УДК 595.142.3

О. Н. Кунах[1], М. В. Трифанова[2], Д. С. Ганжа[2]

ЗОО- И ФИТОИНДИКАЦИЯ РОЛИ АВТОТРОФНОЙ И ГЕТЕРОТРОФНОЙ КОНСОРЦИЙ В ОРГАНИЗАЦИИ БИОГЕОЦЕНОЗА

[1]Днепропетровский национальный университет имени Олеся Гончара, ул. Научная, 10, корп. № 17, Днепропетровск, 49000, Украина
[2]Природный заповедник «Днепровско-Орельский»,
e-mail: dopz@ukr.net

В работе приведены результаты изучения экоморфической структуры почвенной мезофауны прилежащей к природному заповеднику «Днепровско-Орельский» территории (о-ве Погорелый или «Дикая Коса») методами OMI- и RLQ-анализа. Выявлены компоненты изменчивости экоморфической структуры животного населения почвы (в пределах колониального поселения *Ardea cinerea* L.), которые обусловлены влиянием автотрофной и гетеротрофной консорций, а также воздействием эдафических свойств биогеоценоза. Показано, что характерной особенностью исследуемой территории является повышенный уровень и динамичность минерального питания, а также обеспеченность почвы азотом. Приведены характеристики таксономического и экологического разнообразия сообществ мезопедобионтов. Установлен ценоморфический вид животного населения, как болотно-лесной. На основании совместного измерения эдафических характеристик и особенностей структуры животного населения оценены свойства экологической ниши почвенной мезофауны.

Ключевые слова: фитоиндикационное оценивание, почвенная мезофауна, экоморфический анализ, консорции, колониальное поселение.

О. М. Кунах[1], М. В. Трифанова[2], Д. С. Ганжа[2]

ЗОО- ТА ФІТОІНДИКАЦІЯ АВТОТРОФНОЇ ТА ГЕТЕРОТРОФНОЇ КОНСОРЦІЙ В ОРГАНІЗАЦІЇ БІОГЕОЦЕНОЗУ

[1]Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара, вул. Наукова, 10, корп. № 17, Дніпропетровськ, 49000, Україна
[2]Природний заповідник «Дніпровсько-Орільський»,
e-mail: dopz@ukr.net

В роботі наведені результати вивчення екоморфічної структури ґрунтової мезофауни території, яка є прилеглою до природного заповідника «Дніпровсько-Орільський» (о-в Погорілий або «Дика Коса») методами OMI- и RLQ-анализу. Виявлені компоненти мінливості екоморфічної структури тваринного населення ґрунту (в межах колоніального поселення *Ardea cinerea* L.), які обумовлені впливом автотрофної та гетеротрофної консорцій, а також впливом едафічних властивостей біогеоценозу. Показано, що характерною особливістю досліджуваної території є підвищений рівень та динамічність мінерального живлення, а також забезпеченість ґрунту азотом.

Наведені характеристики таксономічного та екологічного різноманіття угруповань мезопедобіонтів. Встановлений ценоморфічний вигляд тваринного населення, як болотно-лісовий. На основі сумісного виміру едафічних характеристик та особливостей структури тваринного населення оцінено властивості екологічної ніші ґрунтової мезофауни.

Ключові слова: фітоіндикаційне оцінювання, ґрунтова мезофауна, екоморфічний аналіз, консорції, колоніальне поселення.

O. N. Kunah[1], M. V. Tryfanova[2], D. S.Ganzha[2]

ZOOINDICATION AND PHYTOINDICATION OF AUTOTROPHIC AND HETEROTROPHIC CONSORTIA OF BIOGEOCOENOSES ORGANIZATION

[1]*Oles Gonchar Dnipropetrovsk National University,*
Scientific St. 10, Box 17, Dnepropetrovsk, 49000, Ukraine
[2]*Dneprovsko-Orylskiy Natural Reserve,*
e-mail: dopz@ukr.net

The main results of ecomorfology structure of soil mesofauna in the adjacent area of Dneprovsko-Orylskiy Natural Reserve (Ireland Pogorily ore Dyka Kosa) have been presented by the methods of OMI- and RLQ – analysis. The components of variability of the soil animal world (in colony of *Ardea cinerea* L.), which is conditioned by auto- and heterotrophic consortia and also by influence of edaphically properties of biogeocoenoses were determined. Also we registered the high level and dynamics of mineral feed and presence of nitrogen in the soil. The results of description of taxonomic and ecological diversity in association of mesopedobionts were presented. We proved that the coenomorphic type of the animals was bog-forest. On the basic of joint measuring of edaphically descriptions and features of fauna structure we estimated the properties of ecological niche of soil mesofauna.

Key words: estimation of phytoindication, soil mesofauna, ecomorphic analysis, consortia, bird colonies.

Введение

Каждый организм обычно входит в состав биоценоза не сам по себе, а в составе какого-либо консорция, состоящего из одной особи вида-эдификатора консорция и целого ряда особей эпибионтов и эндобионтов, послеляющихся на теле или в теле эдификатора (Беклемишев, 1951). В пойменных лесах р. Днепр тополь черный является эдификатором, который определяет биогеоценотическую специфику сообществ живых организмов в группе типов леса – осокорниках (Бельгард, 1950). Закономерно, что этот вид является центром автотрофных консорций, определяющих функциональный облик продолжительнопоемных лесов. Колонии цапли серой представляют собой уникальное явление природы в лесах степной зоны Украины. Цапля серая – весьма крупная птица, распределение колоний которых закономерно имеет очень низкую плотность. Само же колониальное поселение является сосредоточением большого количества функционально активных животных.

Активность цапель в колонии имеет топический аспект (связь с крупными древесными растениями-эдификаторами, расположение гнезд на определенной высоте) (Мацюра, 2011), трофический (птицы питаются в пределах значительной акватории и сосредотачивают большое количество органического вещества в пределах колонии) (Мацюра, 2011), форический (перенос пищи для птенцов и строительного материала для гнезд, концентрация значительного количества органического опада – не съеденные остатки пищи, экскременты, мертвые птенцы) (Мацюра, 2011), фабрический аспект (строительство массивных гнезд, трансформация кронной архитектоники) (Мацюра, 2011). Все это позволяет рассматривать колонию цапли серой как центр гетеротрофной консорции (Вовк, 2012). В этой связи важно найти способ оценки консортивного влияния автотрофной и гетеротрофной консорций. Задача усложняется тем обстоятельством, что эти центры этих консорций пространственно совмещены – гнезда цапель в пределах изученной колонии расположены исключительно на деревьях тополя черного (Вовк, 2012).

Высокий уровень попадания питательных веществ от колоний птиц значительно изменяет растительный покров в пределах колонии (Мацюра, 2011; Вовк, Ганжа, 2013), а почвы обладают экстраординарным количеством органического углерода, азота, фосфора и обменных катионов (Mun, 1997; Anderson, Polis, 1999; Ligeza, Smal, 2003; Wait et al., 2005). Животное население почв является надежным индикатором направленности биогеоценотических процессов (Гиляров, 1965; Жуков, 2009; Кунах и др., 2013). Растительный покров обладает значительной индикационной способностью даже на уровне крупномасштабного картографирования (Дидух и др., 1997; Демидов и др., 2013). Поэтому в данной работе в качестве монитора функционального организующего влияния консорций на биогеоценоз рассматриваются экоморфическая структура сообщества почвенной мезофауны и фитоиндикационные шкалы растений. Альтернативным источником вариабельности экологических условий, которые оказывают воздействие на сообщество живых организмов, являются эдафические условия биогеоценоза. Физические характеристики почвы описывают экологическую обстановку в почве (Карпачевский, 2010). Вариабельность физических параметров почвы может иметь источник среди геоморфологических особенностей местообитания, свойств почвообразующей породы и режима поемности, а также может на себе испытывать влияние консорций в биогеоценозе.

Целью данной работы является выявить компоненты изменчивости экоморфической структуры животного населения почвы, находящегося в пределах колонии цапли серой, обусловленные влиянием автотрофной и гетеротрофной консорций, а также воздействием эдафических свойств биогеоценоза.

Материал и Методы Исследования

Исследования проведены в полевые сезоны 2011, 2012 и 2013 г. Колония цапли серой находится на Днепровском острове Погорелом, или «Дикая коса» (48°29'38.09"с.ш. и 34°45'2.26"в.д.). Образование колониального поселения произошло в следствие переселения птиц из колонии на территории природного заповедника «Днепровско-Орельский» (Вовк, 2012). В пределах колонии птиц был заложен экспериментальный полигон, который состоит из 5 трансект, направленных параллельно руслу р. Днепр. Каждая трансекта составлена из 25 пробных точек. Расстояние между рядами в полигоне составляет 2 м.

В каждой точке были сделаны почвенно-зоологические пробы для сбора почвенной мезофауны (результаты представлены как *L*-таблица), проведено измерение температуры, электропроводности и твердости почвы, мощности подстилки и высоты травостоя (*R*-таблица). Почвенно-зоологические пробы имели размер 25×25 см. Измерение твердости почв производились в полевых условиях с помощью ручного пенетрометра Eijkelkamp на глубину до 50 см с интервалом 5 см. Средняя погрешность результатов измерений прибора составляет ±8 %. Измерения производились конусом с размером поперечного сечения 2 см^2. В пределах каждой точки измерения твердости почвы производились 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. Целлюлозолитическую активность измеряли аппликационным методом (Трифанова та ін., 2014). Местоположение стволов деревьев тополя черного определяли рулеткой в локальной системе координат. С помощью инструмента Kernel Density ГИС-пакета ArcMap 10.0 была вычислена плотность точечных объектов – стволов деревьев – с радиусом поиска 5 м (переменная Dens_P_nigra). Аналогично вычислена плотность поселения птиц с учетом числа гнезд на деревьях (Dens_Nest). Между плотностью стволов тополя черного и плотностью гнезд цапли серой существует закономерная корреляционная связь (r = 0,64, p = 0,00). Для того, чтобы вычленить компоненту, связанную с возможным воздействием именно гнезд, а не стволов, в качестве маркера консортивного воздействия колонии (переменная Nest) использовались остатки регрессионной модели: Dens_Nest = 0,01 + 2,49 Dens_P_nigra (R^2 = 0,41).

