

Педотурбационная активность слепышей (*Spalax microphthalmus*) как фактор пространственной организации сообществ герпетобионтных пауков (*Aranei*)

А.В. Жуков, доктор биологических наук

О.Н. Кунах, Е.В. Прокопенко, кандидаты биологических наук

Т.М. Коновалова, аспирант

Днепропетровский госагроуниверситет–Днепропетровский национальный университет им. Олеса Гончара–Донецкий национальный университет

*Установлено, що педотурбаційна активність значно впливає на екологічну структуру угруповання павуків. Поблизу пориїв чисельність і різноманіття угруповань павуків знижується. Ординація угруповання павуків показала, що найтолерантнішими до педотурбаційної активності є павуки *Meioneta rurestris* і *Harpactea azovensis*. РСНМ-аналіз підтвердив, що угруповання павуків демонструє закономірні просторові структури.*

Часть почвенного покрова, которая испытывает на себе влияние почвенных ходов и напочвенных выбросов роющих млекопитающих, предложено обозначить как фодересферу [3]. Очевидно, что экологическое пространство фодересферы не ограничивается рамками системы ходов и пороев землероев. Масштаб фодересферы определяется длительным периодом затухания последствий активного воздействия, которым является педотурбационная деятельность почвенных млекопитающих. Показан комплексный характер влияния роющей активности слепышей (*Spalax microphthalmus*) на электропроводность, целлюлозолитическую активность и твердость почвы, структуру сообществ почвенной мезофауны [3–7].

Пространственные структуры, наблюдаемые в экологических сообществах, могут возникать как результат двух независимых процессов [13]. Факторы окружающей среды, влияющие на распределение видов, обычно пространственно структурированы, поэтому сообщества имеют также пространственную структуру. Такая структура называется индуцированной пространственной зависимостью [12]. Пространственная автокорреляция может возникать непосредственно на уровне сообщества как результат таких процессов, как рост, дифференциальная смертность, распространение семян, конкурентная динамика. В большинстве случаев пространственная гетерогенность сообществ является результатом этих двух типов пространственной зависимости. Разделение вариации может быть использовано для выяснения важности этих источников пространственной структуры [11].

Пространственная компонента изменчивости может быть описана с помощью полиномиальных функций от пространственных координат [1, 15]. Однако использование трендовых поверхностей имеет ряд недостатков, что

существенно ограничивает возможность их широкого использования [12]. Альтернативой анализу трендовых поверхностей предложен метод главных координат матриц соседства (*principal coordinates of neighbour matrices* – PCNM) [11, 12]. При этом методе на основании матрицы мер расстояний между изучаемыми объектами генерируется множество пространственных паттернов, которые используются как пространственные предикторы в регрессионном анализе или канонических анализах [12].

Целью работы является выявить характер пространственной организации многовидового сообщества герпетобионтных пауков (*Aranei*) степной целины и проверить гипотезу о структурирующем воздействии педотурбационной активности слепышей на комплекс пауков в экологическом и пространственном аспектах.

Материал и методы исследования. Эколого-фаунистический аспект полученных результатов изложен в работе Е.В. Прокопенко и А.В. Жукова [8], в которой приведены полные латинские названия видов пауков.

Материал собран на участке степной целины байрака Яцев Яр (48°19' с.ш., 35°11' в.д., окрестности с. Первое Мая, Днепропетровский р-н). Участок был разделен на 100 соприкасающихся ячеек размером 1 м, стороны образовавшегося квадрата были ориентированы по направлениям восток–запад и север–юг. По углам ячеек установлены почвенные ловушки Барбера (стеклянные банки емкостью 0,5 л, в качестве фиксатора использовался 1%-ный формалин): по 11 в направлении восток–запад и по 10 – в направлении север–юг. Всего экспонировалось 110 ловушек в период с 4 по 24 мая 2010 г. Общая экспозиция составила 2200 ловушко-суток. Поскольку был использован только один метод сбора, дальнейший анализ будет касаться исключительно населения пауков герпетобия. Всего было собрано 585 экз. пауков (503 из них – половозрелые).

