



УДК 574.21+574.476

## Функциональная структура сообщества мезопедобионтов дерново-борово́й почвы арены р. Днепр

О.В. Жуков, О.Н. Кунах, В.А. Новикова

*Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара, Днепропетровск, Украина*

Выявлены функциональные группы почвенных животных дерново-борово́й почвы (арена р. Днепр в пределах природного заповедника «Днепровско-Орельский») на основе кластерного анализа RLQ-осей, полученных как результат взаимодействия матрицы сообщества, матрицы эдафических параметров и матрицы экоморф почвенных животных. Количественный учет почвенной мезофауны позволил установить, что сообщество животных – обитателей дерново-борово́й почвы характеризуется численностью  $68,9 \pm 14,6$  экз./м<sup>2</sup> и представлено 20 видами, 8 форм определены до уровня рода, семейства или отряда. Два вида представлены личиночной и имагинальными фазами (*Anatolica eremita* (Steven, 1829) и *Calathus ambiguus* (Paykull, 1790)). Учет животных альтернативными способами позволил расширить список до 38 видов либо форм видового уровня. Уровень численности и разнообразия для дерново-борово́й почвы на арене является не высоким, если сравнивать с другими типами почв арены р. Днепр. Этот результат подтверждается упрощенной экологической структурой сообщества. Преобладающий экологический облик сообщества можно охарактеризовать как степной, ксерофильный, олиготрофоценоморфичный. В топоморфической структуре отсутствуют норники, а в трофоморфической – сапрофаги. Только дополнительные сборы альтернативными методами позволили установить в сообществе наличие сапрофагов и норников. Последняя экологическая группа представлена чесночницей обыкновенной. Фороморфическая структура сообщества отличается наибольшим разнообразием. В ней соразмерно представлены различные стратегии перемещения животных в почве.

*Ключевые слова:* почвенные животные; ординация; RLQ-анализ; экоморфы; твердость почвы

## The functional organisation of the mesopedobionts community of sod pinewood soils on arena of the river Dnepr

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

*Oles Honchar Dnipropetrovsk National University, Dnipropetrovsk, Ukraine*

We revealed the functional groups of the animals of sod pinewood soils (arena of the river Dnepr in the "Dneprovsko-Orelysky" Nature Reserve) on the basis of cluster analysis of the RLQ-axes received as result of interaction of matrix of community, matrix of edaphic parameters and matrix of ecomorphs of soil animals. The quantitative account of soil mesofauna has allowed us to establish that the community of animals inhabiting sod pinewood soils is represented by 20 species at a density of  $68.9 \pm 14.6$  ind./m<sup>2</sup>, 8 forms were identified at the level of genus, family or order. Two species were represented by their larval and imago phases (*Anatolica eremita* (Steven, 1829) and *Calathus ambiguus* (Paykull, 1790)). A count of animals conducted in an alternative way has allowed us to expand the list to 38 species or forms at species level. The level of abundance and diversity for sod pinewood soils on the arena is not high compared with other types of soils of the arena of the river Dnepr. This result shows that the community has a simplified ecological structure. The prevailing ecological structure of the community can be characterised as steppe, xerophilous, oligotrophocoenomorphous. Anecic animals are absent from the topomorphic structure and saprophagous animals absent from the trophic structure. Only additional collection by alternative methods has allowed us to establish the presence in the community of saprophagous and anecic animals. The latter ecological group is represented by the extremely mobile vertebrate species *Pelobates fuscus*. The foromorphous structure of the community differs by its great variety. In this structure various strategies of animals' movement through the soil are proportionately represented. On the one hand, we see various ways of movement of herpetobiont animals, mainly insect imagoes, which as a whole differ in their considerable migratory potential. This circumstance staticizes the historical reasons for the formation of the studied community. On the other hand, in the community there are various strategies of move-

ment in the soil that allow us to assume or determine the reasons or causes of structurization of an ecological niche. Environmental factors are described by two groups of indicators, edaphic properties and values of phytoindicator scales. The mesopedobionts community structure is presented as a classical matrix of species/sampling points. The ecology of communities is principally focused not on taxonomic features but on biological properties (traits) of species. Such features can act on ecomorphs of soil animals. The direct functional analysis of relationship of biological properties of species with variables of environment by means of data on the abundance of species demands association of three matrixes of data. Such problem can be tackled by means of the RLQ-analysis. A key aspect of structurization of communities of soil mesofauna is differentiation in trophic traits. The organisation of a community of soil animals in an ecological space set by axes RLQ can be displayed in the form of a natural variation of RLQ-axes in geographical space. Everything in the RLQ is represented, as follows from the mathematical nature of this generalisation, an independent aspect of the coordinated variation of structure of a community of soil animals, properties of environment and ecomorphic features of mesopedobionts.

*Keywords:* soil animals; ordination; RLQ-analysis; ecomorphs; soil penetration resistance

## Введение

Экологические процессы определяются воздействиями на различных масштабных уровнях, которые находятся в диапазоне от локального до глобального (Legendre, 1993). В естественных сообществах наблюдаемые пространственные паттерны являются результатом действия факторов окружающей среды и определяются биологическими или историческими причинами (Dray et al., 2006; Shtirts, 2015). Действие этих причин не является взаимоисключающим, а скорее является комплементарным (Jiménez et al., 2014). Существование пространственных структур сообществ видов предполагает действие, по меньшей мере, одного из структурирующих факторов. К числу таких факторов можно отнести пространственно распределенные факторы среды, которые приводят к структурированию сообщества в соответствии с теорией экологической ниши (Hutchinson, 1957, 1965). Виды группируются на некоторых пространственных уровнях в результате межвидовых взаимодействий (Schoener, 1974; Wilson and Habiba, 1995; Belyea and Lancaster, 1999). Межвидовые взаимодействия могут привести к двум противоположным типам динамики. Сильные взаимодействия могут сделать сообщество либо детерминистским, либо исторически обусловленным (Chase, 2003). Исторические обстоятельства в соответствии с теорией нейтральности (Ellwood et al., 2009), или стохастические вариации в истории появления видов в сообществе (Drake, 1990; Weslien et al., 2011) могут оказать существенное влияние на сообщество. Однако идиосинкратичность исторических эффектов представляет значительное препятствие для предсказания динамики экосистемных функций (Fukami et al., 2010). Очень важно оценить, вклад какого из процессов является наибольшим, особенно с учетом того, что исторические процессы и история перемещения видов в данный момент времени не наблюдаемы (Fukami, 2010; Konovalova et al., 2010; Kulbachko et al., 2011; Jiménez et al., 2014). Решение этой проблемы может находиться в исследовании пространственных масштабов, в пределах которых имеет значение история формирования комплексов живых организмов (Baljuk et al., 2014). В соответствии с детерминистской точкой зрения, условия окружающей среды определяют то, какой из видов регионального пула останется в сообществе в результате видовых взаимодействий. В этом случае история иммиграции не влияет на финальную композицию видов. Если же сообщество является исторически обусловленным, то условия среды не определяют единственное климаксовое сообщество (Fukami, 2010). Роль

для сообщества таких пространственных характеристик, как размер пятен, где сообщество представлено, уровень их изоляции и пространственная гетерогенность, зависит от способности видов к перемещению (Cadotte and Fukami, 2005).

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

Сообщества почвенных организмов структурированы в силу их ответа на пространственную изменчивость почвенных ресурсов (Drake, 1990; Decaëns et al., 2009; Jiménez et al., 2012; Blanchet et al., 2013), что позволяет сосуществовать конкурирующим видам в пределах некоторого участка пространственно гетерогенной среды (Amarasakare, 2003; Jiménez et al., 2012). Почвенные беспозвоночные формируют пространственные паттерны, которые изменяются от размеров отдельных агрегатов (Ettema and Yeates, 2003) до размеров отдельных растений (Rossi et al., 1996), сельскохозяйственных полей и естественных экосистем (Decaëns and Rossi, 2001; Rossi, 2003; Whalen, 2004; Kunah et al., 2014). Оценена взаимосвязь свойств среды и сообществ дождевых червей с учетом многомасштабного взаимодействия (Jiménez et al., 2014). Отношения между пространственной структурой сообщества дождевых червей и почвенных свойств демонстрируют многоуровневый характер. Среди почвенных свойств, которые описывают вложенную структуру популяций в пределах многоуровневого градиента, можно выделить детальномасштабную (< 10 м) и среднемасштабную (10–20 м) компоненты. Почвенные свойства описывают 1–48% изменчивости пространственной вариации сообщества дождевых червей (Jiménez et al., 2014).

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 (Thuiller et al., 2004; Santoul et al., 2005; Brind'Amour et al., 2011). Анализ RQL позволяет соотнести экологические особенности видов с условиями

окружающей среды (Doledec et al., 1996). Этот анализ исследует совместную структуру 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, RQL 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 ординации видов и сайтов (Thuiller et al., 2006). RQL-анализ объединяет три отдельных ординационных решения с максимизацией ковариации между особенностями видов и свойствами окружающей среды посредством анализа коинерции (Bernhardt-Romermann et al., 2008). Иерархический кластерный анализ весов видов по двум осям RQL по методу Варда дает функциональные группы (Minden et al., 2012). Оптимальное число групп можно получить с помощью критерия Калинского (Calinski and Harabasz, 1974). Кластеры показывают распределение видов в пространстве особенностей видов – экологическое пространство (Minden et al., 2012; Kunah et al., 2013).

Цель настоящего исследования – выявить функциональные группы почвенных животных дерново-боровой почвы (арена р. Днепр в пределах природного заповедника «Днепро-Орельский») на основе кластерного анализа RLQ-осей, полученных как результат взаимодействия матрицы сообщества, матрицы эдафических параметров и матрицы экоморф почвенных животных.

### Материал и методы исследований

Исследования проведены в апреле – мае 2014 г. в природном заповеднике «Днепро-Орельский». Исследуемый полигон заложен на участке, который находится на арене р. Днепр (N 48°30'47", E 34°49'36"). Полигон состоит из 7 трансект. Каждая трансекта составлена из 15 пробных точек. Расстояние между рядами в полигоне составляет 3 м. Полигон расположен в направлении с юга на север. Начальные пробные точки полигона находятся у основания донного всхолмления. Полигон своей правой частью заходит на дюну, а его левая часть эту дюну огибает. На вершине дюны находятся чернокленовые кусты. У основания дюны расположены несколько отдельно стоящих сосен. Преобладающий тип растительности – псаммофильная степь.