Характеристика экоморф растений приведена по А. Л. Бельгарду (1950) и В. В. Тарасову (2005), значения фитоиндикационных шкал растений – по Д. Н. Цыганову (1983). Фитоиндикационная оценка градаций экологических факторов проведена по Г.Н. Бузук и О.В. Созинову (2009). *Q*-таблица представлена экоморфами почвенных животных (Жуков и др., 2007; Жуков, 2009). 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), RLQ-анализа – в работе О. Н. Кунах и соавт. (2013).

Результаты и Обсуждение

Участок представляет собой лес в прирусловой пойме р. Днепр. Древесные растения представлены тополем черным (*Populus nigra* L.) и грушей обыкновенной (*Pyrus communis* L.); лесной подрост и кустарники представлены бузиной черной (*Sambucus nigra* L.), аморфой кустарниковой (*Amorpha fruticosa* L.), бересклетом европейским (*Euonymus europaea* L.). В травостое обильны подмаренники мягкий, северный и цепкий (*Galium mollugo* L., *G. boreale* L., *G. aparine* L.), гравилат городской (*Geum urbanum* L.), мятлики дубравный и луговой (*Poa nemoralis* L. и *P. pratensis* L.). Всего на полигоне обнаружено 55 видов сосудистых растений.

Растительность имеет лесной облик (96,55 % проективного покрытия представлено лесной ценоморфой) - см. табл. 1.

Таблица 1. **Экоморфическая структура растительности и фитоиндикационные шкалы в зоне колонии серой цапли** (в % от проективного покрытия)

Экоморфы	Год			В среднем за период (всего для числа видов)
	2011	2012	2013	
Видовое богатство	35	44	37	55
Экоморфы А. Л. Бельгарда				
Ценоморфы				
Pal	0,01%	5,00%	0,32%	0,27%
Pr	1,07%	5,17%	2,29%	1,79%
Ps	0,06%	0,52%	0,00%	0,04%
Sil	96,70%	82,59%	96,91%	96,55%
St	2,17%	6,72%	0,48%	1,36%
Трофоморфы				
OgTr	13,68%	19,31%	13,38%	13,63%
MsTr	0,00%	0,17%	1,58%	0,84%
MsTr	33,50%	40,00%	46,36%	40,45%
MgTr	52,82%	40,52%	38,68%	45,08%
Гигроморфы				
MsKs	3,89%	9,31%	7,56%	5,94%
KsMs	57,68%	37,24%	29,04%	42,10%
Ms	38,42%	47,41%	62,84%	51,56%
HgMs	0,00%	1,03%	0,02%	0,03%
MsHg	0,00%	4,83%	0,22%	0,21%
Hg	0,01%	0,17%	0,31%	0,17%

		Гелиоморфы		
HeSc	0,23%	4,14%	0,37%	0,38%
ScHe	96,68%	91,21%	99,21%	97,92%
He	3,10%	4,66%	0,42%	1,71%
		Фитоиндикационные шкалы *Д.* Н. Цыганова		
Tm	9,68	9,74	10,45	9,96
Kn	9,38	9,58	8,63	9,20
Om	7,43	7,54	8,18	7,72
Cr	9,82	9,55	10,06	9,81
Hd	12,87	13,31	13,22	13,13
Tr	5,26	5,72	5,70	5,56
Nt	10,94	10,55	9,02	10,17
Rc	9,91	9,13	9,49	9,51
Lc	1,03	1,08	0,83	0,98

За период исследований значительной трансформации ценоморфической структуры отмечено не было. Фитоиндикационное оценивание позволяет трофотоп изучаемого полигона оценить как переходный между мезотрофным и мегатрофным (40,45 % проективного покрытия – мезотрофы, 45,08 % – мегатрофы). На протяжении периода исследований наблюдалась устойчивая тенденция по снижению доли мегатрофов и увеличению доли мезотрофов. Тип трофического режима эдафотопа можно оценить как переходный между богатыми и среднебогатыми почвами. Гигротоп в целом имеет переходный характер между ксеромезофильным и мезофильным (42,10 % проективного покрытия представлено ксеромезофилами, а 51,56 % – мезофилами). Во временной динамике четко выражен тренд снижения доли ксеромезофилов и увеличения доли мезофилов. Гигротоп можно оценить как переходный между свежеватым и свежим. Среди гелиоморф преобладают сциогелиофилы (97,92 %), индицируя полуосветленный тип светового режима.

Полученные данные свидетельствуют о том, что данное растительное сообщество в пределах колонии серой цапли демонстрирует переход от типа леса вязо-осокорник с вейником наземным (С″$_{1–2}$) к типу леса осокорник с костром безостым (ВС″$_2$). Можно предполагать, что такая динамика инициирована функциональной активностью колонии цапель.

Фитоиндикационное оценивание позволяет отнести термоклимат изучаемого биогеоценоза к неморальному типу. Количество получаемого тепла составляет 49,8 (48,4–52,25) ккал/см^2*год. Наблюдается устойчивая тенденция по увеличению радиационного баланса в пределах периода изучения.

Характеристики континентальности достаточно стабильны. В целом, континентальность можно отнести к материковому типу (Kn = 9,20).

Омброклимат является субаридным с явной тенденцией в направлении увеличения гумидности. Криоклимат относится к типу мягких зим со средней температурой самого холодного месяца –0,59°С. Водный режим почвы можно отнести к влажно-лесолуговому типу (Hd = 13,13). Режим минерального питания относится к типу небогатых почв (Tr = 5,56). Режим обеспеченности почвы азотом относится к категории богатых – избыточно богатых азотом почвы (Nt = 10,17). В течении периода исследований этот показатель устойчиво снижался – от 10,94 в 2011 г. (избыточно богатые азотом почвы) до 9,02 в 2013 г. (богатые азотом почвы). По режиму кислотности почвы изучаемого биогеоценоза относятся к нейтральным. Световой режим относится к типу открытых пространств.

Таким образом, фитоиндикационное оценивание дает более устойчивые характеристики экологической обстановки в пределах изучаемого биогеоценоза. Характерной особенностью территории вблизи колонии цапель является повышенный уровень и динамичность режима минерального питания и обеспеченности почвы азотом. Это обстоятельство можно очевидно связать с экскреторной деятельностью гетеротрофного концентра – серой цаплей.

Объединяя результаты экоморфического анализа и фитоиндикационного оценивания мы можем установить тип изучаемого биогеоценоза как продолжительно пойменный осокорник с костром безостым (ВС″$_2$) с полуосветленным типом светового режима.

Характеристика таксономического и экологического разнообразия сообщества мезопедобионтов изучаемого полигона представлено в табл. 2.
На исследуемом участке было обнаружено 33 вида почвенных животных. Плотность почвенной мезофауны изученного полигона составляет 112,46 экз./м^2. Доминирующее положение в сообществе занимают мокрицы *Trachelipus rathkii* (14,02 экз./м^2), которые являются активными разрушителями лесной подстилки. Несколько меньше численность хищных пауков (11,58 экз./м^2) и растительноядных личинок пыльцеедов *Isomira murina* (9,75 экз./м^2).

Комплекс хищников представлен 5 видами губоногих многоножек, среди которых преобладают собственно почвенные *Geophilus proximus*. Разнообразна группа личинок жуков-щелкунов, которая представлена 4 хищными видами, среди которых наиболее часто встречается *Agrypnus murinus*. Относительно высокая плотность населения отмечена для личинок двукрылых. Сапрофаги Tipulidae и хищные Therevidae составляют основу комплекса Diptera в почве изучаемого участка. Дождевые черви представлены почвенно-подстилочным видом *Eisenia nordenskioldi* и подстилочным амфибионтом *Eiseniella tetraedra.*

Последний вид обладает способностью проявлять активную жизнедеятельность в переувлажненных местообитаниях.

Таблица 2. **Видовой состав и обилие почвенной мезофауны в зоне колонии серой цапли**

