimilis*, *Athous haemorrhoidalis*, *Lepidoptera*). Данная функциональная группа обладает способностью заселять более твердые почвы (ось 1).

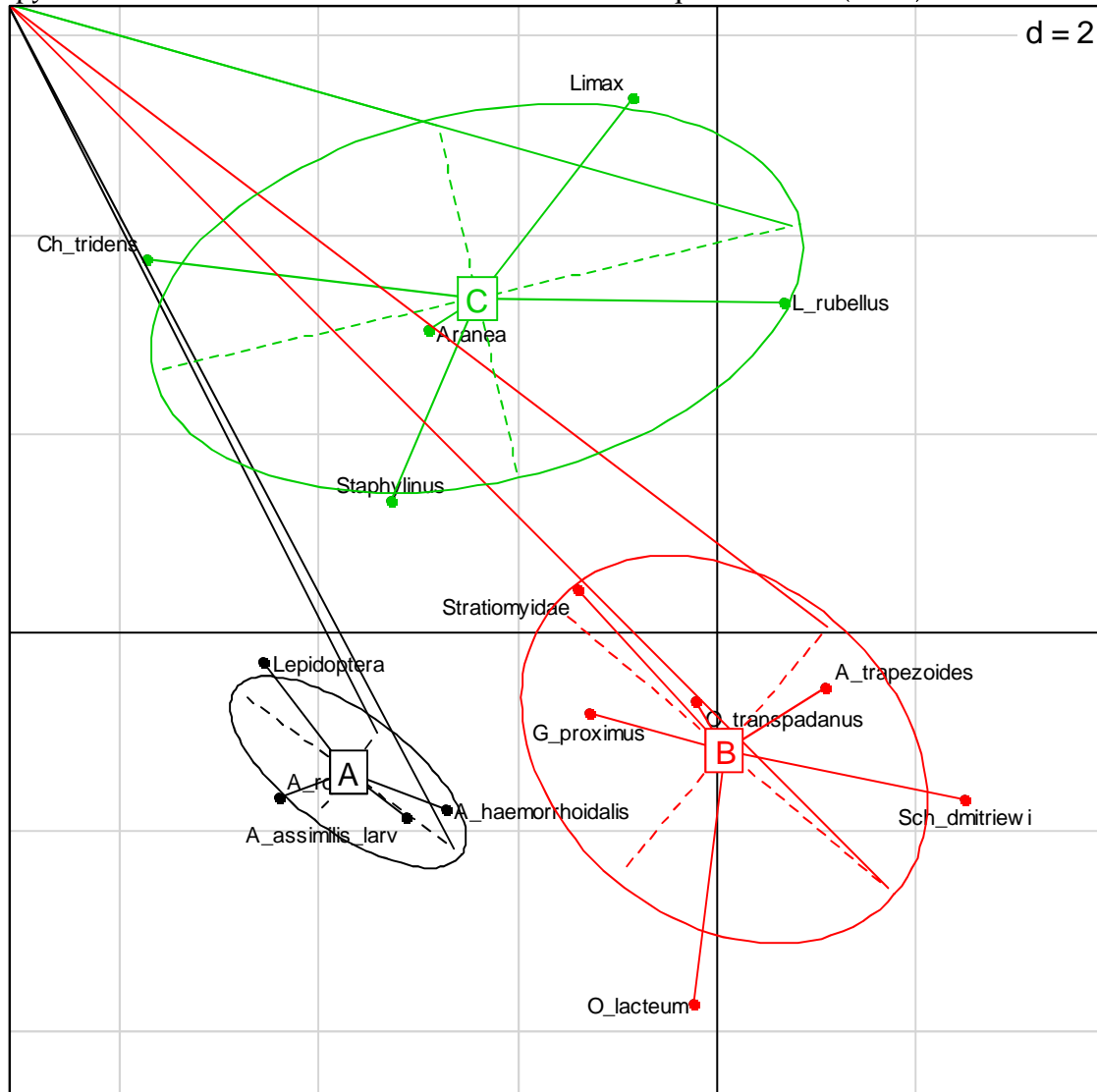


Рис. 5. Расположение функциональных групп в пространстве RLQ-осей.