В каждой точке сделаны почвенно-зоологические пробы размером 0,25 × 0,25 м для количественного уче-

та почвенной мезофауны (результаты представлены как L-таблица). Для уточнения видового списка сообщества проведены сборы животных альтернативными способами. В центральной части полигона размещали ловушки Барбера (три стеклянные банки 0,5 л расставлены на вершинах равностороннего треугольника со стороной 3 м, фиксатор – концентрированный раствор соли и этиленгликоль). Также проведено обследование скоплений подстилки и других растительных остатков.

В пределах каждого квадрата размером 3 × 3 м проведено описание растительности. Измерение твердости почв проводили в полевых условиях с помощью ручного пенетрометра Eijkelkamp на глубину до 50 см с интервалом 5 см. Погрешность результатов измерений прибора составляет 8%. Измерения проводили конусом с размером поперечного сечения 2 см<sup>2</sup>. В пределах каждой точки измерения твердости почвы проводили в однократной повторности. Почвенную температуру измеряли в период с 13 до 14 часов цифровыми термометрами WT-1 (ПАО «Стеклоприбор», <http://bit.steklopribor.com>, точность – 0,1 °C) на глубине 5–7 см. Измерения температуры сделаны в трехкратной повторности в каждой пробной точке. Агрегатную структуру оценили методом сухого просеивания по Савинову, плотность почвы – по Качинскому, влажность почвы – весовым методом (Vadunina and Korchagina, 1986).

Статистические расчеты проведены с помощью программы Statistica 7.0 и программной оболочки Project R "R: A Language and Environment for Statistical Computing" ([www.R-project.org](http://www.R-project.org)). Оценивание доверительных интервалов и стандартного отклонения численности почвенных животных проведено с помощью бутстреп-подхода и выполнено средствами пакета bootES (Kirby and Gerlanc, 2013). Характеристика экоморф растений приведена по А.Л. Бельгарду (Belgard, 1950) и В.В. Тарасову (Tarasov, 2005, 2012), балльная оценка экоморф приведена по Н.М. Матвееву (Matveev, 2011), фитоиндикационные шкалы растений приведены по Я.П. Дидуку (Didukh, 2011). Эдафические характеристики, фитоиндикационные шкалы и индексы, основанные на экоморфах А.Л. Бельграда, многомерные шкалы растительного сообщества (Ganga et al., 2015) представлены как R-таблица. Q-таблица представлена экоморфами почвенных животных (Zhukov, 2009, 2010). Статистические процедуры RQL-анализа выполнены с помощью пакета ade4 для оболочки R (The R Foundation for Statistical Computing, 2010). Значимость RQL оценена с помощью процедуры randtest.rlq.

### Результаты и их обсуждение

В почве исследуемого полигона при ручной разборке проб обнаружено 29 видов почвенных животных. Дополнительные способы отлова (ловушки Барбера, осмотр разлагающихся остатков деревьев, коры, подстилки) позволили установить список животных из 40 видов (табл. 1). Плотность почвенной мезофауны изученного полигона составляет  $68,9 \pm 14,6$  экз./м<sup>2</sup>.

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

Семейство	Вид	Цено-морфы	Гигро-морфы	Трофо-цено-морфы	Топо-морфы	Трофо-морфы	Форо-морфы	Численность, $x \pm SE$ , экз./м <sup>2</sup>
Lycosidae	<i>Lycosidae</i> spp.	St	Ks	OlgTr	Ep	ZF	A3	12,3 ± 1,2
Geophilidae	<i>Pachymerium ferrugineum</i> (C.L. Koch, 1835)	St	Ks	OlgTr	Ep	ZF	A2	1,5 ± 0,6
Lithobiidae	<i>Lithobius forficatus</i> (Linnaeus, 1758)	Sil	Ms	MsTr	Ep	ZF	A3	+
Byrrhidae	<i>Byrrhus pilula</i> (Linnaeus, 1758) (larvae)	St	Ms	MgTr	End	FF	B7	1,8 ± 0,5
Carabidae	<i>Amara</i> sp.	St	Ms	OlgTr	Ep	ZF	A3	0,3 ± 0,1
	<i>Calathus ambiguus</i> (Paykull, 1790)	St	Ms	OlgTr	Ep	ZF	A3	2,5 ± 0,4
	<i>C. melanocephalus</i> (Linnaeus, 1758)	St	Ms	OlgTr	Ep	ZF	A3	0,1 ± 0,02
	<i>Calosoma inquisitor</i> (Linnaeus, 1758)	St	Ms	OlgTr	Ep	ZF	A3	3,1 ± 0,5
	<i>Carabus hungaricus scythus</i> Motschulsky, 1847	St	Ms	OlgTr	Ep	ZF	A3	0,7 ± 0,1
	<i>Calathus ambiguus</i> (Paykull, 1790) (larvae)	St	Ms	OlgTr	Ep	ZF	A3	0,2 ± 0,2
	<i>Calosoma inquisitor</i> (Linnaeus, 1758)	Pr	Hg	MsTr	Ep	ZF	A3	+
Chrysomelidae	Chrysomelidae spp. (larvae)	St	Ks	OlgTr	End	FF	B7	3,2 ± 0,9
Curculionidae	<i>Otiorrhynchus</i> sp. (larvae)	St	Ks	MsTr	End	FF	B7	4,1 ± 0,8
Dermestidae	<i>Dermestes lanarius</i> Illiger, 1801	St	Ks	MgTr	Ep	SF	A3	+
	<i>D. undulatus</i> Brahm, 1790	St	Ks	MgTr	Ep	SF	A3	+
Elateridae	<i>Selatosomus aeneus</i> (Linnaeus, 1758) (larvae)	Sil	UHg	MgTr	End	FF	B5	1,2 ± 0,4
	<i>Cardiophorus cinereus</i> (Herbst, 1784) (larvae)	St	Ks	OlgTr	End	ZF	A2	4,7 ± 0,9
	<i>Prosternon tessellatum</i> (Linnaeus, 1758)	Pr	Ks	OlgTr	Ep	ZF	B5	+
Lucanidae	<i>Dorcus parallelipedus</i> (Linnaeus, 1758)	St	Ks	OlgTr	Ep	FF	A1	+
Staphylinidae	Staphylinidae spp.	St	Ks	OlgTr	Ep	ZF	A1	0,3 ± 0,2
Tenebrionidae	<i>Podonta daghestanica</i> Reitter, 1885 (larvae)	St	Ks	MsTr	End	FF	B6	3,4 ± 0,9
	<i>Anatolica eremita</i> (Steven, 1829)	St	Ks	OlgTr	Ep	FF	B6	1,8 ± 0,5
	<i>A. eremita</i> (Steven, 1829) (larvae)	St	Ks	OlgTr	Ep	FF	B6	0,5 ± 0,3
	<i>Crypticus quisquilius</i> (Linnaeus 1761) (larvae)	St	Ms	MsTr	End	FF	B6	1,2 ± 0,4
	<i>Blaps halophila</i> Fischer, 1822	St	Ks	OlgTr	Ep	FF	B6	0,1 ± 0,01
	<i>Pimelia subglobosa</i> (Pallas, 1781)	St	Ks	OlgTr	Ep	FF	B6	0,3 ± 0,1
	<i>Platyscelis polita</i> (Sturm, 1807)	St	Ks	OlgTr	Ep	FF	B6	0,4 ± 0,1
	<i>Prosodes obtusa</i> (Fabricius, 1798)	St	Ks	OlgTr	Ep	FF	B6	0,3 ± 0,1
<i>Tentyria nomas</i> (Pallas, 1781)	St	Ks	OlgTr	Ep	FF	B6	3,9 ± 0,8	
Melolonthidae	<i>Anoxia pilosa</i> (Fabricius, 1792) (larvae)	St	Ks	MsTr	End	FF	B7	8,5 ± 1,4
Scarabaeidae	<i>Onthophagus ovatus</i> (Linnaeus, 1767)	St	Ks	MsTr	End	SF	B7	+
Silphidae	<i>Nicrophorus investigator</i> (Zetterstedt, 1824)	PrSil	Ms	MgTr	Ep	ZF	A3	+
	<i>Nicrophorus vespillo</i> (Linnaeus, 1758)	PrSil	Ms	MgTr	Ep	ZF	A3	+
Therevidae	<i>Thereva</i> sp. (larvae)	Sil	Ms	MsTr	Ep	ZF	A2	1,1 ± 0,3
Asilidae	<i>Cyrtopogon lateralis</i> (Fallen, 1814) (larvae)	St	Ks	MsTr	End	ZF	B5	1,2 ± 0,5
Tabanidae	<i>Tabanus</i> sp. (larvae)	Pr	Ms	OlgTr	End	ZF	B4	2,7 ± 0,8
Noctuidae	<i>Agrotis</i> sp. (larvae)	Sil	Ks	MsTr	End	FF	B4	6,4 ± 1,0
Cochlicopidae	<i>Cochlicopa lubrica</i> (O.F. Muller, 1774)	Sil	Hg	MsTr	Ep	FF	A1	0,3 ± 0,2
Succineidae	<i>Succinella oblonga</i> (Draparnaud, 1801)	Pal	UHg	MsTr	Ep	FF	A3	0,3 ± 0,3
Pelobatidae	<i>Pelobates fuscus</i> (Laurenti, 1768)	Pr	Ms	OlgTr	An	FF	B6	+

**Примечания:** ценоморфы: St – степанты, Pr – пратанты, Pal – паллюданты, Sil – сильванты; гигроморфы: Ks – ксерофилы, Ms – мезофилы, Hg – гигрофилы, UHg – ультрагигрофилы; трофоценоморфы: MsTr – мезотрофоценоморфы, MgTr – мегатрофоценоморфы, UMgTr – ультрамегатрофоценоморфы; топоморфы: End – эндогейные, Ep – эпигейные, Anec – норники; фоморфы: 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; трофоморфы: SF – сапрофаги, FF – фитофаги, ZF – зоофаги, + – альтернативный способ лова.