Класс	Семейство	Вид	Ценоморфа	Гигроморфа	Ценотро фморфа	Топоморфа	Трофоморфы	Форморморфы	Плотность, экз./м²
Oligohaeta	Lumbricidae	*Eisenia nordenskioldi nordenskioldi* (Eisen, 1879)	Pr	Hg	MgTr	Ep	SF	B4	3,20
		Eiseniella tetraedra tetraedra (Savigny, 1826)	Pal	UHg	MgTr	Ep	SF	B4	6,25
Arachnida	Aranei	Aranei	Sil	Ms	MsTr	Ep	ZF	A3	11,58
	Geophilidae	*Geophilus proximus* C.L.Koch 1847	Pr	Hg	MsTr	Anec	ZF	A2	5,03
		Pachimerium ferrugineum C.L. Koch	St	Ks	ObgTr	Ep	ZF	A2	0,30
Chilopoda	Lithobiidae	*Lithobius (Lithobius) forficatus* (Linnaeus 1758)	Sil	Ms	MsTr	Ep	ZF	A3	1,98
		Lithobius (Monotarsobius) aeruginosus L. Koch 1862	Pr	UHg	MsTr	Ep	ZF	A1	1,07
		Lithobius (Monotarsobius) curtipes C.L. Koch 1847	Pr	Hg	MsTr	Ep	ZF	A2	1,22
	Alleculidae	*Isomira murina* (Linnaeus 1758)	Sil	Ms	MsTr	End	FF	B6	9,75
	Cantharidae	*Malthodes (Malthodes) marginatus* (Latreille 1806)	Sil	Ms	MsTr	End	ZF	A3	0,15
	Carabidae	Carabidae (im.)	Sil	Ms	MsTr	Ep	ZF	A3	3,20
	Chrysomelidae	Chrysomelidae	Sil	Ms	MsTr	End	FF	B7	6,10
	Curculionidae	Curculionidae	Sil	Ms	MsTr	End	FF	B7	3,35
		Agrypnus murinus (Linnaeus 1758)	Sil	Ks	MsTr	End	ZF	B5	2,29
	Elateridae	*Athous (Athous) haemorrhoidalis* (Fabricius 1801)	Pr	Hg	MgTr	End	ZF	B5	0,15
		Ampedus (Ampedus) balteatus (Linnaeus 1758)	Pr	Ms	ObgTr	Ep	ZF	B5	0,15
		Prosternon tessellatum (Linnaeus 1758)	Pr	Ks	ObgTr	End	ZF	B5	1,68
Insecta	Tenebrionidae	*Cylindronotus (Nalassus) brevicollis* Kuster, 1850	Sil	Ks	UMgTr	End	FF	B6	0,15
	Rutelidae	*Anisoplia (Anisoplia) deserticola* Fischer von Waldheim 1824	Sil	Ms	MsTr	End	FF	B7	0,46
	Haliplidae	Haliplidae	Pal	UHg	MsTr	End	ZF	A2	2,59
	Forficulidae	*Forficula auricularia* Linnaeus 1758	Pr	UHg	MsTr	Ep	SF	A3	0,30
	Diptera	Diptera (larv.)	Sil	Ms	MsTr	Ep	SF	B4	0,61
	Rhagionidae	Rhagionidae (larv.)	Sil	Ks	ObgTr	End	ZF	A1	1,22
	Stratiomyidae	Stratiomyidae (larv.)	Sil	Ms	MsTr	Ep	ZF	A2	0,15
	Therevidae	Therevidae (larv.)	Sil	Ms	MsTr	Ep	ZF	A2	4,72
	Tipulidae	Tipulidae (larv.).	Pal	UHg	MsTr	Ep	SF	B4	4,42
Malacostraca	Trachelipodidae	*Trachelipus rathkii* (Brandt 1833)	Pr	UHg	MsTr	Ep	SF	A3	14,02
	Cochlicopidae	*Cochlicopa lubrica* (Müller 1774)	Sil	Hg	MsTr	Ep	FF	A1	6,25
	Gastrodontidae	*Zonitoides (Zonitoides) nitidus* (O.F. Muller 1774)	Pal	UHg	UMgTr	Ep	FF	A3	3,81
	Helicidae	*Cepaea (Austrotaches) vindobonensis* (C. Pfeiffer 1828)	Sil	Ms	MsTr	Ep	FF	A3	0,15
Gastropoda	Succineidae	*Succinea oblonga* (Draparnaud 1801)	Pal	UHg	MsTr	Ep	FF	A3	6,40
	Valloniidae	*Vallonia pulchella* (Müller, 1774)	Pal	UHg	UMgTr	Ep	FF	A1	5,03
	Vitrinidae	*Vitrina pellucida* (Müller, 1774)	Pal	UHg	MsTr	Ep	FF	A3	4,72

Примечания: St – степанты, Pr – праганты, 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; форморфы: 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

Эврифагов с тенденцией к сапрофаги является уховертка *Forficula auricularia*. Комплекс фитофагов представлен личинками насекомых и моллюсками. Помимо отмеченных ранее личинок пыльцеедов растительноядные личинки насекомых представлены чернотелками *Cylindronotus brevicollis*, и С-образными личинками *Anisoplia deserticola*, Chrysomelidae и Curculionidae. Моллюски представлены 6 видами из 6 семейств. Наиболее типичным является *Succinea oblonga*.

Основу ценоморфической структуры мезофауны изучаемого полигона составляют сильванты (44,3 % по обилию), несколько меньше палюдантов (29,5 %) и пратантов (23,8 %), минорные позиции занимают степанты (2,3 %) (рис. 1). Таким образом, ценоморфический облик животного населения изучаемого полигона можно охарактеризовать как болотно-лесной.

Среди гигроморф преобладают ультрагигрофилы (43,2 %), несколько меньше мезофилов (38,8 %), гигрофилов (14,1 %) и эпизодически встречаются ксерофилы (3,9 %). Гигроморфическая структура вскрывает гетерогенность сообщества, что отражается в превалировании ультрагигрофильной и мезофильной компонент, которые не являются соседствующими в градиенте условий влажности. В сообществе доминируют мезотрофоценоморфы (80,5 %). В структуре топоморф преобладают эпигейные формы (70,7 %). Характерна очень низкая представленность норников (4,5 %). Трофическая структура является сбалансированной: трофоморфы представлены примерно в равных долях. В трофической структуре доминантами являются фитофаги (41,1 %), несколько меньше хищников (33,3 %) и сапрофагов (25,6 %). Среди фороморф доминируют животные, перемещающиеся с помощью существующей трещиноватости почвы, размеры тела которых больше полостей в подстилке или соизмеримые с крупными щелями или трещинами в почве (А3, 41,2 %). В целом, для фороморфической структуры животного населения почвы в зоне колонии цапли серой характерно преобладание животных, которые используют существующие возможности для перемещения в почве (группа фороморф А), а не прокладывающих ходы в почве самостоятельно (группа фороморф В).

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

Для твердости почвы в изучаемом участке характерно монотонное увеличение с ростом глубины вплоть до слоя 70–75 см, после чего твердость несколько уменьшается. В верхнем почвенном слое твердость в среднем составляет 1,70 МПа, а в слое 70–75 см – 3,58 МПа. Средние значения твердости почвы в пределах изучаемого полигона превышают критические для роста корневых систем растений (3–3,5 МПА) уже начиная с почвенных слоев 30–35 см (Медведев, 2008). Однако минимальные значения твердости 0,5 МПа наблюдаются вплоть до наибольшей измеренной глубины.

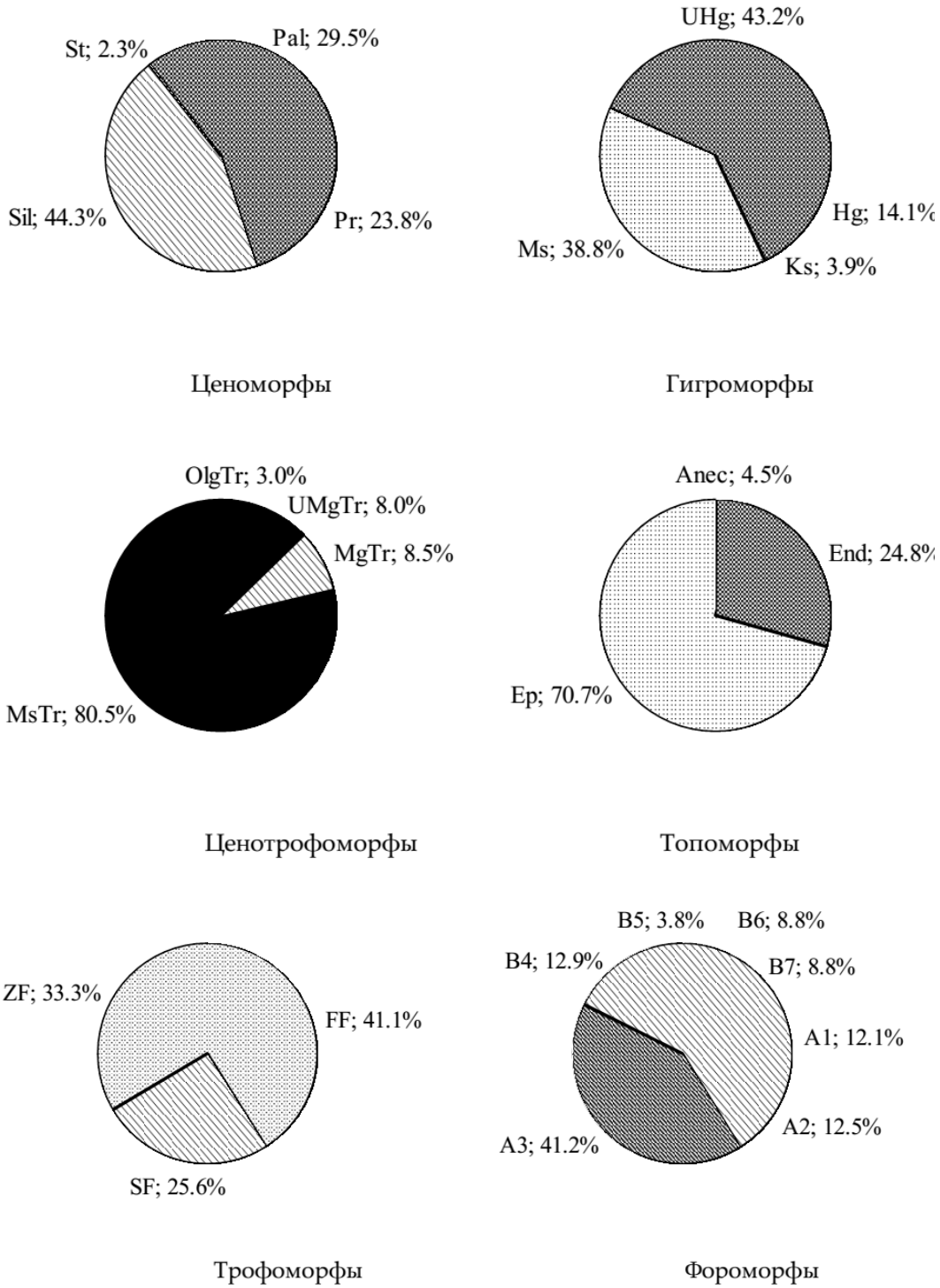

Рис. 1. Экологическая структура почвенной мезофауны.
Условные обозначения: см. табл. 1; численность трофических групп приведена в логарифмическом масштабе.

Это позволяет предположить высокое структурирующее влияние пространственной вариабельности твердости почвы на организацию почвенного животного населения. Установлено, что локальный максимум коэффициента вариации твердости наблюдается в почвенных слоях 25–30 и 45–50 см, и составляет 35,08–36,28 %. В слое почвы 70–75 см наблюдается локальный минимум коэффициента вариации. На большей глубине происходит возрастание и стабилизация коэффициента вариации до уровня 31,56–31,97 %.