В работе приняты следующие сокращения названий видов пауков: *Harpactea rubicunda* – Har_rub; *Harpactea azovensis* – Har_azo; *Harpactea juv.* – Har_juv; *Meioneta rurestris* – Mei_rur; *Microlinyphia pusilla* – Mic_pus; *Linyphiidae juv.* – Lin_juv.; *Alopecosa cursor* – Alo_cur; *Alopecosa pulverulenta* – Alo_pul; *Alopecosa taeniopus* – Alo_tae; *Pardosa alacris* – Par_ala; *Pardosa agrestis* – Par_agr; *Trochosa ruricola* – Tro_rur; *Trochosa terricola* – Tro_ter; *Xerolycosa miniata* – Xer_min; *Lycosidae juv.* – Lyc_juv.; *Pisaura mirabilis* – Pis_mir; *Tegenaria lapicidinarum* – Teg_lap; *Lathys stigmatisata* – Lat_sti; *Lathys juv.* – Lat_juv; *Agroeca cuprea* – Agr_cup; *Phrurolithus festivus* – Phr_fes; *Cheiracanthium erraticum* – Che_err; *Miturgidae juv.* – Mit_juv; *Drassodes pubescens* – Dra_pub; *Drassylus praeficus* – Dra_pra; *Drassyllus pumilus* – Dra_pum; *Drassyllus pusillus* – Dra_pus; *Drassyllus vinealis* – Dra_vin; *Gnaphosa dolosa* – Gna_dol; *Gnaphosa lucifuga* – Gna_luc; *Gnaphosa licenti* – Gna_lic; *Haplodrassus bohemicus* – Hap_boh; *Haplodrassus kulczynskii* – Hap_kul; *Haplodrassus signifer* – Hap_sig; *Poecilochroa variana* – Poe_var; *Zelotes electus* – Zel_ele; *Zelotes gracilis* – Zel_gra; *Gnaphosidae juv.* – Gna_juv.; *Micrommata virescens* – Mic_vir; *Thanatus arenarius* – Tha_are; *Thanatus juv.* – Tha_juv; *Ozyptila scabricula* – Ozy_sca; *Xysticus cristatus* – Xys_cri; *Xysticus kochi* –

Xys_koc; *Xysticus striatipes* – Xys_str; *Thomisidae juv* – Tho_juv; *Asianellus festivus* – Asi_fes; *Heliophanus flavipes* – Hel_fla; *Pellenes tripunctatus* – Pel_tri; *Philaeus chrysops* – Phi_chr; *Phlegra bicognata* – Phl_bic; *Sitticus penicillatus* – Sit_pen; *Salticidae juv.* – Sal_juv.

Разнообразие сообщества пауков оценено с помощью индекса разнообразия Шеннона:

$$H = -\sum_{i=1}^N p_i \cdot \log_2 p_i,$$

где p_i – доля i -го вида в сообществе; N – общее число видов.

В пределах экспериментального полигона было зафиксировано расположение пороев. На карту нанесены центры пороев, а также измерены диаметр и высота пороев, что позволило вычислить объем почвенной массы, вынесенной на поверхность почвы слепышами [4].

Твердость почв измеряли в полевых условиях с помощью ручного пенетрометра Eijkelkamp на глубину до 50 см с интервалом 5 см. Средняя погрешность результатов измерений прибора составляет $\pm 8\%$. Для измерения использовали конус с поперечным сечением 1 см^2 . В пределах каждой ячейки твердость почвы измеряли в однократной повторности.