Доминирующей по численности и самой разнообразной группой являются насекомые – личинки и имаго, которые в среднем составили 79,0% от суммарной численности сообщества. Следующей по значимости в сообществе группой являются пауки – 17,9% численности сообщества. Значительно реже встречаются губоногие многоножки, представленные собственно почвенным

видом *Pachymerium ferrugineum* (2,2% численности) и подстилочным видом *Lithobius forficatus*, который обнаружен с помощью ловушек Барбера. Моллюски представлены *Cochlicopa lubrica* и *Succinella oblonga* (0,9% численности сообщества). Среди всего сообщества почвенных животных личиночные стадии составляют 40,1%. Личинки обнаружены только для насекомых,

среди них эта возрастная стадия составляет 73,6%. Наиболее разнообразной и обильной группой насекомых являются чернотелки. Они представлены 9 видами. Наиболее многочисленны имаго *Tentyria nomas* и личинки *Podonta daghestanica*. Суммарная численность Tenebrionidae составляет  $12,0 \pm 3,1$  экз./м<sup>2</sup>. Среди чернотелок личинки составляют 40,4% численности. Семейству Tenebrionidae в сообществе немного уступает семейство Melolonthidae, которое представлено только личиночной фазой *Anoxia pilosa* ( $8,5 \pm 1,4$  экз./м<sup>2</sup>). Важным компонентом сообщества мезопедобионтов являются жуки (7 видов,  $7,0 \pm 1,3$  экз./м<sup>2</sup>, среди которых 2,1% составляют личинки). В сборах установлены личиночные и имагинальные стадии *Calathus ambiguus*. Дополнительными способами лова установлены *Calosoma inquisitor* и вид, который включен в Красную книгу Украины – *Carabus hungaricus* (Brygadyrenko and Fedorchenko, 2008). Семейство Elateridae представлено двумя видами на личиночной фазе: *Selatosomus aeneus* и *Cardiophorus cinereus* ( $5,9 \pm 1,4$  экз./м<sup>2</sup>). С помощью ловушек Барбера зарегистрирован *Prosternon tessellatum*. Также с помощью ловушек Барбера установлены два

представителя семейства Dermestidae (*Dermestes lanarius* и *D. undulates*) и два представителя семейства Silphidae (*Nicrophorus investigator* и *N. vespillo*). Одним видом представлены семейства Byrrhidae, Chrysomelidae, Curculionidae, Staphylinidae, Lucanidae, Scarabaeidae, Asilidae, Tabanidae. До уровня семейства определены личинки семейства Noctuidae. Также следует отметить наличие в сообществе представителя позвоночных, который по формальным признакам может быть отнесен к мезопедобионтам – чесночницу обыкновенную (*Pelobates fuscus*).

В сообществе (рис. 1) по численности доминируют степанты (86,0%), значительно меньше сальвантов (19,0%). Пратанты и палуданты вместе составляют около 2,0% по численности. Гигроморфы представлены ксерофилами (81,0%) и мезофилами (17,0%). Гигрофилы составляют 2,0%. В топоморфической структуре преобладают эндогейные формы (62,0%), значительно меньше эпигейных (38,0%). Норники представлены только чесночницей обыкновенной, которая зарегистрирована с помощью альтернативного способа отлова.

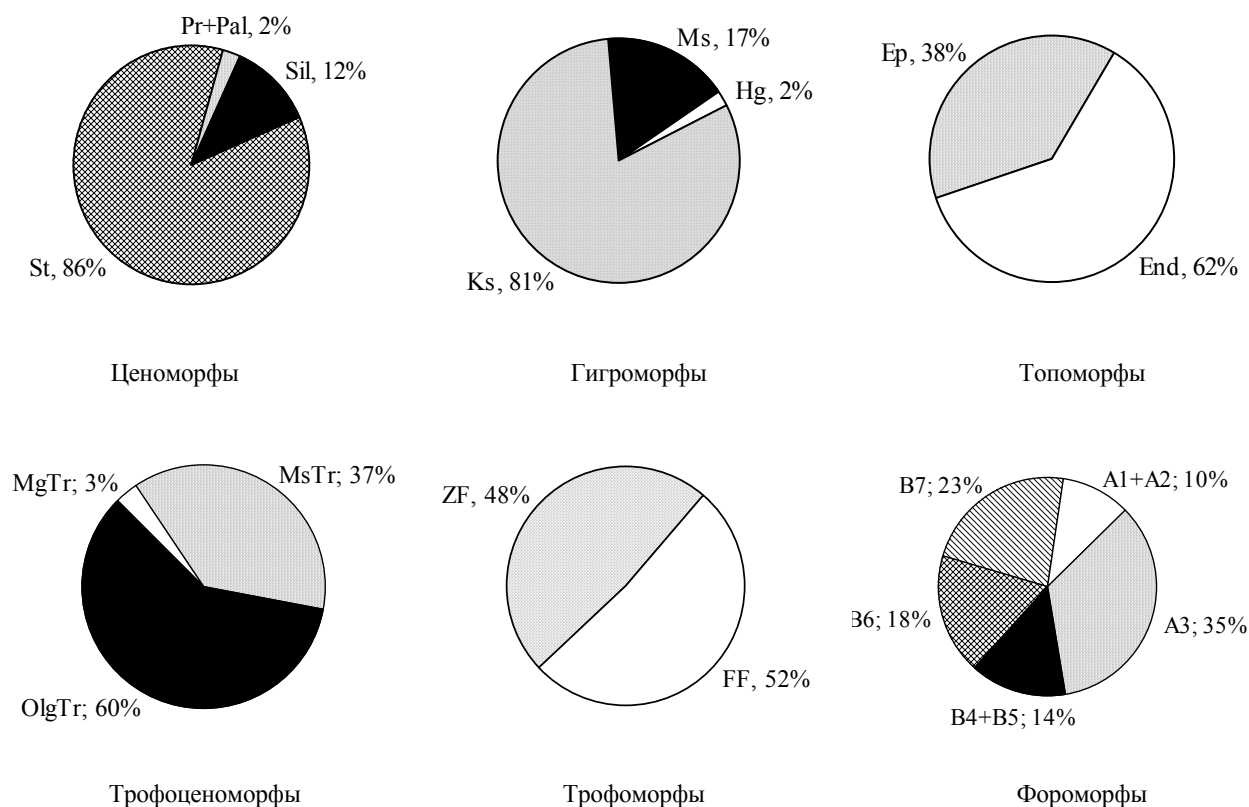


Рис. 1. Экоморфическая структура сообщества почвенной мезофауны: условные обозначения см. табл. 1

В структуре трофоценоморф преобладают олиготрофоценоморфы (60,0%), значительно меньше мезотрофоценоморф (37,0%) и эпизодически встречаются мегатрофоценоморфы (3,0%). Трофическая структура сообщества представлена фитофагами (52,0%) и зоофагами (48,0%). Сапрофаги в сообществе установлены только при помощи альтернативных способов сбора.

Преобладающими форморфами являются различные варианты активных прокладывателей ходов – B7 (С-образная форма тела), B6 (роют норы с помощью конечно-

стей), B4 + B5 (перемещаются с изменением или без изменения толщины тела). Но наибольшую роль в сообществе играют форморфы A3 (перемещение с помощью существующей трещиноватости почвы, размеры тела больше полостей в подстилке или соизмеримые с крупными щелями или трещинами в почве).

Эдафические характеристики могут рассматриваться как детерминанты экологического пространства сообщества мезопедобионтов (табл. 2–4).

## Твердость почвы (МПа)

Глубина, см	$x \pm SE$	CV, %	Корреляция с RLQ осями (только достоверные $r$ на уровне $p < 0,05$ )			
			1	2	3	4
0–5	0,65 ± 0,02	26,8	–	–	0,44	0,33
5–10	0,95 ± 0,02	19,6	0,29	–	0,61	–
10–15	1,34 ± 0,02	18,7	0,21	–	0,63	–
15–20	1,73 ± 0,04	20,7	0,33	–	0,74	–
20–25	2,11 ± 0,04	21,7	0,45	–	0,77	–0,23
25–30	2,45 ± 0,06	26,4	0,55	–	0,78	–0,34
30–35	2,79 ± 0,08	29,7	0,58	–	0,81	–0,43
35–40	3,05 ± 0,09	28,8	0,62	–	0,82	–0,45
40–45	3,38 ± 0,08	25,5	0,55	–	0,80	–0,44
45–50	3,76 ± 0,08	22,7	0,54	–	0,79	–0,50
50–55	4,16 ± 0,08	19,7	0,45	–	0,79	–0,46
55–60	4,42 ± 0,07	16,0	0,45	–	0,85	–0,43
60–65	4,55 ± 0,06	14,2	0,38	–	0,87	–0,42
65–70	4,70 ± 0,06	13,0	0,25	–	0,90	–0,43
70–75	4,73 ± 0,06	12,1	0,23	–	0,89	–0,37
75–80	4,80 ± 0,06	12,9	0,28	–	0,91	–0,36
80–85	4,74 ± 0,06	12,9	0,35	–	0,80	–0,42
85–90	4,75 ± 0,06	12,7	0,25	–	0,88	–0,37
90–95	4,75 ± 0,06	12,0	0,35	–	0,78	–0,39
95–100	4,72 ± 0,05	11,6	0,51	–	0,85	–0,44

Для твердости почвы на изучаемом участке характерно монотонное увеличение с ростом глубины. В верхнем почвенном слое твердость в среднем составляет 0,99–1,07 МПа, в нижнем – 3,82–4,15 МПа. Средние значения твердости почвы в пределах изучаемого полигона в период проведенных исследований превышают критические для роста корневых систем растений (3,0–3,5 МПа) (Medvedev, 2008) начиная с почвенных слоев 35–40 см. Это позволяет предположить, что в пределах корнеобитаемого слоя почвы сформированы приемлемые условия по критерию твердости для роста травянистых растений. Коэффициент вариации твердости почвы изменяется в пределах от 11,6% до 29,7%. В профиле распределения этого показателя наблюдаются два максимума: на глубине 0–5 (26,8%) и 30–35 см (29,8%). После максимума на 30–35 см с увеличением глубины наблюда-

ется монотонное снижение коэффициента вариации твердости почвы.