Электропроводность почвы в среднем составляет 0,44 дСм/см и характеризуется коэффициентом вариации 39,42 %. Максимальные значения могут достигать уровня 1,00 дСм/м, что значительно меньше нижнего порога негативного воздействия на растительность высоких концентраций электролитов – 1,5–2,0 дСм/м (Смагин и др., 2006).

Температура почвенного слоя 5–7 см в период проведения исследования составляла 16,19° С при коэффициенте вариации 6,30 %.

Мощность растительной подстилки в пределах участка составляет 0,49 см с коэффициентом вариации 69,07 %. Коэффициент вариации для высоты травостоя составляет 58,82 % при среднем уровне этого показателя 26,31 см.

Совместное измерение эдафических характеристик и особенностей структуры животного населения позволили оценить свойства экологической ниши почвенной мезофауны (табл. 4).

Общая инерция, которая может быть вычислена в результате OMI-анализа, пропорциональна средней маргинальности видов сообщества и представляет собой количественную оценку влияния факторов окружающей среды на сепарацию видов. В результате проведенного анализа установлено, что общая инерция составляет 3,09. Первая ось, полученная в результате OMI-анализа, описывает 40,49 %, а вторая – 13,79 %, третья – 12,54 % инерции. Таким образом, первые три оси описывают 66,82 % инерции, что вполне достаточно, для того, чтобы описание дифференциации экологических ниш мезофауны на изучаемом полигоне проводить в пространстве первых трех осей. Для среднего значения маргинальности сообщества (OMI = 4,51) уровень значимости составляет $p = 0,01$, что свидетельствует о важной роли выбранных переменных среды для структурирования сообщества почвенной мезофауны.

Маргинальность, которая статистически достоверно отличается от случайной альтернативы, характерна для 20 видов из 24, для которых проведен OMI-анализ (табл. 4).

Таким образом, для значительного числа видов мезофауны изучаемого полигона типичные эдафические условия не совпадают с центроидом их экологической ниши. С другой стороны, для ряда видов маргинальность не достоверно отличается от типичных условий в пределах полигона, что свидетельствует об оптимальности условий для этих видов.

Таблица 3. **Детерминанты экологического пространства почвенной мезофауны**

Параметры среды	Среднее	Доверительный интервал		CV, %	OMI-оси			RLQ-оси		
		– 95 %	+ 95%		1	2	3	1	2	3
Твердость почвы на глубине, МПа										
0–5 см	1,17	1,11	1,24	30,27	–0,73	–0,43	–	0,75	0,23	–
5–10 см	1,39	1,32	1,45	25,86	–0,80	–0,59	–0,21	0,83	0,38	–0,21
10–15 см	1,68	1,59	1,77	31,79	–0,79	–0,57	–0,20	0,84	0,38	–0,21
15–20 см	1,80	1,69	1,91	34,21	–0,75	–0,59	–0,28	0,80	0,38	–0,30
20–25 см	1,97	1,83	2,10	38,16	–0,70	–0,65	–0,35	0,73	0,51	–0,35
25–30 см	2,13	2,00	2,26	34,66	–0,73	–0,63	–0,33	0,73	0,46	–0,35
30–35 см	2,27	2,13	2,40	33,32	–0,75	–0,40	–0,32	0,72	–	–0,37
35–40 см	2,30	2,17	2,44	32,83	–0,66	–0,25	–0,25	0,61	–	–0,32
40–45 см	2,38	2,26	2,50	29,00	–0,60	–0,25	–0,33	0,57	–	–0,40
45–50 см	2,63	2,49	2,77	29,96	–0,58	–0,25	–0,53	0,57	–	–0,54
50–55 см	2,83	2,69	2,98	28,40	–0,52	–0,18	–0,70	0,57	–	–0,60
55–60 см	2,93	2,79	3,08	28,34	–0,35	–	–0,67	0,42	–	–0,53
60–65 см	3,10	2,95	3,25	28,13	–0,31	–0,45	–0,49	0,35	–	–0,56
65–70 см	3,24	3,09	3,39	26,32	–0,20	–0,46	–0,47	0,25	–	–0,65
70–75 см	3,20	3,06	3,34	25,00	–	–0,32	–0,41	–	–	–0,57
75–80 см	3,37	3,22	3,52	25,34	–	–0,21	–0,45	–	–0,18	–0,58
80–85 см	3,37	3,21	3,52	26,09	–	–0,21	–0,55	–	–	–0,67
85–90 см	3,40	3,24	3,57	27,72	–	–0,21	–0,69	–	–0,18	–0,78
90–95 см	3,51	3,33	3,69	28,63	–	–	–0,66	–	–0,21	–0,77
95–100 см	3,62	3,45	3,79	26,14	–	–	–0,63	–	–0,21	–0,74
Экологические предикторы										
Dens_P_nigra	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Nest	–	–	–	–	–0,19	0,22	–	0,27	–0,28	–
Temp	8,92	8,77	9,06	9,11	0,29	–0,40	–	–0,28	0,49	–0,21
Cell	84,32	83,19	85,45	7,59	0,19	–0,23	–	–0,20	0,44	–
Фитоиндикационные оценки по Д. Н. Цыганову										
Tm	10,39	10,38	10,40	0,65	0,27	0,48	–0,31	–0,18	–	–
Kn	8,68	8,65	8,70	1,60	–	0,33	–0,35	–	–	–
Om	8,17	8,16	8,19	1,26	–0,33	–0,49	0,20	0,27	–	–
Cr	10,06	10,05	10,08	0,70	0,25	0,26	–0,37	–	–	–0,25
Hd	13,08	13,04	13,12	1,73	–	–0,23	0,18	–	–0,19	–
Tr	5,78	5,76	5,80	1,91	–	0,25	–0,44	0,20	–	–0,21
Nt	9,30	9,28	9,31	1,09	0,38	0,47	–0,18	–0,30	–0,28	–
Rc	9,63	9,61	9,64	0,83	–0,19	0,33	–	0,19	–0,43	0,20
Lc	0,92	0,92	0,93	2,93	–	–0,22	–	–	–0,21	–0,27

Условные обозначения: Dens_P_nigra – плотность деревьев осокоря черного; Nest – остаток регрессионной модели плотности гнезд серой цапли; Dist – расстояние от гнезд серой цапли, м; Temp – температура слоя почвы 5–7 см, °С, 23.04.2013; Cell – целлюлозолитическая активность почвы, в %/30 суток.

Маргинальность ниши указывает на степень отличия оптимальных условий для обитания вида от типичных условий в пределах данного местообитания. Толерантность ниши – величина, обратная специализации: чем больше толерантность, тем меньше специализация.

Таблица 4. **Анализ маргинальности видов сообщества мезофауны**

Виды	Сокращение	Инерция	OMI	Tol	Rtol	*p*-уровень
Agrypnus murinus	A_murinus	41,28	18,30	9,70	72,00	0,01
Anisoplia deserticola	A_deserticola	44,05	26,20	9,60	64,20	0,37
Aranea	Aranea	30,49	4,20	7,10	88,70	0,03
Carabidae	Carabidae	46,44	12,00	8,80	79,20	0,02
Chrysomelidae	Chrysomelidae	31,79	5,60	9,00	85,40	0,02
Cochlicopa lubrica	C_lubrica	31,04	6,80	10,80	82,30	0,02
Curculionidae	Curculionidae	34,63	22,50	11,20	66,20	0,01
Eisenia nordenskioldi	E_nordenskioldi	28,34	21,80	10,60	67,60	0,05
Eiseniella tetraedra	E_tetraedra	41,21	7,20	16,10	76,70	0,01
Geophilus proximus	G_proximus	36,06	17,40	10,90	71,80	0,01
Haliplidae	Haliplidae	34,54	7,80	3,70	88,40	0,26
Isomira murina	I_murina	31,98	4,20	11,40	84,40	0,01
Lithobius aeruginosus	L_aeruginosus	25,52	30,50	4,80	64,70	0,02
Lithobius curtipes	L_curtipes	40,96	23,30	8,60	68,10	0,05
Lithobius forficatus	L_forficatus	26,31	9,00	6,50	84,50	0,32
Prosternon tessellatum	P_tessellatum	34,50	18,30	19,60	62,10	0,05
Rhagionidae	Rhagionidae	39,67	19,10	8,70	72,30	0,01
Succinea oblonga	S_oblonga	31,57	5,10	10,80	84,10	0,01
Therevidae	Therevidae	29,46	7,80	8,30	84,00	0,02
Tipulidae	Tipulidae	42,69	6,10	9,90	84,00	0,02
Trachelipus rathkii	T_rathkii	29,09	6,60	11,00	82,40	0,04
Vallonia pulchella	V_pulchella	29,32	8,30	6,70	85,00	0,04
Vitrinia pellusida	V_pellusida	29,08	12,40	6,60	80,90	0,01
Zonitoides nitidus	Z_nitidus	27,62	6,70	9,10	84,20	0,45
OMI		–	4,51	–	–	0,01

Условные обозначения: OMI – индекс средней удаленности (маргинальности) для каждого вида; Tol – толерантность, Rtol – остаточная толерантность; представлены данные индексов в % от суммарной вариабельности; *p*-уровень по методу Монте-Карло после 999 итераций.

Остаточная толерантность указывает на роль случайных, нейтральных факторов и ошибки измерения. Такие виды, как *Lithobius aeruginosus*, *Anisoplia deserticola*, *Lithobius curtipes* характеризуются высокой маргинальностью. Типичные экологические условия, представленные в пределах изучаемого местообитания, значительно отличны от оптимальных условий для указанных видов. Такие виды, как *Prosternon tessellatum* и *Eiseniella tetraedra* характеризуются высокой толерантностью. Низкая толерантность, а следовательно – высокая специализация, характерна для личинок *Haliplidae*, *Lithobius aeruginosus* и *Lithobius forficatus*.