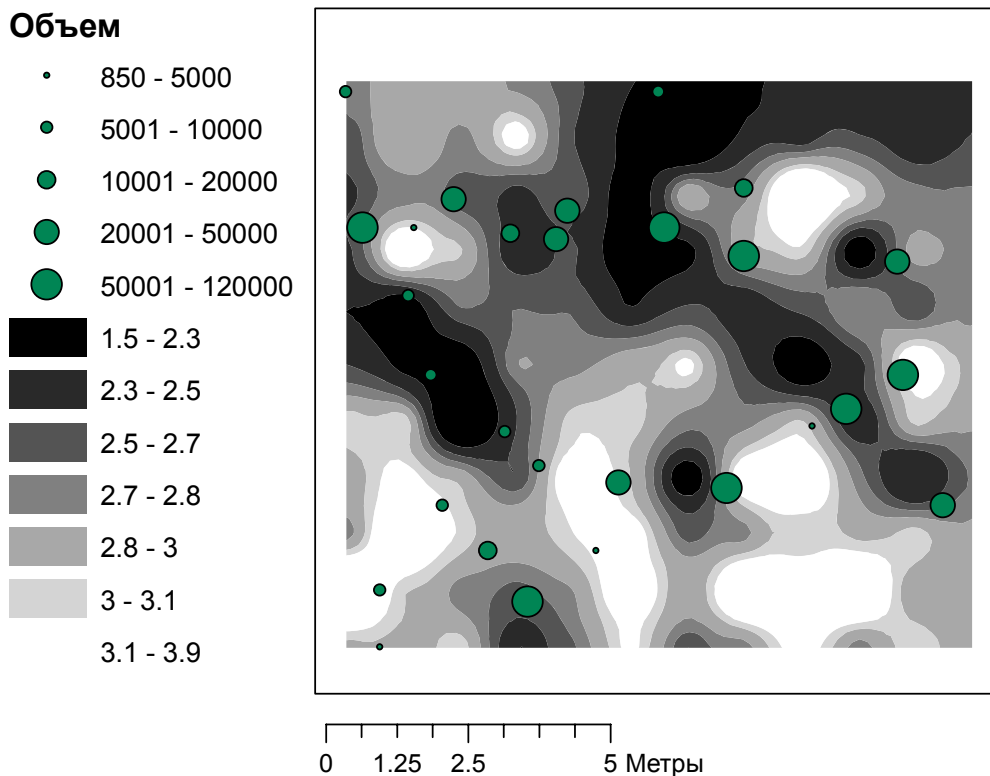


Рис. 1. Расположение пороев слепышей и пространственная изменчивость разнообразия сообщества пауков на степном участке. Радиус кругов, которые обозначают порою, пропорционален объему выброса (см^3). Разнообразие – индекс Шеннона, бит/экз.

Электропроводность почвы *in situ* измерена с помощью сенсора HI 76305 (Hanna Instruments, Woodsocket, R.I.), который 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 $1 \text{ дС/м} = 155 \text{ мг/л}$.

Трофическую активность почвенных животных определяли с помощью метода приманочных пластинок (*bait-lamina test*), предложенного Э. Тёрне [14].

Содержание гумуса определено по методу Тюрина.

Агрегатную структуру почвы определяли с помощью сухого просеивания в системе сит [1]. Было установлено соотношение веса (% от суммарного количества) таких фракций, как агрегаты размером менее 0,25, 0,25–0,5, 0,5–1, 1–3, 3–5, 5–7, 7–10 и более 10 мм.

В каждой ячейке полигона определяли общее проективное покрытие травостоя по визуальной шкале с градациями 0, 10, ..., 90, 100 % [2].

Статистические расчеты проведены с помощью программы Statistica 7.0, двумерное картографирование и оценка геостатистических показателей – с использованием программы Surfer 8.0.

Результаты исследований и их обобщение. Плотность пороев на исследуемом участке составляет $0,26 \text{ экз./м}^2$. Объем выброшенного на поверхность почвы в виде пороев материала составляет $6907,19 \text{ см}^3/\text{м}^2$.

Анализ рис. 1 позволяет предположить, что между разнообразием сообщества пауков и педотурбационной активностью слепышей существует связь: высокая плотность пороев приводит к снижению разнообразия животного населения герпетобионтных пауков. Корреляционный анализ подтвердил это предположение (рис. 2).