Путем просеивания получено фракционирование изученной почвы (табл. 3). Формально просеивание по Савинову дает возможность оценить агрегатную структуру почвы. Песчаные почвы являются дезагрегированными и фактически фракции имеют маркер механического состава почвы без тонкого фракционирования компонентов менее 0,25 мм. Песок мелкий и средний составляет основу фракционной структуры почвы ( $41,0 \pm 1,3$  и  $46,7 \pm 1,2\%$  соответственно). Менее значимые фракции характеризуются большим уровнем вариабельности. Коэффициент вариации почвенных фракций – 25,2–342,0%. Корни растений можно рассматривать как биотическую фракцию в почвенной структуре. Этот показатель составляет  $13,8 \pm 1,4\%$  с коэффициентом вариации 101,2%.

Таблица 3

## Эдафические характеристики пробного участка

Характеристика	$x \pm SE$	CV, %	Корреляция с RLQ осями (только достоверные $r$ на уровне $P < 0,05$ )			
			1	2	3	4
Температура слоя почвы 5–7 см, °C, 02.07.2014, 9 ч 15 мин	22,72 ± 0,27	12,2	0,83	0,37	0,26	–0,27
08.07.2014, 9 ч 45 мин	22,01 ± 0,30	14,1	0,77	0,30	0,27	–0,21
08.07.2014, 11 ч 15 мин	23,86 ± 0,36	15,5	0,77	0,37	0,33	–0,29
SE температуры	1,50 ± 0,09	59,5	0,46	0,29	0,32	–0,22
Влажность почвы, % (Moisture)	1,78 ± 0,15	85,6	–0,81	–	–	0,29
Плотность почвы, г/см <sup>3</sup> (Density)	1,39 ± 0,02	14,2	0,68	–	–	–0,28
Гравий 2,0–3,25 мм (Gravel 1)	1,46 ± 0,49	342,0	–	–	–	–
Гравий 1,0–2,0 мм (Gravel 2)	7,61 ± 1,14	153,3	–	–	–	–
Песок крупный 0,5–1,0 мм (Sand)	2,34 ± 0,30	129,1	–	–	–	–
Песок средний 0,25–0,5 мм (Silt)	46,71 ± 1,15	25,2	0,60	0,25	–	–0,38
Песок мелкий <0,25 мм (Loam)	41,00 ± 1,26	31,5	–0,25	–	–	–
Корни, % (Roots)	13,83 ± 1,37	101,2	–0,40	–0,66	–	0,22

Влажность верхнего почвенного слоя очень невелика и составляет  $1,78 \pm 0,15\%$  с коэффициентом вариации

85,6%. Температура почвы характеризуется коэффициентом вариации 12,2–15,5%. Гораздо более высоким

уровнем вариабельности характеризуется изменчивость температуры во времени, выраженная с помощью стандартного отклонения температуры в данной точке пространства по времени. Это свидетельствует о том, что разные сайты в пределах изученного полигона характеризуются различной скоростью нагревания и остывания, что наряду с температурой как таковой можно рассматривать как отдельный экологический фактор, который, вероятно, может приводить к структурированию сообщества почвенных животных.

Растительность экспериментального участка можно охарактеризовать как такую, которая соответствует неморальному климату (в среднем по сообществу  $Tm = 9,62$ ) с фитоиндикационной оценкой обеспечением теплом  $48,1$  ккал/см<sup>2</sup>\*см\*год (табл. 4). Режим континентальности можно оценить как материковый/субконтинентальный ( $Kp = 10,1$ ). Гумидность климата по данным фитоиндикации можно оценить как среднестепную ( $Hd = 7,74$ ). В среднем значение  $Om$ -шкалы находится на уровне  $10,97$ , что соответствует разнице между осадками и испарением  $54,85$  мм/год. Это позволяет омброклимат охарактеризовать как гумидный. Как отмечено в работе Г.Н. Лы-

сенко и соавт. (Lisenko et al., 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 зимовки определяют возможность роста растений в том или ином экотопе. Значение  $Cr$ -фактора для растительности составляет  $10,1$ , что соответствует температуре самого холодного месяца  $0,48$  °С, которая характеризует мягкие и теплые зимы. Фитоиндикация общего солевого режима участка позволила установить, что изучаемый эдафотоп можно отнести к категории небогатых / довольно богатых почв. По фитоиндикационному оцениванию уровень азотного питания почвы можно определить как безазотные / очень бедные азотом. Эти почвы можно отнести к группе слабокислых. По режиму освещения эдафотоп можно отнести к категории почв открытых пространств. Режим переменности увлажнения можно оценить как сильно переменный. Растения относительно содержания карбонатов относятся к преимущественно гемистенотопным акарбонатофилам. Относительно аэрации почвы растения относятся к гемистенотопным субаэрофилам (Ganga et al., 2015).

Таблица 4

**Характеристики растительного покрова пробного участка**

Характеристика	x ± SE	CV, %	Корреляция с RLQ осями (только достоверные r на уровне p < 0,05)			
			1	2	3	4
Фитоиндикационные шкалы Я. П. Дидуха (Diduh, 2011)						
Hd	7,74 ± 0,02	2,7	-0,49	0,45	-	-
fFl	9,42 ± 0,02	1,8	0,31	0,57	-	-
Re	7,59 ± 0,02	2,2	-0,65	-	-	0,25
Sl	6,16 ± 0,02	3,1	-	-	-	0,32
Ca	7,68 ± 0,01	1,7	-	-	-0,28	0,40
Nt	2,87 ± 0,02	6,5	-0,45	0,32	-	-
Ae	4,42 ± 0,01	2,0	-0,46	-	0,23	-
Tm	9,62 ± 0,01	0,7	-0,24	-	-	-0,21
Om	10,97 ± 0,01	1,0	-	0,63	0,26	-0,21
Kp	10,09 ± 0,01	1,1	0,51	-	-	-
Cr	8,77 ± 0,00	0,5	-	-0,34	-	-
Lc	9,33 ± 0,00	0,3	-0,32	0,45	-	-
Индексы, основанные на экоморфах А. Л. Бельгарда (Belgard, 1950)						
Трофоморфы (Troph_B)	1,30 ± 0,02	12,3	-0,48	0,54	-	-
Гигроморфы (Hygr_B)	1,93 ± 0,03	15,2	-0,20	0,56	-	-
Гелиоморфы (Hel_B)	3,94 ± 0,01	2,3	0,33	-	-0,21	-
Доля ценоморф А. Л. Бельгарда в растительном сообществе						
Пратанты (Pr)	0,05 ± 0,01	149,1	-	-0,25	0,26	-
Псаммофиты (Ps)	0,68 ± 0,03	41,1	0,83	-	-	-0,37
Сильванты (Sil)	0,17 ± 0,03	176,6	-0,85	-	-	0,36
Степанты (St)	0,11 ± 0,01	69,5	0,33	-0,21	-	-0,20
Оси, полученные при многомерном шкалировании растительности (Ganga et al., 2015)						
MDS 1	0,00 ± 0,06	-	-0,91	-	-	0,31
MDS 2	0,00 ± 0,04	-	-	0,74	-	-
MDS 3	0,00 ± 0,03	-	0,20	-	-	0,27

В растительном сообществе представлены преимущественно псаммофиты (68%), значительно реже встречаются сильванты (17%) и пратанты (5%). Основываясь на трофической структуре растительности, можно утверждать, что эдафотоп занимает промежуточное положение между олиго- и мезотрофными условиями, а представленные почвы можно оценить как переходные между бедными и среднебогатыми. Условия увлажнения можно оценить как мезоксерофильные суховатые, а

световой режим – как осветленный. Для оценки роли экоморф в описании пространственной структуры сообществ мезопедобионтов в качестве детерминантов экологического пространства использовали эдафические показатели и значения фитоиндикационных шкал, установленные в точках отбора почвенно-зоологических проб (табл. 4). Результаты RLQ-анализа представлены на рисунке 2. Установлено, что 90,02 % общей вариации (общей инерции) описывают первые четыре оси RLQ

(57,0, 16,7, 10,0 и 6,4% соответственно). Процедура *randtest* подтвердила значимость результатов RLQ-анализа на Р-уровне 0,001. Анализ приведенных в таблице 1 данных свидетельствует о важной роли почвенных условий и структуры растительности как маркеров условий обитания почвенной мезофауны.