Характерной особенностью данной функциональной группы является принадлежность видов к эпигейной экоморфе. Экологическим оптимумом функциональной группы С являются микростанции с низкой твердостью почвы как по всему профилю (ось 1) так и на глубине (ось 2). Если предположить, что рекреационная нагрузка является основной причиной варьирования твердости почвы на изучаемом участке, то становится понятным такой характер зависимости твердости почвы и пространственного размещения эпигейных почвенных животных. Подстилочный блок является наиболее уязвимым к

рекреационной нагрузке. Поэтому можно утверждать, что варьирование твердости почвы и обилия представителей функциональной группы С обусловлено общим действием внешнего фактора – рекреационной нагрузки, а не влиянием твердости на почвенных животных.

Таким образом, экологическая специализация мезопедобионтов, которая установлена в масштабе межбиогеоценотического разнообразия и экологических градиентов, преломляется в контексте конкретных условий и принимает форму функциональных группировок. Экоморфический анализ позволяет установить природу этих локальных образований и провести интерпретацию с точки зрения условий конкретного биотопа.

Важным инструментом описания экологической структуры животного населения является её отображение в географическом пространстве. Пространственная изменчивость RLQ-осей представлена на рис. 6.

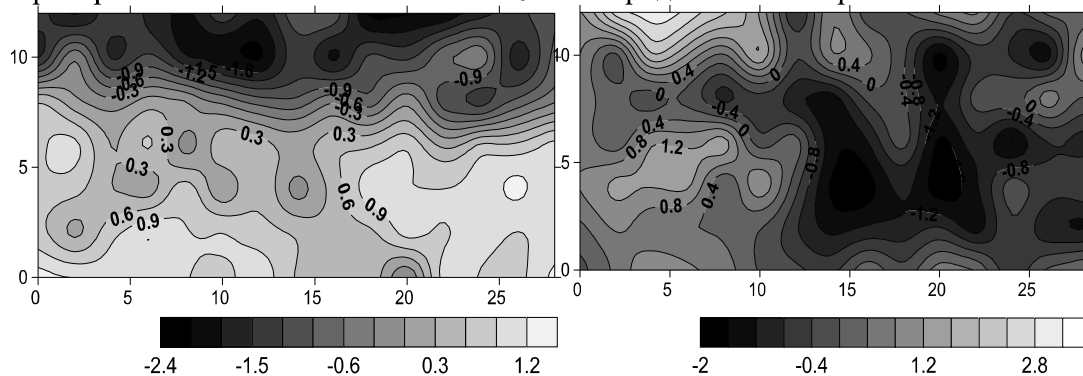


Рис. 6. Пространственная изменчивость RLQ-осей.

Анализ пространственной изменчивости значений RLQ-оси 1 позволяет выявить достоверный пространственный тренд. Линейная регрессионная модель, в которой в качестве предикторов используются географические координаты, позволяет описать 74,08 % изменчивости RLQ-оси 1, при этом достоверным предиктором является только y -координата. Сильная детерминированность этой оси твердостью почвы по всему профилю позволяет идентифицировать её как общий уровень рекреационной нагрузки. Вдоль x -оси полигона проходит грунтовая пешеходная дорожка, которая и является источником интенсивного антропогенного воздействия. По мере удаления от дорожки рекреационная нагрузка снижается, что и является причиной возникновения градиента.

Для RLQ-оси 2 более адекватной моделью является регрессия второй степени, которая описывает 51,12 % вариации (модель первой степени описывает только 31,89 %). Такая модель свидетельствует о наличии зоны экстремума в пределах изучаемого полигона (в данном случае, минимума). Однако, монотонная зависимость не в полной мере отражает особенность



пространственного паттерна RLQ-оси 2, для которого характерна более тонкая пространственная организация.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Процедура RLQ-анализа позволяет оценить взаимосвязь трех важнейших характеристик почвенной экосистемы: эдафических факторов, видового разнообразия и его экоморфической структуры (Кунах и др., 2013). Экоморфы отражают особенности адаптации животных к различным аспектам биогеоценотического окружения (Жуков, 2009). В реалиях конкретного сообщества наблюдается сопряженная изменчивость экоморф, что открывает возможность дать объемную характеристику его экоморфической организации.

