

ФАУНА, ЕКОЛОГІЯ Й ОХОРОНА ТВАРИННОГО СВІТУ
ФАУНА, ЭКОЛОГИЯ И ОХРАНА ЖИВОТНОГО МИРА
FAUNA, ECOLOGY AND PROTECTION OF THE ANIMAL KINGDOM

УДК 574.4 : 504.054

© А. В. Жуков¹, О. Н. Кунах², Т. П. Коновалова²
ФОДЕРЕСФЕРА СЛЕПЫШЕЙ (*SPALAX MICROPHTHALMUS*)

¹Днепропетровский государственный аграрный университет
49600, г. Днепропетровск, ул. Ворошилова, 25; e-mail: zhukov_dnepr@rambler.ru

²Днепропетровский национальный университет им. О. Гончара
49010, г. Днепропетровск, пр-т Гагарина, 72

Жуков А. В., Кунах О. Н., Коновалова Т. П. Фодересфера слепышей (*Spalax microphthalmus*). – На участке степной целины в Днепропетровской области Украины закартированы расположение пороев слепышей (*Spalax microphthalmus*), объем пороев, твердость, агрегатный состав, электропроводность и целлюлозолитическая активность почвы, структура животного населения мезопедобионтов, показатели бейт-лампы теста и проективное покрытие растительности. С помощью факторного анализа экологической ниши установлено, что педотурбационная активность приводит к уменьшению проективного покрытия растительного покрова (коэффициент маргинальности $m = 0,12$), увеличению целлюлозолитической активности ($m = 0,21$), также наблюдаются изменения агрегатного состава и твердости почвы. Наиболее характерной особенностью роющей деятельности слепышей является увеличение доли агрономически ценных агрегатных фракций размером 1-7 мм. Результативным оказалось сочетание геостатистического подхода для описания характера педотурбационной активности слепышей в географическом пространстве и описания свойств почвы как среды обитания, целлюлозолитической активности как индикатора функциональности микробиоценоза, оценки трофической активности педобионтов, характеристики структуры мезофауны и проективного покрытия растительности – для отображения явления фодересферы в экологическом пространстве.

Ключевые слова: педотурбационная активность, почвенные животные, факторный анализ экологической ниши, геостатистика, бейт-лампа тест, агрегатный состав, экологические свойства, целлюлозолитическая активность, экологическое пространство.

Введение

Экосистемными инженерами являются организмы, которые прямо либо опосредовано модулируют доступность ресурсов для других видов путем изменения физического состояния абиотических и биотических материалов, модифицируя, поддерживая и (или) создавая местообитания [29]. Деятельность слепышей можно отнести к категории аллогенного экосистемного инжиниринга. Аллогенные инженеры изменяют окружающую среду путем трансформации живых либо неживых материалов из одного состояния в другое путем механических либо иных преобразований [29]. Слепыш в процессе педотурбационной активности строит систему подземных ходов и выбрасывает на поверхность почву в виде пороев. Соответствие аллогенному механизму подтверждается тем фактом, что при этом преобразуется почвенная масса из одного состояния (почвенная масса находится в равновесном состоянии в почвенной толще в составе соответствующего генетического горизонта) в другое состояние (находится выше уровня почвы в очевидном неравновесном состоянии как с позиций механики, так и химизма своего состава). Эта трансформация модулирует распределение ресурсов, таких как вода, минеральные вещества, баланс энергии, создаются условия для аэрации почвы.

Известно, что деятельность роющих млекопитающих играет важную роль в динамике растительных сообществ [23]. Почвенные растительоядные млекопитающие питаются преимущественно корнями растений, а потеря этих органов влияет на растения более значительно, чем утрата листовой поверхности [27].