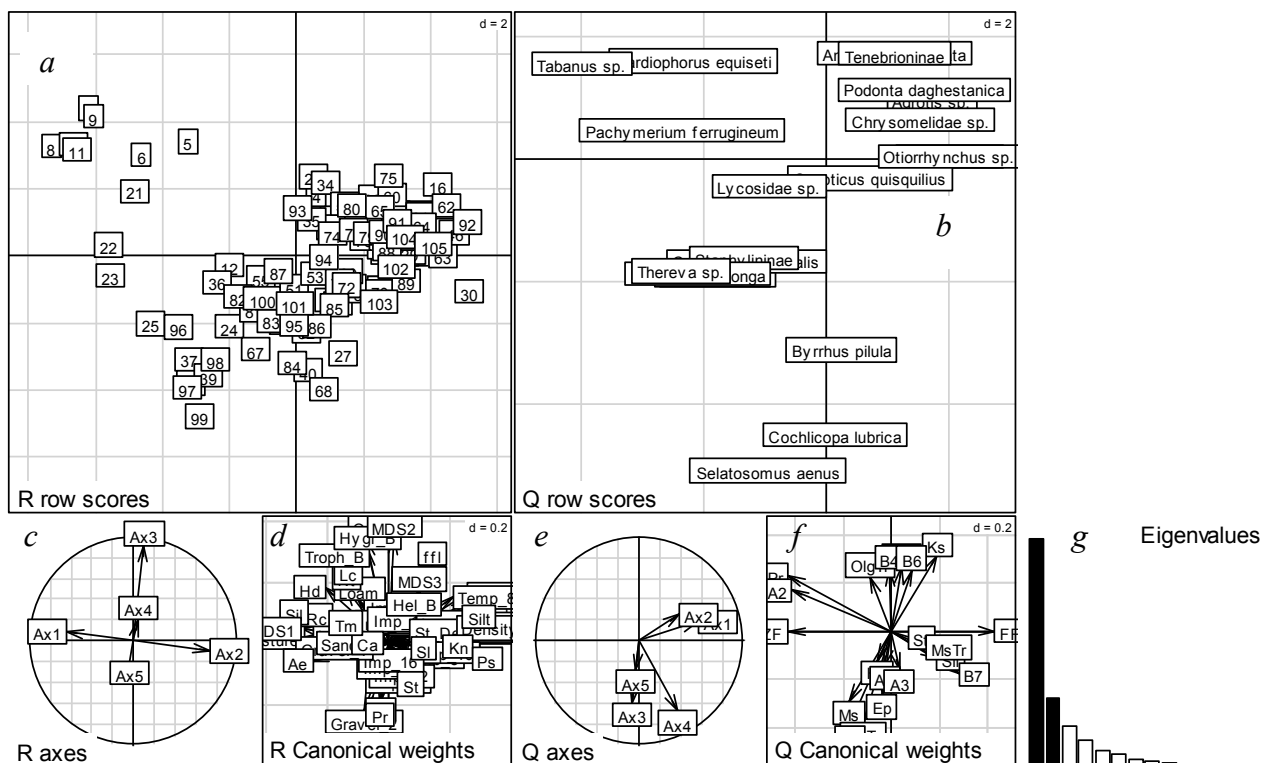
RLQ-ось 1 отражает роль твердости почвы как фактора структурирования экологического пространства мезопедобионтов от глубины 5–10 см вплоть до максимальной измеренной глубины 100 см. Наибольшей корреляцией с осью RLQ 1 характеризуется твердость на глубине 35–40 см. Эта ось сопряжена динамикой температурного режима, влажностью и плотностью почвы. Позитивные значения оси сопряжены с увеличением содержания фракции песка среднего, а негативные – с увеличением содержания фракций песка мелкого и растительных корней. Наиболее информационно важным маркером RLQ-оси 1 является фитоиндикационная шкала кислотности почвы, а также доля в растительной группировке псаммофитов и силвантов.

RLQ-ось 2 не чувствительна к твердости почвы, но обусловлена температурным режимом и зависит от

варьирования содержания корней в почве. Важным аспектом варьирования экологических свойств эдафотопы, связанного с RLQ-осью 2, являются его влажность и режим варьирования влажности. Трофоморфы и гигроморфы А.Л. Бельграда также чувствительны к этой оси.

RLQ-ось 3 отображает роль твердости почвы в структурировании экологического пространства почвенных животных. Отмечена тенденция увеличения коэффициентов корреляции RLQ-оси 3 и показателей твердости почвы с глубиной. Необходимо отметить роль температуры почвы в идентификации RLQ-оси 3. Роль растительности в формировании RLQ-оси 3, очевидно, второстепенная.

RLQ-ось 4 отражает противоположную динамику твердости почвы в верхних слоях (преимущественно 0–5 см) с одной стороны и в более глубоких (начиная с 20–25 см вплоть до 100 см) – с другой. Эта ось также чувствительна к температуре, влажности и плотности почвы. Фитоиндикационными маркерами этой оси являются шкалы кальция и общей минерализации. Также ось чувствительна к соотношению псаммофитов и силвантов.



**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

RLQ-оси могут использоваться для классификации видов почвенной мезофауны (рис. 4). Следует отметить, что RLQ-оси ординируют сообщество с учетом взаимосвязи почвенных животных с факторами среды и их экоморфическими особенностями. Мы остановились на решении, включающем четыре кластера почвенных беспозвоночных, которые обозначили как функциональные группы А, В, С и D (рис. 4). Наряду с интерпретацией

RLQ-осей в терминах R-таблицы (признаки среды) эти оси можно интерпретировать в терминах Q-таблицы.

Крайние положения в диапазоне изменчивости RLQ-оси 1 занимают кластеры В и С. Кластер В представлен преимущественно личинками чернотелок, пилюльщиков и жуков-слоников. Представители этого кластера предпочитают более твердые почвы, с более высокими температурами и высокой вариабельностью температурного



режима. Представители кластера В занимают позиции, где доминируют псаммофиты. Ключевой экологической особенностью кластера В является фитофагия его представителей, как и то, что характерными являются виды, относящиеся к преимущественно форморффе В7 – активные прокладыватели ходов с С-образной формой тела. С-образная форма тела является важнейшей адаптацией для существования в условиях плотного и сухого субстрата (Gilarov, 1949). Кластер С представлен имаго

стафилинид, жужилиц, личинками жужилиц, пауками, личинками табанид, губоногими многоножками и личинками жуков-шелкунов. Общей экологической особенностью этой группы является хищничество, то, что эти животные являются пратантами и относятся к форморффе А2 – перемещаются с помощью существующей трещиноватости почвы при размерах тела, соизмеримых с трещиноватостью. Представители кластера С тяготеют к более влажным сайтам с менее твердыми почвами.

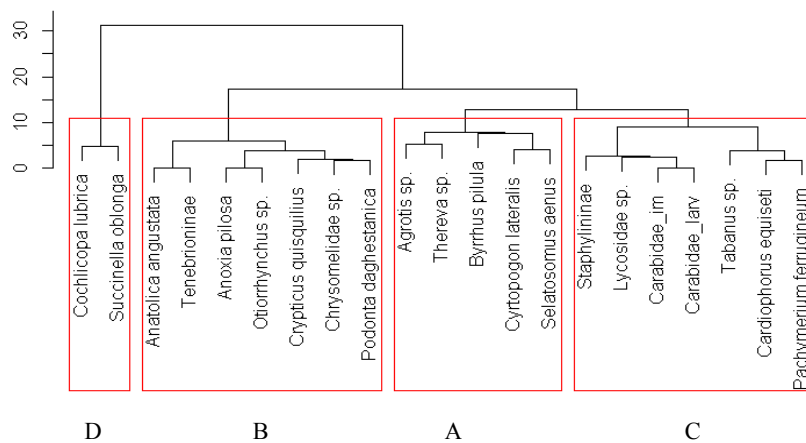


Рис. 4. Кластерный анализ структуры животного населения мезопедобионтов (метод Варда, евклидова дистанция): А, В, С и D – функциональные группы

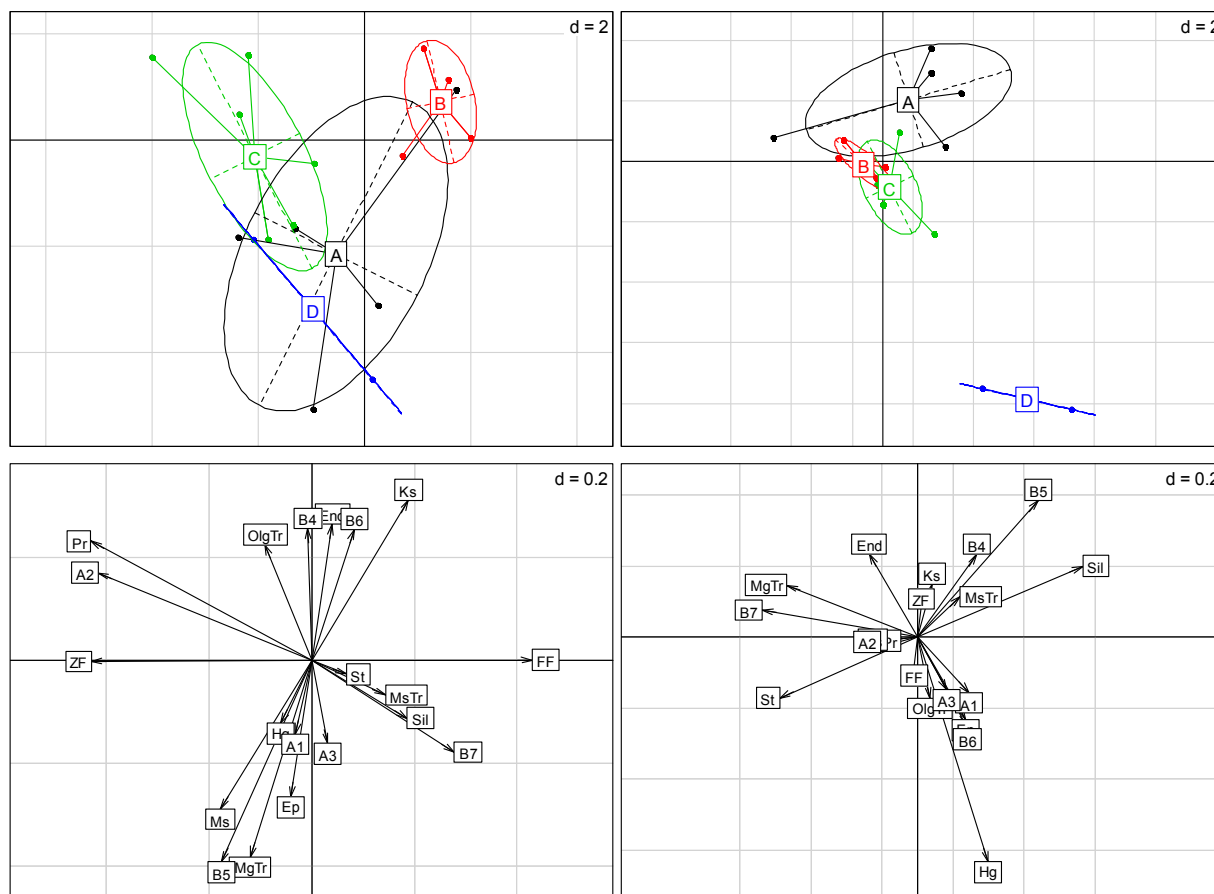


Рис. 5. Расположение функциональных групп мезопедобионтов в пространстве RLQ-осей (верх) и экоморфические маркеры RLQ-осей (низ): слева – оси 1 и 2, справа – оси 3 и 4; обозначение кластеров – рис. 4

Кластеры С и В разобщены RLQ-осью 1, но занимают позитивный полюс RLQ-оси 2 и противопоставляются кластерам А и D. Экологическая область представи-

телей класса А весьма обширна, что свидетельствует об экологической пластичности видов, которые этот кластер составляют. Экологические особенности представ-

вителей кластера А объясняются RLQ-осью 4, по которой этот кластер четко обособлен от остальных (рис. 5). Кластер А представлен силвантами, форморфами В4 и В5. Этот кластер естественно сопряжен с сайтами, где также преобладают силванты среди растений. Оценка расположения по RLQ-оси 4 указывает на то, что экологические особенности кластера D состоят в большей гигрофильности и в том, что среди видов кластера наиболее типичными являются форморфы В6.