В пределах относительно однородного участка нами установлена четкая дифференциация животного населения на функциональные группировки. Реальность их существования подтверждается не только статистически, но, что особенно важно, содержательной интерпретацией взаимосвязи экоморфических маркеров группировок и индикаторов экологических свойств почвы как среды обитания. Варьирование свойств среды в пределах микросайтов приводит к перестройке экологической структуры животного населения почвы. Гетерогенность почвенного тела и мозаичность растительного покрова формируют паттерны пространственной организации животного населения почвы, которые индицируют ценотическую неоднородность мезопедобионтов, которая проявляет себя также на уровне гигроморф, топоморф, трофоценоморф и трофоморф.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что в изученном полигоне в пределах лесопаркового насаждения рекреация является ведущим фактором трансформации структуры животного населения почвы. Близость асфальтированной и грунтовой пешеходных дорожек является причиной возникновения экотонного эффекта. Экоморфы почвенных животных характеризуются различной толерантностью к антропогенному воздействию, что вызывает градиентную перестройку экологической структуры сообщества. Антропогенная динамика накладывается на естественную мозаичность структуры животного населения почвы.

В непосредственной близости к пешеходным дорожкам почвенное животное население представлено преимущественно подстилочными формами. Эта группировка не является целостной, так как представлена широким разнообразием прочих экоморф. Очевидно, значительная горизонтальная подвижность герпетобионтов является причиной заселения участков, которые постоянно испытывают рекреационную нагрузку. Собственно почвенные формы и норники избегают микростадий, твердость почвы в которых высока. По мере удаления от края, обозначенного пешеходными дорожками, рекреационная нагрузка снижается, а свойства

почвы возвращаются к уровню и характеру естественной variability. Также отмечается восстановление экологической структуры животного населения почвы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акимов М. П. Биоморфический метод изучения биоценозов / М. П. Акимов // Бюллетень московского о-ва исп. природы. – Т. LIX (3). – 1954. – С. 27–36.
- Акимов М. П. Биоценотическая рабочая схема жизненных форм – биоморф / М. П. Акимов // Науч. зап. Днепропетр. госун-та. Днепропетровск. – 1948. – С. 61–64.
- Акимов М. П. Сравнительный биоценотический анализ животного населения порожистой части Днепра и Днепровского водохранилища в первые годы его существования / М. П. Акимов, А. И. Берестов // Сборник работ биолог. ф-та. Науч. зап. – 1948. – Т. XXXII. – С. 161–176.
- Алеев Ю. Г. Экоморфология / Ю. Г. Алеев // К.: Наук. думка. – 1986. – С. 424.
- Апостолов Л. Г. Вредная энтомофауна лесных биогеоценозов юго-востока Украины / Л. Г. Апостолов // Автореф. дис. ... на соиск. уч. ст. докт. биол. наук. Харьков, – 1970. – 45 с.
- Бельгард А. Л. Лесная растительность юго-востока УССР / А. Л. Бельгард // Киев.: Изд-во КГУ, 1950. – 263 с.
- Бельгард А. Л. Степное лесоведение / А. Л. Бельгард // М.: Лесная промышленность, 1971. – 336 С.
- Жуков О. В. Екоморфичний аналіз консорцій ґрунтових тварин / О. В. Жуков // Д.: Вид-во «Свідлер А. Л.». – 2009. – 239 с.
- Жуков О. В. Екоморфи Бельгард–Акімова та екологічні матриці // Екологія та ноосферологія, 2010. – Т. 21, № 3–4. – С. 109–111.
- Жуков О. В. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Дощові черв'яки (Lumbricidae): моногр. / О. В. Жуков, О. Є. Пахомов, О. М. Кунах // Д.: Вид-во Дніпропетр. нац. ун-ту, 2007. – 371 с.
- Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных / Д. Н. Кашкаров // Л.: Учпедгиз., 1945. – 383 с.
- Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных / Д. Н. Кашкаров // М. Л.: Медгиз., 1938. – 602 с.
- Кашкаров Д. Н. Среда и общество (основы синэкологии) / Д. Н. Кашкаров // М.: Медгиз., 1933. – 244 с.
- Криволицкий Д. А. Жизненные формы и биологическое разнообразие животных / Д. А. Криволицкий // Бюл. Московского о-ва испытателей природы. Отд. Биол. – 1999. – Т. 104. Вып. 5. – С. 61–67.
- Кунах О. Н. Пространственное варьирование экоморфической структуры почвенной мезофауны урбазема / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология, химия». – 2013. – Том 26 (65), № 3. – С. 107-126.