Предполагается, что конкуренция среди растений, которые колонизировали свежие порою, будет низкой, поэтому виды, которые заселяют почвенные выбросы млекопитающих, в большей степени будут реагировать на абиотические условия новой среды, чем на потенциальные конкурентные ограничения [38]. Физические свойства почв и доступность минеральных питательных веществ также подвержены влиянию роющей активности

млекопитающих [26, 39]. Трансформация почвенных свойств влияет на развитие растительности на пороях. Флористический состав на пороях и вне их различен, наблюдаются изменения в видовом богатстве и в разнообразии. Изменения в составе растительных сообществ сопряжены с преобразованием спектра жизненных форм, который отражает ответ сообщества на различные воздействия [36]. Однако не установлено одной экологической гильдии растений, наиболее успешной на пороях млекопитающих. Во многих исследованиях на пороях было найдено большое число видов однолетних растений [24, 41], которое в ряде случаев зависит от размеров пороев [32]. Однолетники действуют как оппортунисты, обладая коротким жизненным циклом и высокой плодовитостью, что позволяет им быстро колонизировать открытые пространства, созданные в результате роющей деятельности млекопитающих [22].

Изучение закономерностей формирования почвенной мезофауны в байрачных дубравах Присамарья (Днепропетровская область, степная зона Украины) под воздействием роющих млекопитающих показало, что педотурбационная активность приводит к перераспределению в структуре животного населения в сторону увеличения видов с коротким жизненным циклом за счет видов с длительным жизненным циклом [14, 15].

Однако с методической точки зрения полевые экологические исследования, выполненные в лабораторном формате «эксперимент – контроль» не отвечают потребности описания и анализа изучаемого явления во всей сложности и многообразии. Для решения этой проблемы перспективным является применение методического аппарата, предлагаемого относительно новым научным направлением – пространственной экологией почвенных животных [16]. Одной из перспективных реализаций геостатистического подхода для описания многомерных экологических данных является факторный анализ экологических ниш [25].

Целью настоящей работы является интеграция концепции экосистемных инженеров, пространственной экологии почвенных животных, теории экологической ниши для анализа воздействия, которое оказывает роющая деятельность почвенных млекопитающих (слепышей) на экологическое пространство почвенных беспозвоночных (мезофауна).

Материалы и методы исследования

В основе факторного анализа экологических ниш лежит предположение о том, что виды распределены неслучайно относительно экогеографических переменных [25]. Интересующий вид может характеризоваться некоторой маргинальностью (что выражается в отличии видового среднего от глобального среднего значения экогеографической переменной) и некоторой специализацией (что проявляет себя в том, что видовая дисперсия меньше глобальной дисперсии).

Формально маргинальность (M) может быть количественно оценена как абсолютная разница между глобальным средним значением экогеографической переменной (m_g) и средним видовым значением (m_s), деленная на 1,96 стандартного отклонения глобального распределения (σ_g):

$$M = \frac{|m_g - m_s|}{1,96 * \sigma_g}.$$

Деление на σ_g необходимо для устранения смещенности, вызванной вариацией глобального распределения: случайно отобранные клетки из распределения априори лежат тем далее от среднего значения, чем выше дисперсия глобального распределения. Коэффициент 1,96 необходим для того, чтобы в подавляющем большинстве случаев значение маргинальности находилось в диапазоне от 0 до 1. Точнее, если глобальное распределение является нормальным, то маргинальность случайно отобранных клеток растра только с вероятностью 5 % будет превышать значение, равное единице. Большое значение маргинальности (близкое к 1) свидетельствует о том, что вид обитает в очень специфичных местообитаниях по отношению ко всей исследуемой выборке [25].

Спеціалізація (S) може бути определена як відношення стандартного відхилення глобального розподілення (σ_g) к стандартному розподіленню екогеографічної змінної в межах кліток растра, зайнятих інтересуючим видом:

$$S = \frac{\sigma_g}{\sigma_s}.$$

Можно ожидать, что случайно выбранная совокупность клеток из глобальной выборки будет иметь специализацию, равную 1, и превышение значения единицы будет свидетельствовать о различных формах специализации [25].

Конкретные значения индексов маргинальности и специализации зависят от глобальной выборки, которая рассматривается как контроль. При изменении масштабов глобальной выборки будут изменяться соответствующие показатели.

Распространение этих статистик на большую совокупность переменных непосредственно приводит к концепции экологической ниши Г. Хатчинсона [28], в соответствии с которой экологическая ниша рассматривается как гиперобъем в многомерном пространстве экологических переменных, в пределах которого вид может поддерживать жизнеспособность. В контексте факторного анализа экологических ниш под экологической нишей понимается подмножество клеток в экогеографическом пространстве, где интересующий вид может встречаться с приемлемой вероятностью. Экологическая ниша в таком понимании может быть количественно оценена по каждой из составляющей её осей с помощью индексов маргинальности и специализации [25].