Важную информацию предоставляет пространственное варьирование RLQ-осей (рис. 6). В пространстве RLQ-оси формируют независимые и специфичные паттерны различного масштабного уровня.

RLQ-ось 1 фактически делит изучаемый полигон на две соразмерные области. Одна область, представленная псаммофитной растительностью, формирует подножие дюнных всхолмлений, на вершине которых размещены чернокленовые кусты. Генезис дифференциации экологических условий, обусловленных RLQ-осью 1, очевидно, имеет геоморфологическую природу.

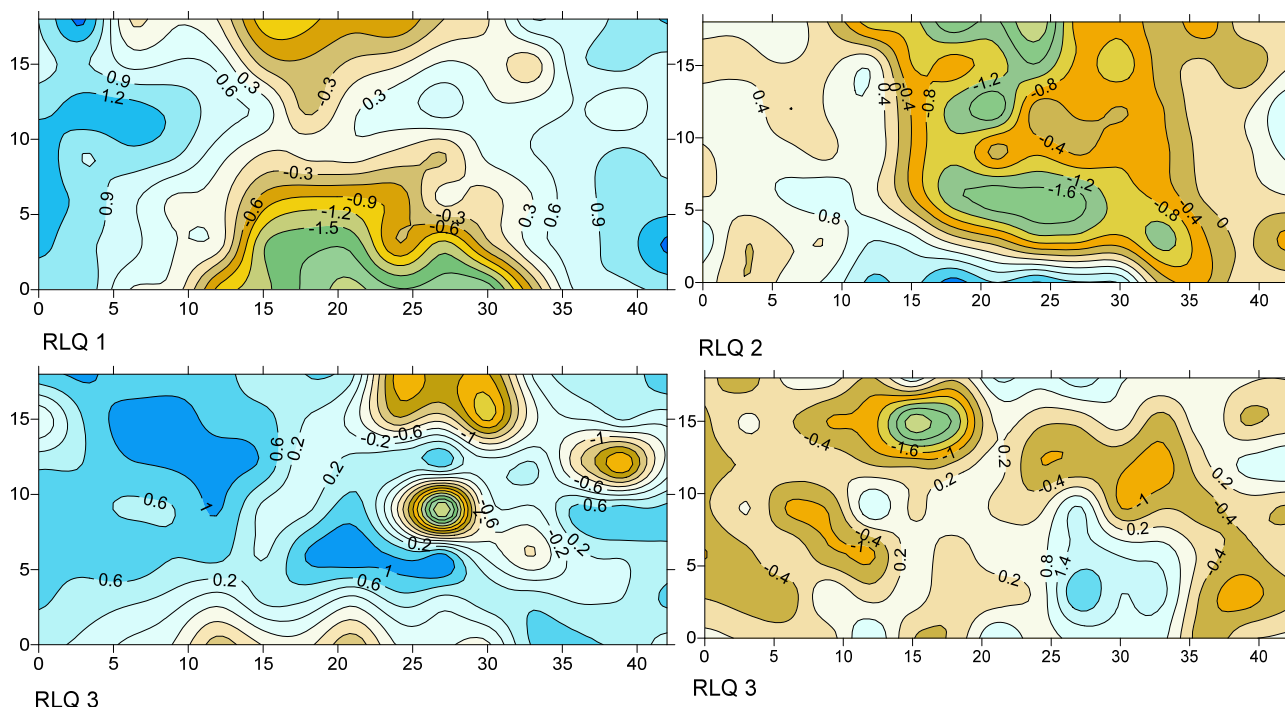


Рис. 6. Пространственное варьирование RLQ-осей

Локалитеты, сформированные вследствие пространственного варьирования RLQ-оси 4, образуют конфигурацию, которую можно охарактеризовать как мозаику. Элементы мозаики имеют особенности профильного распределения твердости почвы, но главная особенность состоит в ценоморфическом своеобразии растительного покрова: это антагонистические отношения лесной и песчано-степной растительности. Только на ограниченных участках изученного полигона формируются микроусловия, благоприятные для развития лесного круговорота, который проявляет себя на уровне фито- и зооценоза.

### Обсуждение

Сообщество животных – обитателей дерново-боровой почвы характеризуется численностью  $68,9 \pm 14,6$  экз./м<sup>2</sup> и

представлено 20 видами, 8 форм определены до уровня рода, семейства или отряда. Два вида представлены личиночной и имагинальными фазами (*Anatolica eremita* и *Calathus ambiguus*). Учет животных альтернативными способами позволил расширить список до 38 видов либо форм видового уровня. Можно признать, что уровень численности и разнообразия для дерново-боровой почвы на арене является невысоким (если сравнивать с другими типами почв арены р. Днепр). Численность мезопедобионтов лугово-болотной почвы составляет 197,5 экз./м<sup>2</sup>, а видовое богатство – 59 видов; лесной почвы – 247,6 экз./м<sup>2</sup>, 50 видов, луговой почвы – 254,6 экз./м<sup>2</sup>, 47 видов (не опубликованные данные). Более низкая численность сообщества и обедненное разнообразие позволяют рассматривать экотоп, представленный дерново-боровой почвой на арене, как весьма экстремальное местообитание. Значительно упрощенные сообщества под-

RLQ-ось 2 также делит полигон на две относительно соразмерные области, которые не различаются по твердости почвы, но различаются по температурному режиму. Можно предположить, что мы имеем дело с пертинентным влиянием лесной растительности, под кронами которой наблюдается снижение вариабельности температуры почвы. Эта гипотеза полностью согласуется с результатами фитоиндикации, которые свидетельствуют о снижении уровня освещенности в области пониженных температур и снижении индекса переменности увлажнения. RLQ-ось 3 указывает на наличие локальных возмущений экологической обстановки, обусловленных уменьшением твердости почвы. На указанный тренд изменчивости экологических свойств почвенные животные реагируют, но эта ось не позволяет четко дифференцировать отдельные кластеры почвенных животных. Реакция сообщества мезопедобионтов на характеристики, сопряженные с RLQ-осью 3, является количественной и не приводит к качественным перестройкам структуры сообщества.

стильных макробеспозвоночных характерны для олиготрофных песчаных почв (Brygadyrenko and Solovjov, 2007; Brygadyrenko, 2015). Этот результат подтверждается упрощенной экологической структурой сообщества. Преобладающий экологический облик сообщества можно охарактеризовать как степной, ксерофильный, олиготрофоценоморфичный. В топоморфической структуре отсутствуют норники, а в трофоморфической – сапрофаги. Только дополнительные сборы альтернативными методами позволили установить в сообществе наличие сапрофагов и норников. Последняя экологическая группа представлена чесночницей обыкновенной. Фороморфическая структура сообщества отличается наибольшим разнообразием. В ней соразмерно представлены различные стратегии перемещения в почве. С одной стороны, мы видим различные способы перемещения герпетобионтных животных, преимущественно имаго насекомых, которые в целом отличаются значительным миграционным потенциалом. Это обстоятельство актуализирует исторические причины в формировании изучаемого сообщества (Drake, 1990; Weslien et al., 2011). С другой стороны, в сообществе представлены различные стратегии перемещения в почве, что позволяет предположить либо наличие детерминистских причин (Chase, 2003), либо тех, которые обусловлены структурированием экологической ниши (Hutchinson, 1957).

Регулярная сетка, по которой отобраны пробы с учетом их локальных координат, дает возможность для изучения пространственной вариации экологической структуры сообщества во взаимосвязи с экологическими факторами. Факторы среды описаны двумя группами показателей. Это эдафические свойства и значения фитоиндикационных шкал. Структура сообщества мезопедобионтов представлена как классическая матрица: виды / точки отбора проб. Экология сообществ в большей степени фокусируется не на таксономических особенностях, а на биологических свойствах (traits) видов (Seebacher et al., 2012). В качестве таких особенностей могут выступать экоморфы почвенных животных (Zhukov et al., 2015). Прямой функциональный анализ связи биологических свойств видов с переменными среды посредством данных по численности видов требует объединения трех матриц данных (Dray and Legendre, 2008). Такая задача может быть выполнена с помощью RLQ-анализа (Dolédéc et al., 1996).

Ключевым аспектом структурирования сообщества почвенной мезофауны является дифференцирование по трофическому признаку. Ось RLQ-1 ординирует сообщество, различая фитофагов с одной стороны, а зоофагов – с другой. Эта ординация сопряжена с изменчивостью твердости почвы по всему профилю, температуры, влажности и плотности почвы. Указанный градиент может быть интерпретирован с помощью фитоиндикационных шкал и экоморф растений А.Л. Бельгарда. Фитофаги более характерны для участков со степной псаммофитной растительностью, а зоофаги – для участков с преобладанием сильвантов. Прочие растительные характеристики расширяют объем экологического описания различий, которые отражаются RLQ-осью 1. Степные псаммофитные участки характеризуются большей освещенностью, а лесные – трофностью и влажностью. Направление варьирования влажности эдафотопы подтверждается как по рас-

тительным показателям (гигроморфы А.Л. Бельгарда и фитоиндикационные шкалы Я.П. Дидуха), так и прямыми измерениями влажности почвы.