Пахомов А. Е. Пространственная организация экологической ниши почвенной мезофауны урбозема / А. Е. Пахомов, О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. 2013. 21(1) – С. 51–57.

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.

Тарасов В. В. Флора Дніпропетровської та Запорізької областей. Судинні рослини. Біологоекологічна характеристика видів / В. В. Тарасов // Д.: Вид-во ДНУ, 2005. – 276 с.

Angermeier P. L. Local vs regional influences on local diversity in stream fish community of Virginia / P. L. Angermeier, M. R. Winston // Ecology. – 1998. – Vol. 79. – P. 911–927.

Austen D. J. Importance of the guild concept to fisheries research and management / D. J. Austen, P. B. Bayley, B. W. Menzel // Fisheries. – 1994. – Vol. 19. – P. 12–20.

Bernhardt-Romermann M. On the identification of the most suitable traits for plant functional trait analyses / M. Bernhardt-Romermann, C. Romermann, R. Nuske, A. Parth, S. Klotz, W. Schmidt, J. Stadler // Oikos. – 2008. – Vol. 117. – P. 1533–1541.

Brind'Amour A. Relationships between species feeding traits and environmental conditions in fish communities: A three-matrix approach / A. Brind'Amour, D. Boisclair, S. Dray and P. Legendre // Ecological Applications. – 2011. – Vol. 21 (2). – P. 363–377.

Doledec S. Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method / S. Doledec, D. Chessel, C.J.F. Ter Braak, S. Champely // Environ. Ecol. Stat. – 1996. – Vol. 3. – P. 143–166.

Doledec S. Niche separation in community analysis: a new method / S. Doledec, D. Chessel, C. Gimaret-Carpentier // Ecology. – 2000. – Vol. 81. – P. 2914–2927.

Dray S. Matching data sets from two different spatial samples / S. Dray, N. Pettorelli, D. Chessel // J. Veg. Sci. – 2002. – Vol. 13. – P. 867–874.

Friederichs K. Die Grundfragen und Gesetzmässigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, insbesondere der Entomologie / K. Friederichs // Berlin: Parey, 1930. – Bd. 1. – 417 S.; Bd. 2 – 463 S.

Gams H. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Bergiffsklarung und Methodik der Biocoenologie / H. Gams // Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zurich. – 1918. – № 63. – S. 293–493

McGill B.J. Rebuilding community ecology from functional traits / B.J. McGill, B.J. Enquist, E. Weiher, M. Westoby // Trends Ecol. Evol. – 2006. – Vol. 21. – P. 178–185.

Minden V. Plant-trait environment relationships in salt marshes: deviations from predictions by ecological concepts / V. Minden, S. Andratschke, J. Spalke, H. Timmermann, M. Kleyer // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. – 2012. – Vol. 14. – P. 183–192.