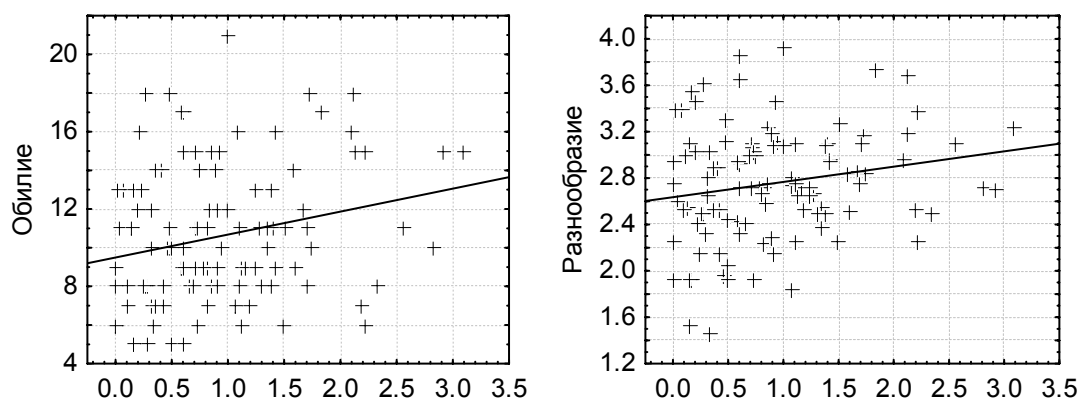


Рис. 2. Взаимосвязь между дистанцией от центроида порога (ось абсцисс, м) и обилием (слева, динамическая плотность, экз./20 ловушко-суток) и разнообразием (индекс Шеннона, бит/экз.)

Как разнообразие, так и обилие сообществ пауков, позитивно коррелируют с дистанцией от центроида пороев ($r = 0,23$; $p = 0,02$ и $r = 0,19$; $p = 0,04$ соответственно). Это свидетельствует о том, что зона пороев представляет собой специфическую среду обитания, к условиям которой могут

приспособиться не все виды пауков, представленные в изучаемом степном участке.

Многомерный факторный анализ (результаты после варимакс-вращения) позволил выявить структуру характеристик экологического пространства сообщества пауков (табл. 1).

1. Факторный анализ экологических свойств полигона (представлены факторные нагрузки, превышающие 0,3 по модулю)

Экологическое свойство	Фактор					
	1	2	3	4	5	6
Бейт-ламينا тест						0,77
Активность, %/10 суток			0,70			
ЕС			0,86			
Покрытие, %			-0,68			
Объем выбросов, м ³		-0,42	0,48			0,48
Дистранция			-0,55			-0,64
Гумус, %			-0,70			-0,41
Твердость почвы на глубине, МПа						
0–5 см					0,84	
5–10 см	0,39				0,81	
10–15 см	0,64				0,53	
15–20 см	0,74				0,34	
20–25 см	0,90					
25–30 см	0,94					
30–35 см	0,96					
35–40 см	0,94					
40–45 см	0,89					
45–50 см	0,83					
Агрегатная структура почвы на глубине 0–10 см						
>10 мм		0,71		-0,55		
7–10 мм		0,80				
5–7 мм		0,79		0,35		
3–5 мм				0,88		
2–3 мм		-0,60		0,51		
1–2 мм		-0,87				
0,5–1 мм		-0,88				
0,25–0,5 мм		-0,92				
<0,25 мм		-0,92				
Объясненная вариабельность	6,23	5,80	2,97	1,64	1,93	1,76
Доля от суммы	0,24	0,22	0,11	0,06	0,07	0,07

Можно выделить 6 факторов, собственные числа которых превышают 1. Фактор 1 описывает твердость почвенного покрова; фактор 2 – изменчивость

агрегатной структуры почвы, которая возникает в связи с педотурбационной активностью слепышей; фактор 3 отражает эффекты педотурбационной активности: снижение проективного покрытия растительности и увеличение электропроводности и целлюлозолитической активности почвы; фактор 4 – соотношение глыбистой (>10 мм) и части агрономически ценной (2–7 мм) агрегатных фракций; фактор 5 – вариабельность твердости почвы на глубине 0–20 см; фактор 6 – увеличение трофической активности почвенных животных и снижение содержания гумуса в почве выбросов слепышей.

Необходимо отметить также, что факторы являются величинами, у которых минимизировано негативное влияние мультиколлинеарности, т.к. приведенное факторное решение является результатом косоугольного варимакс-вращения, то факторы не являются ортогональными.

Ординация сообщества пауков с помощью анализа соответствий позволила выявить структуру сообщества и ведущие структурообразующие факторы (рис. 3). К их числу относятся факторы 1, 4 и 6, которые маркируют различные аспекты педотурбационного влияния слепышей на почвенный покров и растительность. Как видно из ординационной диаграммы, только 11 видов пауков из 52, обнаруженных на участке, проявляют некоторую степень толерантности к почвенным выбросам слепышей. Наиболее толерантными к педотурбационной активности являются *Meioneta rurestris* и *Harpactea azovensis*.