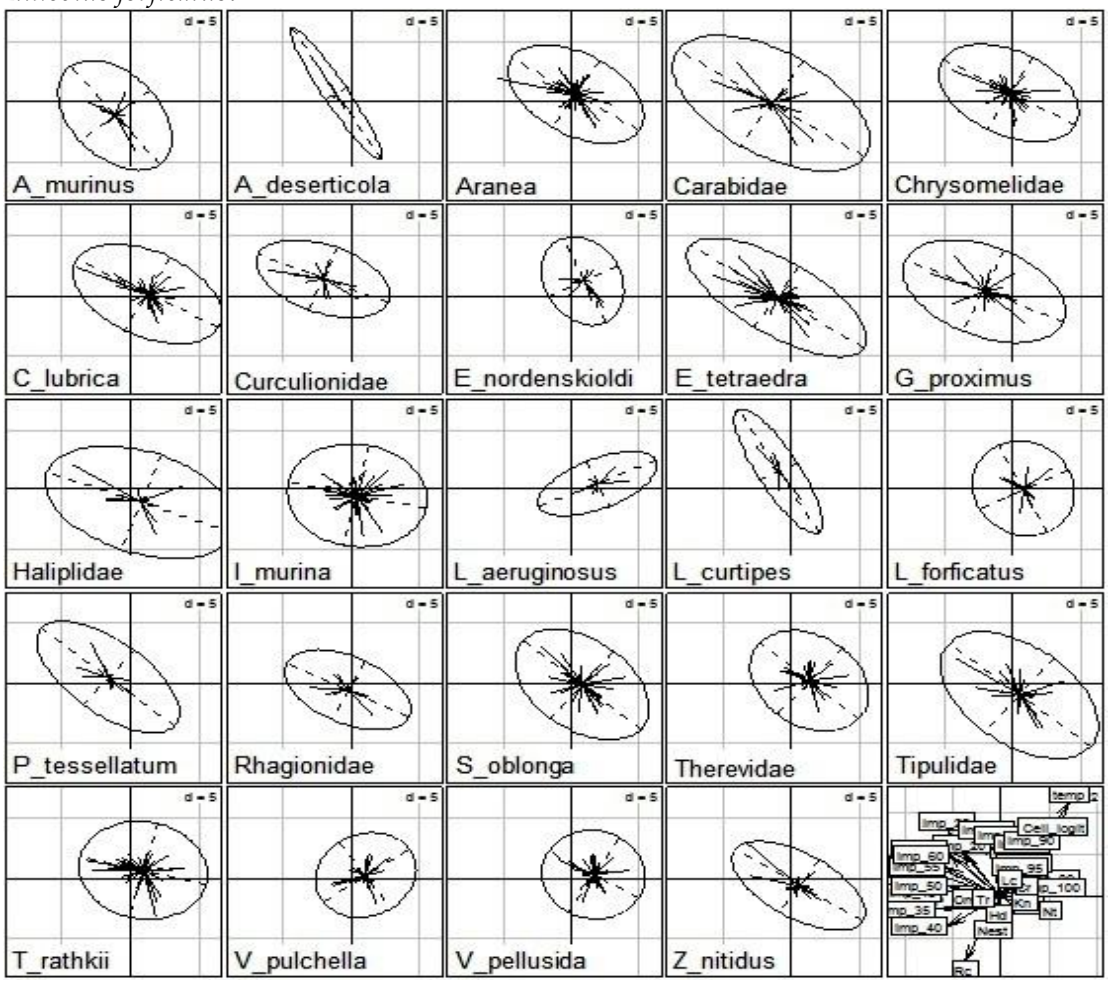

Рис. 2. Экологические ниши видов почвенной мезофауны.

Условные обозначения: Координатные оси заданны компонентами маргинальности; начало координат – нулевая маргинальность. Эллипс обозначает инерцию экологической ниши. Лучи связывают центроид экологической ниши с сайтами встречи вида в пространстве маргинальности сообщества. В правом нижнем углу – нормированные веса экологических переменных; сокращение названия видов – см. табл. 4.

Для почвенных животных Aranea, Haliplidae и Chrysomelidae характерна достаточно высока остаточная толерантность, что позволяет предполагать значительную роль в структурировании сообщества почвенной мезофауны факторов нейтральной природы, либо иных, не учтенных в данном исследовании. Конфигурация экологических ниш мезопедобионтов представлена на рис. 2.

Анализ данных, приведенных на рис. 2 и в табл. 3, свидетельствует о том, что ключевым аспектом структурирования экологической ниши почвенных животных в пределах изучаемого полигона является твердость почвы в слоях 0–5, …., 65–70 см, изменчивость температуры и целлюлозолитической активности верхнего почвенного слоя (OMI-ось 1).

Динамика значений OMI-оси 1 зависит от переменной Nest и маркируется такими фитоиндикационными шкалами, как термоклимат, омброклимат, криоклимат, азотное питание и кислотность почвы.

Увеличение консортивного влияния колонии цапель сопровождается увеличением твердости на указанных глубинах наряду с тенденцией снижения температуры верхнего почвенного слоя и интенсивности целлюлозолитической активности в нем. OMI-ось 1 указывает на увеличение кислотности и снижение уровня азотного питания при увеличении зоогенного фактора.

Вариабельность твердости почвы на глубине от 0–5 см до 85–90 см с локальными корреляционными максимумами на глубинах 25–35 см и 65–75 см определяет OMI-ось 2. Эта ось также отражает вариабельность, вызванную консортивным влиянием колонии цапель. Но в этом случае при нарастании интенсивности зоогенного влияния твердость почвы, температура и целлюлозолитическая активность верхнего почвенного слоя снижаются, а трофность, азотное питание и кислотность – увеличиваются.

OMI-ось 3 не зависит ни от плотности эдификатора тополя черного, ни от интенсивности консортивного влияния колонии цапли серой. Вероятно, эта ось отражает вариабельность экологических условий в пределах полигона, обусловленную геоморфологической неоднородностью прирусловой поймы, где полигон расположен.

Результаты анализа RLQ представлены в табл. 3 и рис. 3. Установлено, что 80,11 % общей вариации (общей инерции) описывают первых три оси RLQ (50,01, 14,51 и 10,59 % соответственно). Процедура randtest подтвердила значимость результатов RLQ-анализа на *p*-уровне 0,001.

Оси RLQ являются интегральными оценками взаимосвязи между факторами окружающей среды, 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).

Оси 1, 2 и 3, выделенные в результате RLQ-анализа, характеризуют значительную роль твердости почвы в структурировании сообщества мезопедобионтов на всех измеренных глубинах (табл. 1). Максимум структурирующего влияния твердости почвы по RLQ-оси 1 приходится на глубину 0–5 – 65–70 см.

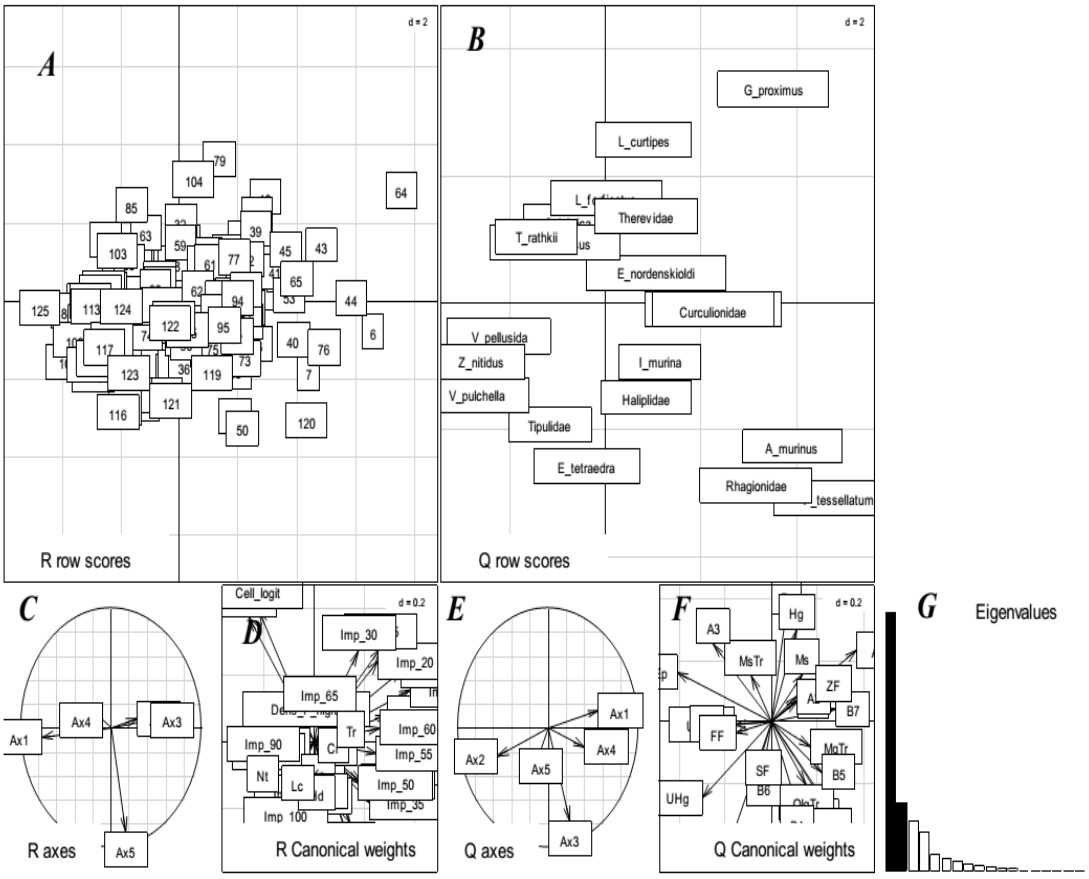

Рис. 3. Результаты анализа RLQ

Условные обозначения: 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.