- Mouillot D.* Alternatives to taxonomic-based approaches to assess changes in transitional water communities / *D. Mouillot, S. Spatharis, S. Reizopoulou, T. Laugier, L. Sabetta, A. Basset, T. Do Chi* // *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. – 2006. – Vol. 16. – P. 469–482.
- Olden J. D.* A comparison of statistical approaches for modelling fish species distributions / *J. D. Olden, D. A. Jackson* // *Freshwater Biology*. – 2002. – Vol. 47. – P. 1976–1995.
- Pennisi, B.V.* 3 ways to measure medium EC / *B. V. Pennisi, M. van Iersel* // *GMPPro*. – 2002. – Vol. 22(1). – P. 46–48.
- Santoul F.* Spatial patterns of the biological traits of freshwater fish communities in south-west France / *F. Santoul, J. Cayrou, S. Mastrotillo, R. Cereghino* // *Journal of Fish Biology*. – 2005. – Vol. 66. – P.301-314.
- The R Foundation for Statistical Computing* – 2010. R Version 2.12.1.
- Thuiller W.* Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for *Leucadendron* taxa / *W. Thuiller, S. Lavorel, G. Midgley, S. Lavergne, T. Rebelo* // *Ecology*. – 2004. – Vol. 85. – P. 1688–1699.
- Tonn W. M.* Intercontinental 1 comparison of small-lake fish assemblages: the balance between local and regional processes / *W. M. Tonn, J. J. Magnuson, M. Rask, J. Toivonen* // *The American Naturalist*. – 1990. – Vol.136. – P. 345–375.
- Zobel M.* The relative role of species pools in determining plant species richness: alternative explanation of species coexistence? / *M. Zobel* // *Trends in Ecology and Evolution*. – 1997. – Vol. 12. – P. 266–269.

REFERENCES

- Akimov, M.P. (1954). Biomorphological method of studying of biocoenosis. Bulletin of Naturalists Society. LIX(3), 27-36.
- Akimov, M.P. (1948). Biocoenosis working scheme of life forms – biomes. Sci. Reports Dnipropetrovsk. State University, 1, 61-64.
- Akimov, M.P., Berestov, A.I. (1948). Comparative biocenotic analysis of animal population in the Dnieper river and Dnieper reservoir in the first years of its existence. Collection of Biological Papers, Dnepropetrovsk State University. XXXII, 161-176.



- Aleyev, Y.G. (1986). Ecomorphology. Kiev: Naukova Dumka.
- Aposolov, L.G. (1970). Harmful entomofauna of forest ecosystems of South-East part of Ukraine. Thesis of Doctoral Dissertation. Kharkiv.
- Belgard, A.L. (1950). Forest vegetation of South-East part of the USSR. Kiev: Keiv State University.
- Belgard, A.L. Steppe Forestry. Moscow: Forest Industry.
- Kashkarov, D.N. (1945). Fundamentals of Animal Ecology. Leningrad: Uchpedgiz.
- Kashkarov, D.N. (1938). Fundamentals of Animal Ecology. Moscow-Leningrad: Medgiz.
- Kashkarov, D.N. (1933). Environment and Society (basic sinecology). Moscow: Medgiz.
- Krivolutskiy, D.A. (1999). Life forms and biological diversity of animals. Bulletin of Moscow Naturalists Society. 104(5), 61-67.
- Kunakh, O.N., Zhukov, A.V., Baljuk, Yu.A. (2013). Spatial variation in the ecomorphological structure of macrofauna of industrial soils. Proceedings Vernadsky Tavrian National University. Series Biology. Chemistry. 26(65), 107-126.
- Pakhomov, A.E., Kunakh, O.N., Zhukov, A.V., Baljuk, Yu.A. (2013). Spatial organization of the ecological niche of macrofauna of industrial soils. Bulletin of Dnipropetrovsk University. Biology. Ecology. 21(1), 51-57.