Ось RLQ-2 отражает более сложное согласование экологических характеристик почвенных животных. Позитивный полюс RLQ-оси 2 отражает то обстоятельство, что целостную группировку мезопедобионтов представляют ксерофильные олиготрофоценоморфы, эндогеинные, которые относятся к фороморфе В4 и В6. Эта группировка противопоставлена другой, характерными особенностями которой является эпигейность, мезофилия, мегатрофоценоморфичность и принадлежность к фороморфе В5. В свою очередь, RLQ-ось 3 противопоставляет сильвантов и степантов, а RLQ-ось 4 – ксерофильных эндогеинных животных – гигрофильным. Согласованные изменения экоморфической структуры, которые сопровождаются изменчивостью свойств среды, приводят к возможности выделения функциональных групп на основе RLQ-осей.

Функциональные группы включают в себя виды без учета их филогенетических связей с подобными экофизиологическими особенностями и свойствами жизненного цикла, которые реагируют сходным образом на действие факторов окружающей среды и оказывают подобное воздействие на функционирование экосистемы (Lavorel and Garnier, 2002; Ni, 2003; Moonen and Barberi, 2008; Franks et al., 2009).

Установлены четко обозначенные функциональные группы почвенных животных. Функциональный аспект группировок усиливается с учетом роли почвенных животных в процессах почвообразования. В этой связи следует говорить не только о влиянии свойств среды на пространственную и функциональную организацию сообщества мезопедобионтов, но и о структурированном воздействии обитателей почвы на почвенные режимы. Важным фактором структуры сообщества мезопедобионтов дерново-боровой почвы является отношение животных к режиму влажности. Фитофагия является важной адаптацией к дефициту влаги (Gilyarov, 1970). Свидетельством этого является конфигурация осей RLQ-1 (фитофагия – хищничество) и RLQ-2 (ксерофильность – мезофильность), которая приводит к формированию функциональной группы В (ксерофильные фитофаги), С (хищники – пратанты) и А (эпигейные формы, среди которых преобладают мезофилы). Функциональная группа D представлена моллюсками. Эти кальцефильные животные очень редки в условиях выщелоченных дерново-боровых почв.

Организация сообщества почвенных животных в экологическом пространстве, заданном осями RLQ, может быть отображена в виде закономерного варьирования RLQ-осей в географическом пространстве. Каждая RLQ-ось представляет собой, как это следует из математической природы этой генерализации, независимый аспект согласованного варьирования структуры сообщества почвенных животных, свойств среды и экоморфических особенностей мезопедобионтов. В экологическом пространстве сообщество может быть представлено как совокупность некоторого числа образований – функциональных групп. В географическом пространстве моделью структуры населения является композиция различных функциональных групп, которая возникает как результат

континуального наложения различных трендов. Природа этих трендов различна, на что проливает свет рассмотрение пространственных паттернов RLQ-осей. Геоморфологические причины являются наиболее вероятным механизмом возникновения согласованной изменчивости почвенных свойств и особенностей животного населения и растительного покрова, которые отображаются RLQ-осью 1. Нельзя исключать рельефной компоненты в динамике RLQ-оси 2, но наиболее важной является компонента, обусловленная конфигурацией растительного покрова. RLQ-оси 1 и 2 отражают тренды, которые простираются в пределах всего полигона. Эти тренды находят свое отражение в экоморфической структуре сообщества почвенных животных. В свою очередь, RLQ-оси 3 и 4 отражают особенности меньшего пространственного масштаба. RLQ-ось 3 не приводит к дифференциации функциональных групп. RLQ-ось 4 дополняет обособленность функциональной группы А, которая достаточно четко обозначена уже в пространстве RLQ-осей 1 и 2. Именно RLQ-оси 3 и 4 формируют пространственные структуры, которые в наивысшей степени могут быть обозначены как мозаичные.

### Выводы

Экоотоп, представленный дерново-боровой почвой на арене, представляет собой экстремальное местообитание для почвенных животных по сравнению с другими почвами арены. Преобладающий экологический облик сообщества можно охарактеризовать как степной, ксерофильный, олиготрофоценоморфичный. В топоморфической структуре отсутствуют норники, а в трофоморфической – сапрофаги.

Ключевым аспектом структурирования сообщества почвенной мезофауны является дифференцирование по трофическому признаку. Ось RLQ-1 ординирует сообщество, различая фитофагов, с одной стороны, а зоофагов – с другой. Эта ось сопряжена с изменчивостью твердости почвы по всему профилю, температуры, влажности и плотности почвы. Фитофаги более характерны для участков со степной псаммофитной растительностью, а зоофаги – для участков с преобладанием сильвантов.

Ось RLQ-2 отражает более сложное согласование экологических характеристик почвенных животных. Позитивный полюс RLQ-оси 2 связан с целостной группировкой мезопедобионтов, представленной ксерофильными олиготрофоценоморфами, эндогейными, которые относятся к фформорфе В4 и В6. Этой группировке противопоставлена другая, характерными особенностями которой являются эпигейность, мезофилия, мегатрофоценоморфичность и принадлежность к фформорфе В5.

В экологическом пространстве сообщество может быть представлено как совокупность некоторого числа образований – функциональных групп. Организация сообщества почвенных животных в экологическом пространстве, заданном осями RLQ, может быть отображена в виде закономерного варьирования RLQ-осей в географическом пространстве. Каждая RLQ-ось представляет собой независимый аспект согласованного варьирования структуры сообщества почвенных животных, свойств среды и экоморфических особенностей мезопедобионтов.

### Библиографические ссылки

- Amarasekare, P., 2003. Competitive coexistence in spatially structured environments: A synthesis. *Ecol. Lett.* 6, 1109–1122.
- Baljuk, J.A., Kunah, O.N., Zhukov, A.V., Zadorozhnaja, G.A., Ganzha, D.S., 2014. Adaptivnaya strategiya othora prob dlya otsenki prostranstvennoj organizatsii soobshhestv pochvennykh zhivotnykh urbanizirovannykh territorij na razlichnykh ierarkhicheskikh urovnyakh [Sampling adaptive strategy and spatial organisation estimation of soil animal communities at various hierarchical levels of urbanised territories]. *Biological Bulletin of Bogdan Chmelniitskiy Melitopol State Pedagogical University* 4(3), 8–33 (in Russian).
- Belgard, A.L., 1950. *Lesnaya rastitelnost' yugo-vostoka USSR* [Forest vegetation of the south-east of the UkrSSR]. Izd-vo KGU, Kiev (in Russian).
- Belyea, L.R., Lancaster, J., 1999. Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos* 86, 402–416.
- 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.
- Blanchet, F.G., Bergeron, J.A.C., Spence, J.R., He, F., 2013. Landscape effects of disturbance, habitat heterogeneity and spatial autocorrelation for a ground beetle (Carabidae) assemblage in mature boreal forest. *Ecography* 36, 636–647.
- Borcard, D., Legendre, P., 1994. Environmental control and spatial structure in ecological communities: an example using oribatid mites. *Environ. Ecol. Stat.* 1, 37–61.
- Borcard, D., Legendre, P., Avois-Jacquet, C., Tuosimoto, H., 2004. Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology* 85, 1826–1832.
- 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. *Ecol. Appl.* 21(2), 363–377.
- Brind'Amour, A., Boisclair, D., Legendre, P., Borcard, D., 2005. Multiscale spatial distribution of a littoral fish community in relation to environmental variables. *Limnol. Oceanogr.* 50(2), 465–479.
- Brygadyrenko, V.V., 2015. Effect of canopy density on litter invertebrate community structure in pine forests. *Ekológia (Bratislava)* 34(4), 90–102.
- Brygadyrenko, V.V., Fedorchenko, D.O., 2008. Morfoloichna minlyvist' populjacji' *Carabus hungaricus scythus* (Coleoptera, Carabidae) v umovah ostrova Hortycja (Zaporiz'ka oblast') [Morphological variability of populations *Carabus hungaricus scythus* (Coleoptera, Carabidae) on the Khortitsa island (Zaporizhzhya province)]. *Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ecol.* 16(1), 20–27 (in Ukrainian).
- Brygadyrenko, V.V., Solovjov, S.V., 2007. Vplyv pervynnogo g'runtovtvorennja u zaplavnyh lisah Dniprovs'ko-Oril's'kogo pryrodnogo zapovidnyka na strukturu gerpetobiju [Effect of initial soil in floodplain forests of the Dnieper-Oril's'ke Nature Reserve on the litter invertebrates communities structure]. *Py-nannia Bioidycacii ta Ecologii* 12(1), 34–45 (in Ukrainian).
- Cadotte, M.W., Fukami, T., 2005. Dispersal, spatial scale and species diversity in a hierarchically structured experimental landscape. *Ecol. Lett.* 8, 548–557.
- Calinski, T., Harabasz, J., 1974. A dendrite method for cluster analysis. *Commun. Stat.* 3, 1–27.
- Chase, J.M., 2003. Community assembly: When should history matter? *Oecologia* 136, 489–498.
- Decaëns, T., Jiménez, J.J., Rossi, J.-P., 2009. A null-model analysis of the spatio-temporal distribution of earthworm species assemblages in Colombian grasslands. *J. Trop. Ecol.* 25(4), 415–427.