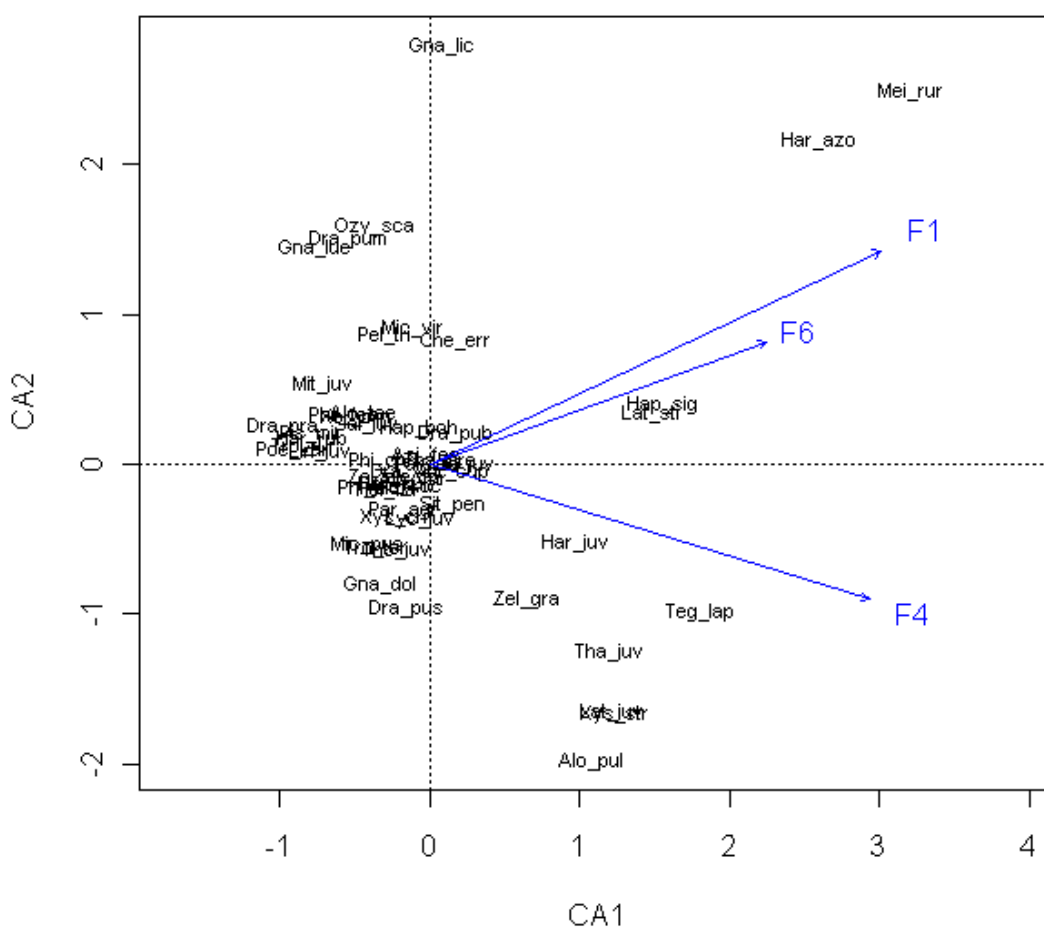


Рис. 3. Анализ соответствий сообщества пауков степного участка (факторы, p -уровень достоверности влияния которых на структуру сообщества менее 0,05)