- Pokarzhevskiy, A.D., Gongalskiy, K.B., Zaytcev, A.S., & Savin, F.A. (2007). Spatial ecology of soil animals. Moscow: Society of Scientific Editions KMK.
- Zhukov, O.V. (2009). Ecomorph analysis of soil animals. Dnepropetrovsk: A.L. Svidler Publishing.
- Zhukov, O.V. (2010). Ecomorphes of Belgard-Akimov and ecological matrixes. Ecology and Noospherology. 21(3-4), 109–111.
- Zhukov, O.V., Pakhomov, O.Ye., Kunakh, O.M. (2007). Biodiversity of Ukraine. Dnepropetrovsk region. Earthworms (Lumbricidae). Dnepropetrovsk: Dnepropetrovsk National University Press.
- Tarasov, V.V. (2005). Flora of Dnepropetrovsk and Zaporozhye regions. Biological and ecological characteristics of the species. Dnepropetrovsk: Dnepropetrovsk National University Press.
- Angermeier, P. L., Wilson, M.R. (1998). Local vs regional influences on local diversity in stream fish community of Virginia. Ecology. 79, 911–927.
- Austen, D.J., Bayley, P.B., Menzel, B.W. (1994). Importance of the guild concept to fisheries research and management. Fisheries. 19, 12-20.
- Bernhardt-Romermann, M., Romermann, C., Nuske, R., Parth, A., Klotz, S., Schmidt, W., Stadler, J, (2008). On the identification of the most suitable traits for plant functional trait analyses. Oikos. 117, 1533–1541.



- Brind'Amour, A., Boisclair, D., Dray, S., Legendre, P. (2011). Relationships between species feeding traits and environmental conditions in fish communities: A three-matrix approach. *Ecological Applications*. 21(2), 363–377.
- Doledec, S., Chessel, D., Ter Braak, C.J.F., Champely, S. (1996). Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environ. Ecol. Stat.* 3, 143–166.
- Doledec, S., Chessel, D., Gimaret-Carpentier, C. (2000). Niche separation in community analysis: a new method. *Ecology*. 81, 2914–2927.
- Dray, S., Pettorelli, N., Chessel, D. (2002). Matching data sets from two different spatial samples. *J. Veg. Sci.* 13, 867–874.
- Friederichs, K. (1930). *Die Grundfragen und Gesetzmässigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, insbesondere der Entomologie*. Berlin: Parey.
- Gams, H. (1918). *Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Bergiffsklarung und Methodik der Biocoenologie*. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zurich. 63, 293–493
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends Ecol. Evol.* 21, 178–185.
- Minden, V., Andratschke, S., Spalke, J., Timmermann, H., Kleyer, M. (2012). Plant-trait environment relationships in salt marshes: deviations from predictions by ecological concepts. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 14, 183–192.

- Mouillot, D., Spatharis, S., Reizopoulou, S., Laugier, T., Sabetta, L., Basset, A., Do Chi, T. (2006). Alternatives to taxonomic-based approaches to assess changes in transitional water communities. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 16, 469–482.
- Olden, J.D., Jackson, D.A. (2002). A comparison of statistical approaches for modelling fish species distributions. *Freshwater Biology*. 47, 1976–1995.
- Pennisi, B.V., van Iersel, M. (2002). 3 ways to measure medium EC. *GMPro*. 22(1), 46–48.
- Santoul, F., Cayrou, J., Mastrorillo, S., Cereghino, R. (2005). Spatial patterns of the biological traits of freshwater fish communities in south-west France. *Journal of Fish Biology*. 66, 301–314.
- The R Foundation for Statistical Computing. (2010). R Version 2.12.1.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Midgley, G., Lavergne, S., Rebelo, T. (2004). Relating plant traits and species distributions along bioclimatic gradients for *Leucadendron* taxa. *Ecology*. 85, 1688–1699.
- Tonn, W.M., Magnuson, J.J., Rask, M., Toivonen, J. (1990). Intercontinental comparison of small-lake fish assemblages: the balance between local and regional processes. *The American Naturalist*. 136, 345–375.
- Zobel, M. (1997). The relative role of species pools in determining plant species richness: alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology and Evolution*. 12, 266–269.



Поступила в редакцію 29.11.2013

Как цитировать:

Кунах, О.Н., Жуков, А.В., Балюк, Ю.А. (2013). Пространственная организация сообщества почвенных мезопедобионтов в условиях рекреационной нагрузки в лесопарковом насаждении. *Биологический вестник Мелитопольского государственного педагогического университета имени Богдана Хмельницкого*, 3 (3), 287-316. **crossref** [http://dx.doi.org/10.7905/bbmspu.v0i3\(6\).544](http://dx.doi.org/10.7905/bbmspu.v0i3(6).544)

© Кунах, Жуков, Балюк, 2013