Эта ось не зависит от плотности размещения стволов тополя черного, но зависит от плотности гнезд цапли серой: чем выше этот показатель, тем выше

твердость почвы, ниже температура и скорость разложения целлюлозы в верхнем почвенном слое. Фитоиндикация указывает на увеличение минерализации почвенного раствора и кислотности почвы с одновременным снижением обеспечения почвы азотом при увеличении интенсивности консортивного влияния колонии цапли серой.

RLQ-ось 2 чувствительна к обратной динамике твердости на глубине 0–30 см с одной стороны и с 75–100 см – с другой стороны. Примечательно, что эта ось зависит от переменной Nest, но не зависит от плотности деревьев тополя черного, что позволяет идентифицировать эту ось как вызванную структурирующим влиянием гнезд цапли серой. Чем выше консортивное воздействие гнезд цапли, тем больше увлажнение эдафотопа и значения показаний по шкале освещенности, азотного питания и кислотности.

RLQ-ось 3 отражает варьирование экологической обстановки в пределах полигона, индуцируемой фитогенным фактором, о чем свидетельствует достоверная корреляция этой оси с дистанцией от тополя черного и плотностью его древостоя. Очевидно, что чем выше плотность благоприятных микроместообитаний (деревьев тополя черного), тем выше плотность гнезд, поэтому с RLQ-осью 3 коррелирует и показатель Res_Nest. Эта ось коррелирует с твердостью почвы практически на всех глубинах – чем больше дистанция от деревьев тополя черного, тем меньше твердость почвы.

RLQ-анализ позволяет классифицировать животных по характеру их экологической структуры и связи с факторами окружающей среды. Кластерный анализ позволил выделить 5 комплексов видов, которые формируют функциональные группы A, B, C, D и E (рис. 4).

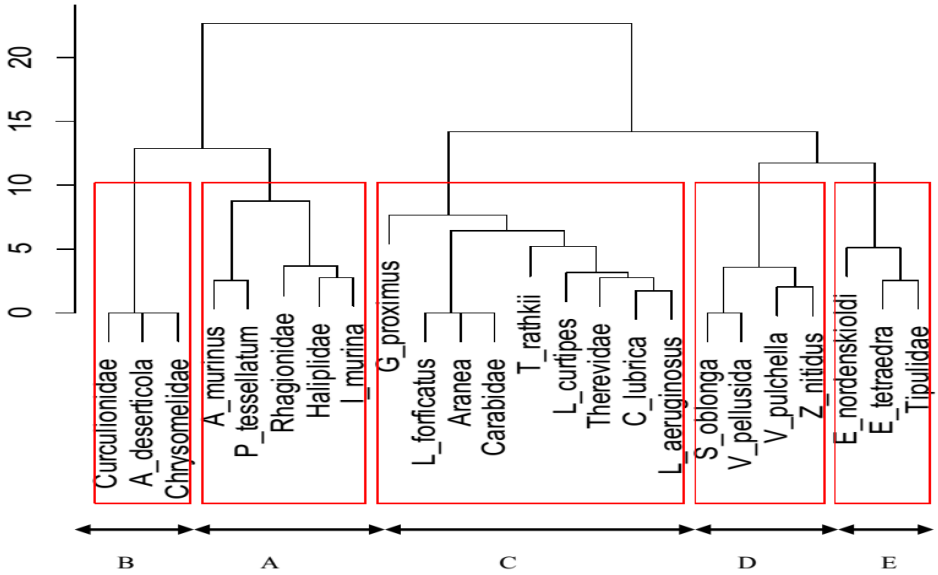

Рис. 4. Кластерный анализ структуры животного населения мезопедобионтов

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

Сопоставление результатов, представленных на рис. 3B (рис. 5 повторяет его с выделением кластеров-функциональных групп) – расположение видов в пространстве RLQ-осей, и на рис. 3F – корреляция экоморф и RLQ-осей, позволяет интерпретировать природу выделенных функциональных групп с точки зрения экоморфической специфики.

Функциональная группа A маркируется эндогейными ксерофилами и олиготрофоценоморфами, ее фороморфа – животные, которые активно прокладывают ходы (B4 и B5). В таксономическом отношении эта группа представлена преимущественно личинками насекомых.

Функциональная группа A увеличивает свое присутствие при нарастании интенсивности консортивного воздействия колонии цапли серой, так как и переменная Nest имеет позитивные координаты по оси 1 и негативные – по оси 2.

Кластерный анализ показывает, что близкой к функциональной группе A является группа B, которая также представлена личинками насекомых. Характерной особенностью этой группы является то, что в её состав входят почвенные животные с C-образной формой тела. Эта адаптация позволяет личинкам насекомых перемещаться как в плотных, так и рыхлых субстратах, постоянно находясь в капсуле с насыщенным влагой почвенным воздухом. Кроме того, эта форма тела делает возможным питание плотными корнями растений. Таким образом, общей экологической особенностью представителей функциональной группы B является наличие условий, при которых система почвенных нор может достаточно длительный период времени существовать.

В рыхлом супесчаном и песчаном грунте прирусловой поймы длительность существования системы ходов, нор и трещин является существенным ограничивающим фактором для жизни и перемещения почвенных животных.

Функциональные группы A и B, центроиды которых расположены в полуплоскости положительных значений RLQ-оси 1, объединяют собственно почвенные формы (End), тогда как функциональные группы C, D, E, центроиды которых размещаются в полуплоскости отрицательных значений этой оси, соответствуют подстилочным формам (Ep) и норникам, представленным одним видом *G. proximus*.

Дифференциация подстилочного блока на компоненты, которые отражают различные экологические особенности почвенных животных, определяет выделение функциональных групп C, D, E.

Функциональная группа C отличается преобладанием луговых видов (ценоморфа пратантов), гигрофилов, мезотрофоценоморф. Функциональная группа D включает болотные виды (ценоморфа паллюдантов),

ультрагигрофилов, значительную часть которых составляют сапрофаги. Функциональная группа Е представлена исключительно моллюсками, что объясняет её эпигейный характер, преобладание фитофагов, ультрамегатрофоценоморф (в данном случае – кальцефилов).

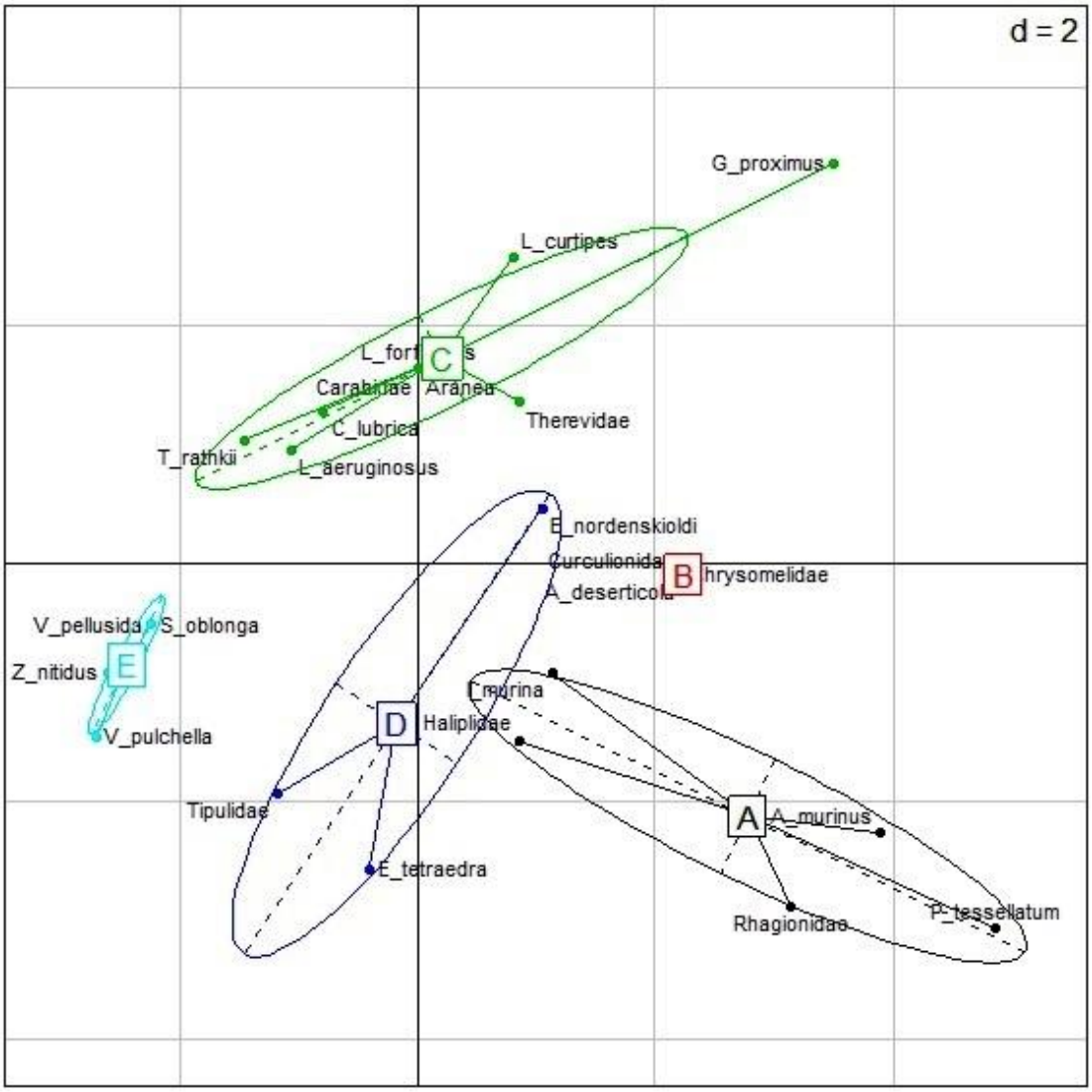

Рис. 5. Расположение функциональных групп в пространстве RLQ-осей.

Ординационные техники OMI- и RLQ-анализов основываются на несколько иных концепциях. OMI-анализ выявляет структуру экологической ниши сообщества, а RLQ-анализ – позволяет оценить роль экологических особенностей животных, выраженных в терминах экоморф, в объяснении структуры сообщества и значение факторов среды. Корреляционный анализ показал тесную связь результатов, получаемых этими техниками (табл. 5).