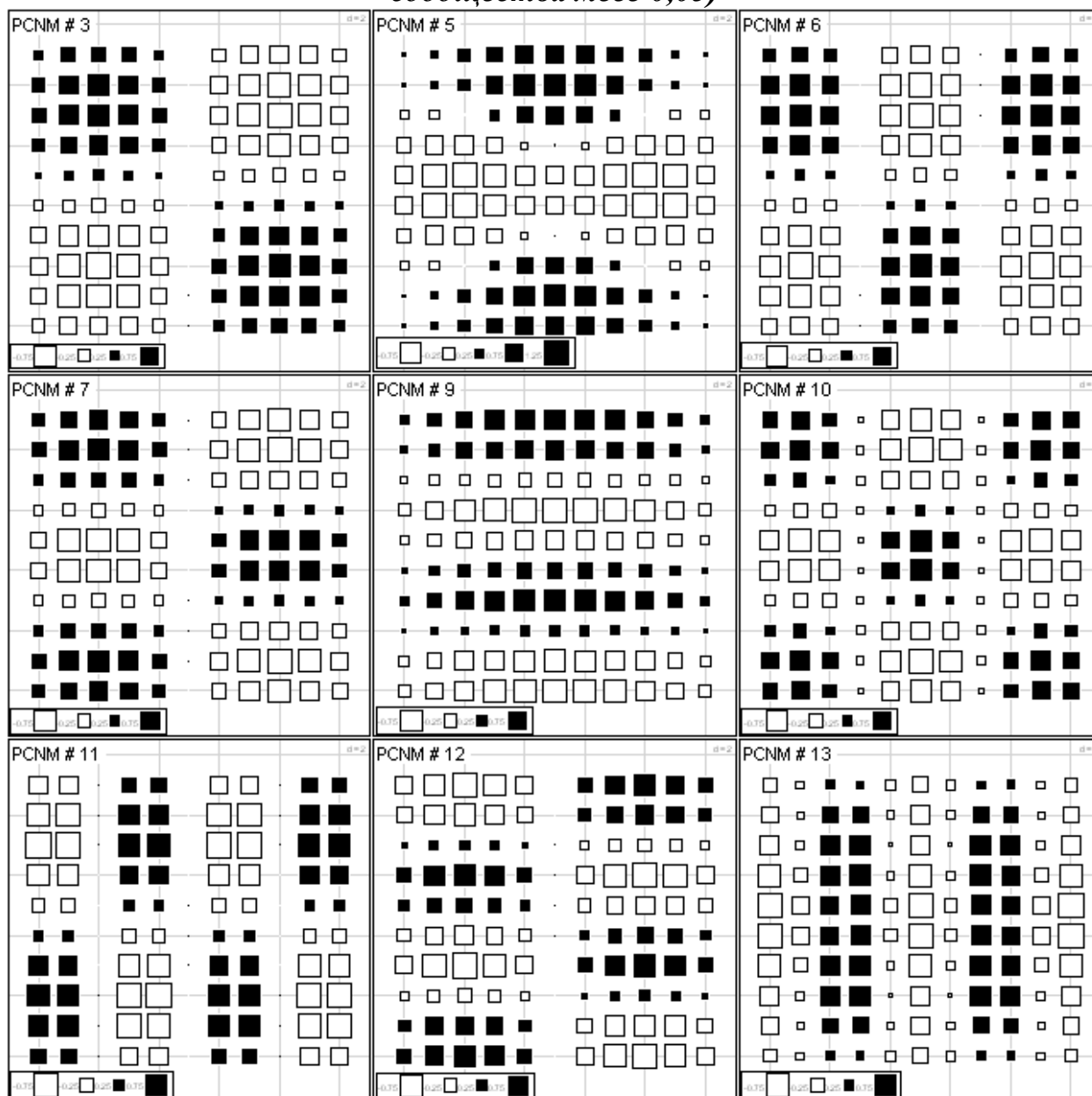


Рис. 4. PCNM-переменные 3, 5–7, 9–13

При PCNM-анализе создаются пространственные переменные, которые отражают структурные особенности расположения изучаемых объектов на различных масштабных уровнях. PCNM-переменные ранжированы в порядке увеличения частот пространственных паттернов, которые они описывают. Эти переменные тестируются на предмет статистической значимости для описания пространственного размещения сообщества животных, что даёт возможность выделить несколько наиболее важных PCNM-переменных. В нашем случае это 24 переменных: 3, 5–7, 9–13, 15, 17, 18, 21, 22, 24, 25, 32, 34, 38, 40, 43, 48, 53, 54 (рис. 4). Значимые PCNM-переменные можно использовать в анализе соответствий с данными о видовом составе и численности сообщества пауков,

что позволит выявить наиболее существенные паттерны пространственной изменчивости комплекса пауков (рис. 5).

С помощью регрессионного анализа можно установить связь между каноническими осями, которые отражают наиболее характерные паттерны пространственной изменчивости сообщества пауков и экологических условий, которые выражаются в интегральной форме с помощью факторных весов, полученных в результате многомерного факторного анализа (табл. 2).