- Decaëns, T., Rossi, J.-P., 2001. Spatio-temporal structure of earthworm community and soil heterogeneity in a tropical pasture. *Ecography* 24(6), 671–682.
- Didukh, Y.P., 2011. The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication. *Phytosociocentre*, Kyiv.
- Dolédéc, 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.
- Drake, J.A., 1990. Communities as assembled structures: Do rules govern pattern? *Trends Ecol. Evol.* 5, 159–164.
- Dray, S., Legendre, P., 2008. Testing the species traits-environment relationships: The fourth-corner problem revisited. *Ecology* 89, 3400–3412.
- Dray, S., Legendre, P., Peres-Neto, P., 2006. Spatial modelling: A comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbours matrices (PCNM). *Ecol. Model.* 196, 483–493.
- Dray, S., Pettorelli, N., Chessel, D., 2002. Matching data sets from two different spatial samples. *J. Veg. Sci.* 13, 867–874.
- Ellwood, M.D.F., Manica, A., Foster, W.A., 2009. Stochastic and deterministic processes jointly structure tropical arthropod communities. *Ecol. Lett.* 12, 277–284.
- Ettema, C.H., Yeates, G.W., 2003. Nested spatial biodiversity patterns of nematode genera in a New Zealand forest and pasture soil. *Soil Biol. Biochem.* 35(2), 339–342.
- Franks, A.J., Yates, C.J., Hobbs, R.J., 2009. Defining plant functional groups to guide rare plant management. *Plant Ecol.* 204(2), 207–216.
- Fukami, T., 2010. Community assembly dynamics in space. In: Verhoef, H.A., Morin, P.J. (ed.) *Community ecology: Processes, models, and applications*. Oxford University Press, Oxford, 45–54.
- Fukami, T., Dickie, I.A., Wilkie, P., Paulus, B.C., Park, D., Roberts, A., Buchanan, P.K., Allen, R.B., 2010. Assembly history dictates ecosystem functioning: Evidence from wood decomposer communities. *Ecol. Lett.* 13, 675–684.
- Ganzha, D.S., Kunah, O.N., Zhukov, A.V., Novikova, V.A., 2015. Ekomorficheskaya organizatsiya chernoklenovnikov v psamofilnoy stepi na arene r. Dnepr [Ecomorphic organisation of *Acer tataricum* biocoenosis in sand steppes on arena of the river Dnepr]. *Pitannya Stepovogo Lisoznavstva ta Lisovoyi Rekul'tivatsiyi Zemel* 44, 110–126 (in Russian).
- Gilyarov, M.S., 1949. Osobennosti pochvyi kak sredy obitaniya i ee znachenie v evolyutsii nasekomykh [Peculiarities of the soil as environment and its role in the insects evolution]. *Izd-vo AN SSSR*, Moscow (in Russian).
- Gilyarov, M.S., 1970. Zakonomernosti prispobleniya chlenistonogikh k zhizni na sushe [Laws of the adaptation of arthropods by a life on a land]. *Nauka*, Moscow (in Russian).
- Hutchinson, G.E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 22, 415–427.
- Hutchinson, G.E., 1965. The niche: An abstractly inhabited hypervolume. In: Hutchinson, G.E. (ed.) *The ecological theatre and the evolutionary play*. Yale Univ. Press., New Haven, 26–78.
- Jiménez, J.J., Decaëns, T., Lavelle, P., Rossi, J.-P., 2014. Dissecting the multi-scale spatial relationship of earthworm assemblages with soil environmental variability. *BMC Ecol.* 14, 26.
- Jiménez, J.J., Decaëns, T., Rossi, J.-P., 2012. Soil environmental heterogeneity allows spatial co-occurrence of competitor earthworm species in a gallery forest of the Colombian “Llanos”. *Oikos* 121, 915–926.
- Kirby, K.N., Gerlanc, D., 2013. BootES: An R package for bootstrap confidence intervals on effect sizes. *Behav. Res. Meth.* 45, 905–927.
- Konvalova, T.M., Zhukov, O.V., Pakhomov, O.Y., 2010. GIS-podkhod dlya otsenki izmenchivosti elektroprovodnosti pochvy pod vliyaniem pedoturbatsionnoy aktivnosti slepysha (*Spalax microphthalmus*) [GIS-approach for variability assessment of soil electric conductivity under pedoturbation activity of mole rat (*Spalax microphthalmus*)]. *Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ecol.* 18(1), 58–66.
- Kulbachko, Y., Loza, I., Pakhomov, O., Didur, O., 2011. The zoological remediation of technogen faulted soil in the industrial region of the Ukraine Steppe zone. In: Behnassi, M. et al. (eds.), *Sustainable agricultural development*. Springer Science + Business Media, Dordrecht, Heidelberg, London, New York, 115–123.
- Kunah, O.N., Tryfanova, M.V., Ganzha, D.S., 2014. Zoo- i fitoindikatsiya roli avtotrofnoy i geterotrofnoy konsortsij v organizatsii biogeotsenoza [Zooindication and phytoindication of autotrophic and heterotrophic consortia of biogeocoenoses organization]. *Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytskyi Melitopol State Pedagogical University* 4(2), 115–141 (in Russian).
- Kunah, O.N., Zhukov, A.V., Balyuk, Y.A., 2013. Prostranstvennaya organizatsiya soobschestva mezopedobiontov urbotekhnazema [The spatial organization of the urbotekhnazem mesopedobionts]. *Gruntoznavstvo* 14(3), 76–97 (in Russian).
- Kunah, O.N., Zhukov, A.V., Balyuk, Y.A., 2013. Prostranstvennaya organizatsiya soobschestva pochvennykh mezopedobiontov v usloviyakh rekreatsionnoy nagruzki v lesoparkovom nasazhdenii [The spatial organization of the soil mesopedobionts under recreation impact]. *Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytskyi Melitopol State Pedagogical University* 3(3), 274–286 (in Russian).
- Kunah, O.N., Zhukov, A.V., Balyuk, Y.A., 2013. Prostranstvennoe varirovaniye ekomorficheskoy strukturyi pochvennoy mezofauny i urbazema [The spatial variation of soil mesofauna ecomorphic structure in urbazem]. *Scientific Notes of Taurida National V.I. Vernadsky University. Series Biology and Chemistry* 26(65), 107–126 (in Russian).
- Lavorel, S., Garnier, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.* 16(5), 545–556.
- Legendre, P., 1993. Spatial autocorrelation: Trouble or new paradigm? *Ecology* 74(6), 1659–1673.
- Lysenko, H.M., Kolomyichuk, V.P., Shapoval, V.V., 2010. Synfitoindykatsiyana otsinka roslynnykh uhrupovan' Berdyansk'koho polihonu (Zaporiz'ka obl.) ta yikh polozhennya v ekolohichnomu kontynuimi Prychornomorsk'kykh (Pontychnykh) stepiv [Synphytoindication estimation of plant communities of Berdyansk shooting-range (Zaporizhzhya region) and their position in ecological balance of Prychornomorsk (Pont) steppes]. *Chornomorski Botanical Journal* 6(3), 338–351 (in Ukrainian).
- Matveev, N.M., 2011. Osnovnyi stepnogo lesovedeniya professora A.L. Belgarda i ih sovremennaya interpretatsiya [Professor's A.L. Belgard basis of the steppe forest science in modern context]. *Samara University Press*, Samara (in Russian).
- Medvedev, V.V., 2009. Tverdost pochvyi [Soil penetration resistance]. *Gorodskaya Tipografiya*, Kharkov (in Russian).
- 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.
- Moonen, A.-C., Barberi, P., 2008. Functional biodiversity: An agroecosystem approach. *Agric. Ecosyst. Environ.* 127, 7–21.
- Ni, J., 2003. Plant functional types and climate along a precipitation gradient in temperate grasslands, north-east China and south-east Mongolia. *J. Arid Environ.* 53(4), 501–516.
- Rossi, J.P., 2003. Clusters in earthworm spatial distribution. *Pedobiologia* 47, 490–496.
- Rossi, J.-P., Delaville, L., Quénéhervé P., 1996. Microspatial structure of a plant-parasitic nematode community in a sugarcane field in Martinique. *Appl. Soil Ecol.* 3, 17–26.
- Santoul, F., Cayrou, J., Mastroiello, S., Cereghino, R., 2005. Spatial patterns of the biological traits of freshwater fish communities in south-west France. *J. Fish Biol.* 66, 301–314.

- Schoener, T.W., 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185(4145), 27–39.
- Seebacher, D., Dirnböck, T., Dullinger, S., Karrer, G., 2012. Small-scale variation of plant traits in a temperate forest understory in relation to environmental conditions and disturbance. *STAPFIA* 97, 153–168.
- Shtirts, A.D., 2015. Ekologicheskaya struktura naseleniya pantisirnykh kleshhej (kar'er «Osnovnoj», Donetskaya oblast') [The ecological structure of oribatid mites population ('Osnovnoy' quarry, Donetsk region)]. *Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytskyi Melitopol State Pedagogical University* 5(2), 16–30 (in Russian).
- Tarasov, V.V., 2005. Flora Dnipropetrovs'koyi i Zaporiz'koyi oblastey [Dnipropetrovsk an Zaporozhie regions flora]. Dnipropetrovsk University Press, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Tarasov, V.V., 2012. Flora Dnipropetrovs'koyi i Zaporiz'koyi oblastey [Dnipropetrovsk an Zaporozhie regions flora]. Second ed. Lira, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- 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.
- Vadyunina, A.F., Korchagina, Z.A., 1986. *Metody issledovaniya fizicheskikh svoystv pochv* [Methods of research of physical properties of soils]. Agropromizdat, Moscow (in Russian).
- Weslien, J., Djupström, L.B., Schroeder, M., Widenfalk, O., 2011. Long-term priority effects among insects and fungi colonizing decaying wood. *J. Anim. Ecol.* 80, 1155–1162.
- Whalen, J.K., 2004. Spatial and temporal distribution of earthworm patches in corn field, hayfield and forest systems of southwestern Quebec, Canada. *Appl. Soil Ecol.* 27(2), 143–151.
- Wilson, J.B., Habiba, G., 1995. Limitation to species coexistence: Evidence for competition from field observations, using a patch model. *J. Veg. Sci.* 6, 369–376.
- Zhukov, A.V., Kunah, O.N., Balyuk, Y.A., 2015. Prostranstvennaya organizatsiya soobshchestva mezopedobiontov gorodskoy pochvy [The spatial organisation of city soils mesopedobionts community]. *Kharkov Entomological Society Gazette* 23(1), 46–57 (in Russian).
- Zhukov, O.V., 2009. Ekomorfnyy analiz konsortsiy gruntovykh tvaryn [Ecomorphic analysis of the soil animals consortias]. *Vyd-vo «Svidler A. L.»*, Dnipropetrovsk (in Ukrainian).
- Zhukov, O.V., 2010. Ekomorfy Bel'harda–Akimova ta ekolohichni matrytsi [Belgard-Akimov ecomorphes and ecological matrixes]. *Ecology and Noospherology* 21(3–4), 109–111 (in Ukrainian).

*Надійшла до редколегії 17.01.2016*