Таблица 5. **Корреляционная матрица между OMI- и RLQ-осями** (показаны только достоверные коэффициенты корреляции на уровне $p < 0,05$)

Оси	RLQ 1	RLQ 2	RLQ 3
OMI 1	–0,98	–	0,19
OMI 2	–0,45	–0,67	0,39
OMI 3	–0,33	–	0,90

Данные, приведенные в табл. 5, свидетельствуют, что оси 1, полученные при OMI- и RLQ-анализах, являются практически идентичными. OMI-ось 3 эквивалентна RLQ-оси 3, а OMI-ось 2 сильно коррелирует со всеми RLQ-осями, но в наибольшей степени – с осью 2. Таким образом, экоморфическая структура сообщества отражает организацию его экологической ниши. Это позволяет ограничить рассмотрение пространственного аспекта изменчивости структуры сообщества результатами RLQ-анализа.

Пространственное размещение значений RLQ-осей представлено на рис. 6.

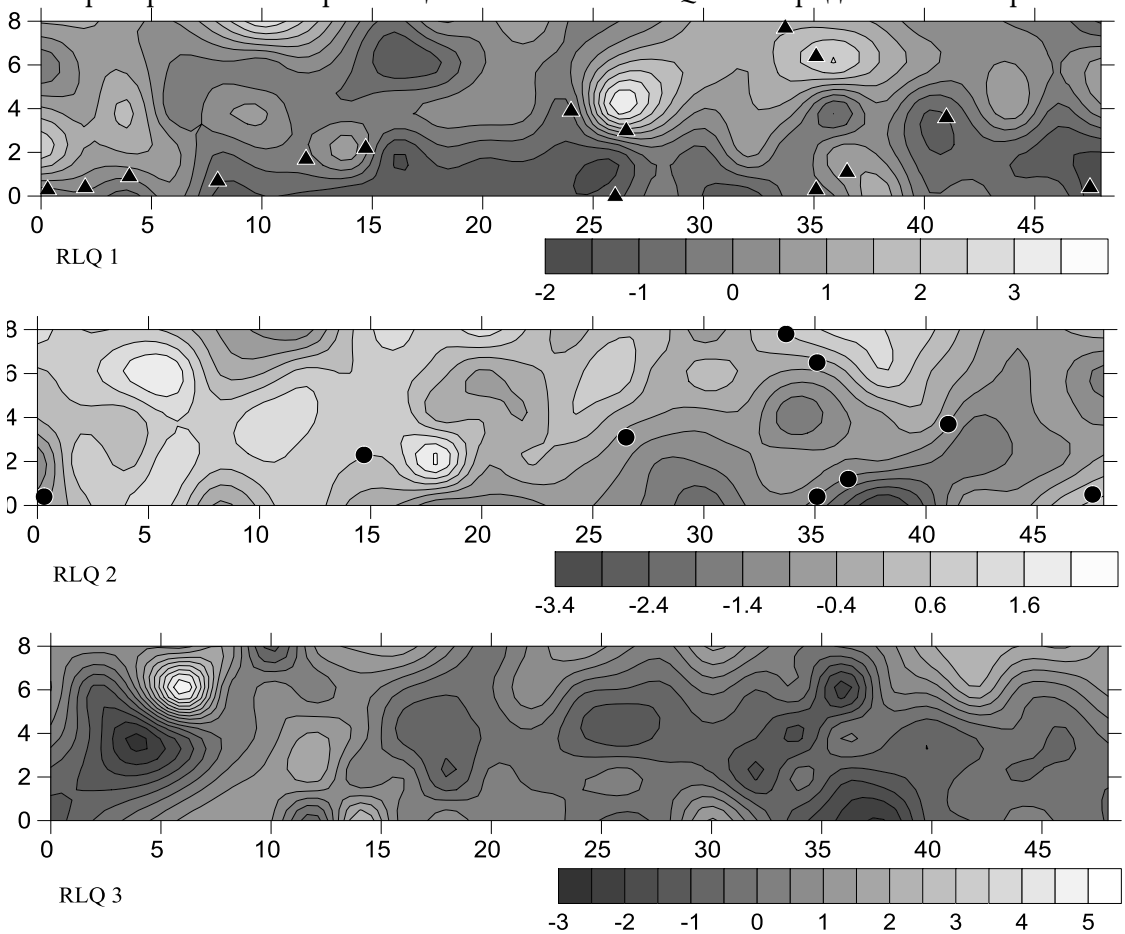

Рис. 6. Пространственная изменчивость RLQ-осей.

Условные обозначения: треугольники указывают местоположение стволов деревьев *Populus nigra*, круги – гнезд цапли серой на них.

Ось RLQ-1 характеризуется значительным пространственным трендом (R^2 = 0,21 для линейной регрессионной модели с координатами в качестве предикторов). Достоверным регрессионным коэффициентом характеризуется ось ординат, что указывает на трансформацию сообщества мезопедобионтов, которая происходит в прирусловой пойме в градиенте удаления от уреза воды. Этот тренд хорошо можно оценить по карте изменчивости оси RLQ-1: в прибрежной возвышенной части прируслового вала (верхняя часть карты) наблюдаются более высокие значения RLQ-оси 1, а по мере удаления от уреза воды и некоторого понижения уровней рельефа значения этой оси уменьшаются. В более возвышенных и дренированных участках преобладают представители функциональных групп A и B, которые представлены преимущественно эндогейными формами. В пониженных участках прирусловой поймы с элементами переувлажнения доминируют представители функциональной группы E – калькофильные гидро- и ультрагигрофильные моллюски. Вполне вероятно, что вблизи колонии цапель отсутствуют моллюски, ввиду выщелащивающего воздействия экскрементов птиц на эдафотоп, вследствие чего содержание кальция в почве, необходимого для построения раковин, существенно снижается. Следует отметить, что указанный тренд очень важен в объяснении вариации структуры сообщества почвенных животных, но не зависит от пространственного размещения древесных растений-эдификаторов и зависит от гнезд цапли серой. Вероятно, что эффект от гнезд цапель имеет кумулятивный характер и модулируется эдафическими условиями. Режим поемности может оказывать существенное влияние на интенсивность воздействия продуктов жизнедеятельности цапель на мезопедобионтов. Органический опад может попросту смываться в результате половодья, и тогда даже в относительной близости от гнезд не наблюдаются характерные эффекты колонии птиц, а даже напротив, снижение уровня азотного питания эдафотопа, что установлено по фитоиндикационным шкалам.

Ось RLQ-2 характеризуется значительным пространственным трендом (R^2 = 0,32 для регрессионной модели второго порядка с координатами в качестве предикторов). Наиболее существенными предикторами являются координаты во второй степени, что свидетельствует о нахождении зоны экстремума данной оси в пределах изучаемого полигона. Ось RLQ-2 коррелирует с плотностью колонии цапли серой, но эту ось, в отличии от RLQ-1, можно рассматривать не как результат суперпозиции консортивного влияния и абиотических факторов, а как маркер интенсивности консортивной активности колонии цапли серой. Такой вывод следует из того, что фитоиндикационные оценки указывают на увеличение уровня азотного питания эдафотопа в более близких к колонии позициях, что можно рассматривать как закономерный эффект жизнедеятельности птиц. Консортивное влияние колонии цапель, которая

отражается осью RLQ-2, способствует развитию функциональных групп мезопедобионтов A и D. Таким образом, функциональная группа A является маркером консортивного воздействия колонии цапель по осям RLQ 1 и 2. Функциональная группа D (маркер консортивного влияния колонии) и группа C (антагонист группы D по оси RLQ 2 – минимальное консортивное влияние колонии цапель) представлены эпигейными формами. Различие между группами состоит в трофических предпочтениях: группа D включает в себя преимущественно хищников (*T. rathkei* – сапрофаг, но его положение в пространстве RLQ-осей переходное между функциональными группами D и C), а группа C – сапрофагов. Можно предположить, что дополнительное попадание органических остатков на поверхность почвы способствует развитию сапротрофного комплекса мезопедобионтов.

Ось RLQ-3 не демонстрирует пространственного тренда (R^2 = 0,06 для регрессионной модели второго порядка с координатами в качестве предикторов). Эта ось отражает вариабельность экологической структуры животного населения почвы, которая не связана с консортивным влиянием колонии цапель. Необходимо отметить, что порядок оси и значение инерции, которую эта ось описывает, свидетельствует о том, что «прочие» факторы, которые также оказывают влияние на сообщество мезопедобионтов, существенно уступают в своей значимости в организационной роли гнезд цапель в зоне их колониального поселения.

Выводы

1. На основании фитоиндикационного оценивания установлена следующая особенность исследуемого полигона – повышенный уровень и динамичность режима минерального питания, а также обеспечение почвы азотом, что может быть прямым следствием экскреторной деятельности гетеротрофного консоцентра – серой цапли.

2. На исследуемом участке было обнаружено 33 вида почвенных животных. Ценоморфическая структура состоит из сильвантов (44,3 %), палюдантов (29,5 %), пратантов (23,8 %) и степантов (2,3 %). Исходя из этого, ценоморфический тип фауны можно охарактеризовать как болотно-лесной.

3. Установлено, что для почвы на исследуемом полигоне характерно постепенное увеличение её твердости. Средние значения при этом превышают критические для роста корневых систем растений, а минимальные значения твёрдости наблюдаются практически до наибольшей изменяемой глубины, что говорит о возможном структурирующем влиянии пространственной вариабельности почвы на организацию почвенного животного населения.

4. Ключевыми аспектами структурирования экологической ниши почвенных животных является твёрдость почвы в слоях 0–5, …65–70 см, изменчивость температуры и целлюлозолитической активности верхнего почвенного слоя. При этом увеличение консортивного влияния колонии

цапель сопровождается увеличением твёрдости на указанных глубинах вместе с тенденцией к снижению температуры верхнего почвенного слоя и интенсивности в нём целлюлозолитической активности.