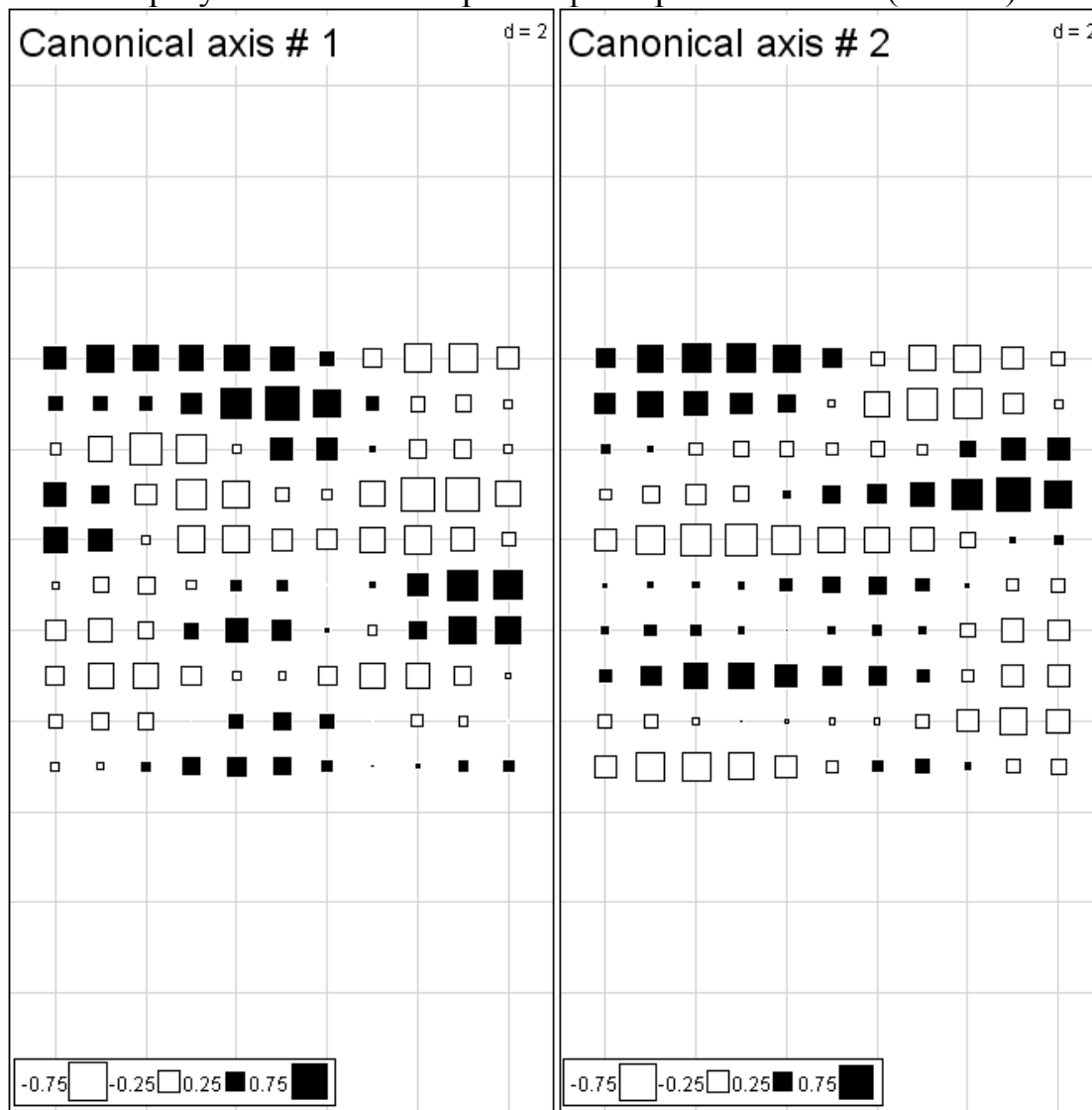


Рис. 5. Пространственное размещение канонических осей

2. Регрессионный анализ зависимости канонических осей от экологических факторов

Переменные	CA1, $R^2=0,14$		CA2, $R^2=0,21$	
	коэффициент	p -уровень	коэффициент	p -уровень
F1	0,01	0,21	-0,03	0,00
F2	-0,01	0,20	-0,01	0,21
F3	-0,01	0,62	0,03	0,01
F4	0,02	0,15	-0,02	0,04

F5	-0,01	0,18	0,02	0,05
F6	0,03*	0,00	-0,01	0,59
*Жирным шрифтом отмечены значимые регрессионные коэффициенты				

Каноническая ось 1 статистически достоверно зависит от фактора 6 (дистанция от выбросов, трофическая активность почвенных животных, снижение количества гумуса в почве в результате выбросов на поверхность почвы из менее гумусированных почвенных горизонтов). Каноническая ось 2 испытывает влияние комплекса факторов – 1, 3–5.