5. Фитоиндикация указывает на увеличение минерализации почвенного раствора и кислотности почвы, а также одновременное понижение содержания азота при увеличении консортивного влияния колонии серой цапли.

6. Благодаря RLQ-анализу установлено: чем выше консортивное влияние гнёзд цапли, тем больше увлажнение эдафотопа и выше значения показателей по шкале освещенности, азотного питания и кислотности; твёрдость почвы уменьшается с увеличением расстояния от гнезд на деревьях (тополь чёрный).

Список Использованной Литературы

Беклемишев В.Н. О классификации биоценотических (симфизиологических) связей / В.Н. Беклемишев // Бюл. Москов. о-ва испыт. природы. Отд. биол. – 1951. – Т. 11. – С. 3–30.

Бельгард А. Л. Лесная растительность юго-востока УССР / А. Л. Бельгард // Киев.: Изд-во КГУ, 1950. – 263 с.

Бузук Г. Н. Регрессионный анализ в фитоиндикации (на примере экологических шкал Д.Н. Цыганова) / Г.Н. Бузук, О.В. Созинов // Ботаника (исследования): Сборник научных трудов. / Ин-т эксперимент. бот. НАН Беларуси. – Минск: Право и экономика, 2009. – Вып. 37. – С. 356–362.

Вовк М.В. Динаміка чисельності колоніального поселення чаплі сірої (Ardea cinerea L.) у верхів'ї Запорізького (Дніпровського) водосховища / М.В. Вовк // Біологічний вісник Мелітопольського державного педагогічного університету імені Богдана Хмельницького. – Мелітополь: Друкарня «Люкс», 2012. –№2 – С.38–46.

Вовк М.В. Вплив середовищетвірної діяльності колоніальних поселень чаплі сірої (Ardea cinerea L.) на рослинність осокорових лісів / М.В. Вовк, Д.С. Ганжа // Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель: [зб. наук. пр.] / редкол. Травлєєв (головн. ред..). – Д.: Вид–во Дніпропетр. нац. ун–ту, 2013. – Вип.. 42. – С.122–128.

Гиляров М. С. Зоологический метод диагностики почв / М. С. Гиляров // М.: Наука, 1965. – 276 с.

Демидов А. А. Пространственная агроэкология и рекультивация земель: монография / Демидов А.А., Кобец А.С., Грицан Ю.И., Жуков А.В. – Днепропетровск: Изд-во «Свидлер А.Л.», 2013. – 560 с.

Дидух Я. П. Использование фитоиндикационных оценок при изучении структуры лесных экосистем / Я. П. Дидух, Д. Г. Емшанов, Ю. А. Школьников // Экология. – 1997, № 5. – С. 353–360.

Жуков О. В. Екоморфічний аналіз консорцій ґрунтових тварин /О. В. Жуков // Д.: Вид-во «Свідлер А. Л.». – 2009. – 239 с.

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.

Карпачевский Л. О. Экологическое почвовоедение / Л. О. Карпачевский // М.: Геос, 2005. – 336 с.

Кунах О. Н. Пространственная организация сообщества мезопедобионтов урботехнозема / О. Н. Кунах, А. В. Жуков, Ю. А. Балюк // Грунтознавство. – 2013. – Т. 14, № 3–4 (23). – С. 76–97.

Мацюра А. В. Опыт исследования консортивной структуры островных сообществ птиц / А. В. Мацюра // Ґрунтознавство. – 2011, Т. 12, №. 1–2. – С. 81–87.

Медведев В. В. Твердость почвы / В. В. Медведев / Харьков. – Изд. КП «Городская типография». – 2009. – 152 с.

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.

Смагин А.В. Некоторые критерии и методы оценки экологического состояния почв в связи с озеленением городских территорий / А.В. Смагин, Н.А. Азовцева, М.В. Смагина, А.Л. Степанов, А.Д. Мягкова, А.С. Курбатова // Почвоведение. – 2006. – № 5. – С. 603–615.

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

Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических факторов в подзоне хвойно-широколиственных лесов / Д. Н. Цыганов // М.: Наука, 1983. – 198 с.

Anderson W.B. Nutrient fluxes from water to land: Seabirds affect plant nutrient status on Gulf of California islands / W. B. Anderson, G.A. Polis // Oecologia. – 1999. – Vol. 118. – P. 324–332.

Ligeza S. Accumulation of nutrients in soils affected by perennial colonies of piscivorous birds with reference to biogeochemical cycles of elements / S. Ligeza, H. Smal // Chemosphere. – 2003. – Vol. 52. – P. 595–602.

Mun H.T. Effects of colony nesting of Adrea cinerea and Egretta alba modesta on soil properties and herb layer composition in Pinus densiflora forest / H.T. Mun // Plant and Soil. – 1997. – Vol. 197. – P. 55–59.

Wait D.A. Seabird guano influences on desert islands: Soil chemistry and herbaceous species richness and productivity / D. A. Wait, D. P. Aubrey, W. B. Anderson // Journal of Arid Environments. – 2005. – Vol. 60(4). – P. 681–695.

The R Foundation for Statistical Computing – 2010. R Version 2.12.1.

REFERENCES

Beklemishev, V.N. (1951). About classification of biocoenotic links. Bulletin of Moscow naturalists. 11, 3–30.

Belgard, A.L. (1950). Forest vegetation of the south-eastern Ukraine. Kiev: Kiev State University.

Buzuk, G.N., Sozinov, O.V. (2009). Regression analysis in phytoindication (the case of D.N. Tsyganov ecological scales). Botanical research: Collection of Scientific Papers. Institute of Experimental Botanic of Belorussia. 37, 356–362.

Vovk, M.V. (2012). Dynamics of number of grey herons (Ardea cinerea L.) colony in the upper course of Zaporozhye (Dneprovskoye) reservoir. Biological Bulletin of Bogdan Chmelnitskiy State Pedagogical University. 2(2), 38–46.

Vovk, M.V., Ganzha, D.S. (2013). Impact of environmental component of colonial settlements of grey heron (Ardea cinerea L.) on the vegetation of willow poplar forests. Steppe forestry and forest recultivation. 42, 122–128.

Gilyarov, M.S. (1965). Zoologial method of soil diagnostics. Moscow: Nauka.

Demidov, A.A., Kobets, A.S., Gritsan, Yu.I., Zhukov, A.V. (2013). Spatial agriculture ecology and soil recultivation. Dnepropetrosk: Svidler.

Didukh, Ya.P., Yemshanov, D.G., Shkolnikov, Yu.A. (1997). Phytoindication ranks and structure of forest ecosystems. Ecology. 5, 353–360.

Zhukov, O.V. (2009). Ecomorphological analysis of soil fauna consortia. Dnepropetrosk: Svidler.

Zhukov, O.V., Pakhomov, O.Ye., Kunakh, O.M. (2007). Biological diversity of Ukraine. Dnepropetrvsk region. Earhworms (Lumbricidae). Dnepropetrovsk: Dnepropetrovsk National University Press.

Karpachevskiy, L.O. (2005). Ecological soil science. Moscow: Geos.

Kunakh, O.N., Zhukov, A.V., Baluk, Yu.A. (2013). Spatial organization of mesopedobiontes communities in industrial soils. Soil Science. 14. 3–4 (23), 76–97.

Matsyura, A.V. (2011). Study of consortia structure of island bird communities. Soil Science. 12 (1–2), 81–87.

Medvedev, V.V. (2009). Soil firmness. Kharkov: City Press.

Pakhomov, A.Ye., Kunakh, O.N., Zhukov, A.V., Baluk, Yu.A. (2013). Spatial organization of ecological niche of industrial soil mesofauna. Bulletin of Dnepropetrovsk University. Biology. Ecology. 21(1), 51–57.

Smagin, A.V., Azovtseva, N.A., Smagina, M.V., Stepanov, A.L., Miagkova, A.D., Kurbatova, A.S. (2006). Some criteria and estimation methods of soil ecological condition relative to urban garden. Soil Science. 5, 603–615.

Tarasov, V.V. (2005). Flora of Dnepropetrovsk and Zaporozhye regions. Vascular plants. Bioecological characterictis of species. Dnepropetrovsk: Dnepropetrovsk National University.

Tsyganov, D.N. (1983). Phytoindication of ecological factors in the subzone of mixed coniferous-broad leaved forest. Moscow: Nauka.

Anderson, W.B., Polis, W.B. (1999). Nutrient fluxes from water to land: Seabirds affect plant nutrient status on Gulf of California islands. Oecologia. 118, 324–332.

Ligeza, S., Smal, H. (2003). Accumulation of nutrients in soils affected by perennial colonies of piscivorous birds with reference to biogeochemical cycles of elements. Chemosphere. 52, 595–602.

Mun, H.T. (1997). Effects of colony nesting of Adrea cinerea and Egretta alba modesta on soil properties and herb layer composition in Pinus densiflora forest. Plant and Soil. 197, 55–59.

Wait, D.A., Aubrey, D.P., Anderson, W.B. (2005). Seabird guano influences on desert islands: Soil chemistry and herbaceous species richness and productivity. Journal of Arid Environments. 60(4), 681–695.

The R Foundation for Statistical Computing. (2010). R Version 2.12.1.

Поступила в редакцию 01.08.2014
Как цитировать:

Кунах, О.Н., Трифанова, М.В., Ганжа, Д.С. (2014). Зоо- и фитоиндикация роли автотрофной и гетеротрофной консорций в организации биогеоценоза. *Биологический вестник Мелитопольского государственного педагогического университета имени Богдана Хмельницкого*, 4 (2), 115-141.
crossref **http://dx.doi.org/10.7905/bbmspu.v4i2.890**

***© Кунах, Трифанова, Ганжа,* 2014**
Users are permitted to copy, use, distribute, transmit, and display the work publicly and to make and distribute derivative works, in any digital medium for any responsible purpose, subject to proper attribution of authorship.

This work is licensed under a Creative Commons Attribution 3.0 License.