Выводы

1. Педотурбационная активность слепышей является важным фактором, который влияет на экологическую структуру сообщества пауков. Вблизи пороев обилие и разнообразие сообщества пауков снижается. Наиболее толерантными к педотурбационной активности являются пауки *Meioneta rurestris* и *Harpactea azovensis*.

2. Сообщество пауков демонстрирует закономерные пространственные структуры, которые выявлены с помощью PCNM-анализа.

3. Изменения почвенного и растительного покрова в результате роющей деятельности слепышей приводят к структурированию пространственной организации сообществ герпетобионтных пауков.

Библиография

1. Вадюнина А.Ф. Методы исследования физических свойств почв / А.Ф. Вадюнина, З.А. Корчагина. – М. : Агропромиздат, 1986. – 416 с.
2. Воронов А.Г. Геоботаника / А.Г. Воронов. – М. : Высшая школа, 1973. – 384 с.
3. Жуков А.В. Фодересфера слепышей (*Spalax microphthalmus*) / А.В. Жуков, О.Н. Кунах, Т.П. Коновалова // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона. – Донецк : ДонНУ, 2010. – Вып. 10, № 1 – С. 105–123.
4. Коновалова Т.М. Оценка педотурбационной активности слепыша на участке рекультивации земель, нарушенных горнодобывающей промышленностью / Т.М. Коновалова // Вісник Дніпропетровського державного аграрного університету. – 2010. – № 2. – С. 30–33.
5. Кунах О.Н. Влияние педотурбационной активности слепыша (*Spalax microphthalmus*) на целлюлозолитическую активность и электрическую проводимость почвы / О.Н. Кунах, Т.М. Коновалова, Е.В. Прокопенко // Вісник Донецького національного університету. Сер. А: Природничі науки. – 2011. – № 11. – С. 151–155
6. Пахомов А.Е. ГИС-подход для оценки изменчивости электропроводности почвы под влиянием педотурбационной активности слепыша (*Spalax microphthalmus*) / А.Е. Пахомов, Т.М. Коновалова, А.В. Жуков // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2010. – Вип. 18, т. 1. – С. 58–66.

7. Пространственная организация системы пороев слепыша *Spalax microphthalmus* / А.Е. Пахомов, О.Н. Кунах, Т.М. Коновалова, А.В. Жуков // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2010. – Вып. 2(21). – С. 106–117.
8. Прокопенко О.В. Структура населения пауков (*Aranei*) степової цілини в урочищі Яцев Яр (Дніпропетровська область) / О.В. Прокопенко, О.В. Жуков // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона. – Донецк: ДонНУ, 2010. – Вып. 10, № 1 – С. 151–157.
9. Borcard D. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices / D. Borcard, P. Legendre // Ecological Modelling. – 2002. – Vol. 153. – P. 51–68.
10. Borcard D. Environmental control and spatial structure in ecological communities: an example using oribatid mites (Acari, Oribatei) / D. Borcard, P. Legendre // Environmental and Ecological Statistics. – 1994. – Vol. 1. – P. 37–61.
11. Borcard D. Partialling out the spatial component of ecological variation / D. Borcard, P. Legendre, P. Drapeau // Ecology. – 1992. – Vol. 73. – P. 1045–1055.
12. Dray S. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbours matrices (PCNM) / S. Dray, P. Legendre, P. Peres-Neto // Ecological Modelling. – 2006. – Vol. 196. – P. 483–493.
13. Legendre P. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? / P. Legendre // Ecology. – 1993. – Vol. 74. – P. 1659–1673.
14. Törne E. Assessing feeding activities of soil-living animals. I. Bait-lamina-tests / E. Törne // Pedobiologia. – 1990. – Vol. 34. – P. 89–101.
15. Wartenberg D. Canonical trend surface analysis: a method for describing geographic pattern / D. Wartenberg // Syst. Zool. – 1985. – Vol. 34. – P. 259–279.