Для проведения факторного анализа экологических ниш применена растровая карта, состоящая из 100 (10×10) изометричных клеток, покрывающих полностью исследуемую территорию. Каждая клетка растра содержит значение одной переменной, поэтому для анализа применяется столько растровых слоев, сколько исследуется переменных. Экогеографическая карта содержит непрерывные значения, измеренные для каждой из V описательных переменных. Карта видов содержит булевы значения (0 или 1). Значение 1 означает, что присутствие интересующего вида в данной клетке было доказано. Значение 0 означает отсутствие доказательства присутствия вида.

Таким образом, каждая клетка растра связана с вектором данных, чьи компоненты представляют собой значения экогеографических переменных в пределах пространства, ограниченного этой клеткой, и может быть представлена в качестве точки в многомерном пространстве ЭГП. Если распределение переменных является многомерным нормальным, то диаграмма рассеяния этих точек будет иметь форму гипер-эллипсоида. Клетки, где интересующий вид был обнаружен, составляют подмножество глобального распределения, которое имеет форму эллипсоида меньшего размера в пределах большего эллипсоида. Первый фактор, или маргинальность, представляет собой прямую линию, которая проходит через центроиды двух эллипсоидов. Маргинальность вида представляет собой расстояние между этими центроидами.

Коэффициенты m_i фактора маргинальности выражают маргинальность интересующего вида по каждой экогеографической переменной, которая представлена в единицах стандартного отклонения глобального распределения. Чем выше абсолютное значение коэффициента m_i , тем дальше отстоит оптимум вида от среднего значения соответствующей переменной в пределах изучаемой территории. Отрицательное значение коэффициента свидетельствует о том, что вид предпочитает значения экогеографической переменной меньшие, чем его среднее глобальное значение, тогда как положительное значение указывает на предпочтение уровней переменных выше среднего по изучаемой территории. Общая маргинальность вида может быть вычислена по формуле:

$$M = \frac{\sqrt{\sum_{i=1}^V m_i^2}}{1,96}.$$

Значения общей маргинальности видов позволяет производить их сравнение между собой [25].

Коэффициенты прочих факторов (факторов специализации) могут иметь следующую интерпретацию: чем выше абсолютное значение коэффициента, тем в более ограниченном диапазоне переменной может обитать интересующий вид.

Собственное значение λ_i , связанное с каждым фактором специализации, выражает количество специализации, учитываемое этим фактором, т.е. отношение глобальной вариации к вариации, которая описывается этим фактором. Собственные значения в порядке уменьшения быстро сокращают свои значения, так что первые несколько факторов достаточно для оценки приемлемости среды обитания для каждого вида.

Индекс специализации вида может быть рассчитан следующим способом:

$$S = \frac{\sqrt{\sum_{i=1}^V \lambda_i}}{V}.$$

Этот индекс также может быть использован для сравнения видов между собой по степени специализации в пределах изучаемой территории [25].

Экспериментальный полигон был заложен на участке степной целины на склоне байрака Яцев Яр северной экспозиции (48°19'31.60"С.Ш., 35°11'39.15"В.Д.).

Полигон представляет собой совокупность из 100 соприкасающихся ячеек размером 1×1 м. Ячейки составляют 10 трансект по 10 ячеек в каждой. Таким образом, полигон имеет форму квадрата со стороной 10 м, стороны квадрата ориентированы по направлениям восток – запад и север – юг. По углам ячеек были произведены измерения почвенных свойств и отобраны пробы для агрохимического анализа. Измерения и отбор проб были проведены в 121 точке.

Измерение твердости почв производились в полевых условиях с помощью ручного пенетромтра Eijkelkamp на глубину до 50 см с интервалом 5 см. Средняя погрешность результатов измерений прибора составляет ±8%. Измерения производились с конусом с размером поперечного сечения 1 см². В пределах каждой ячейки измерения твердости почвы производились в однократной повторности.

Измерение наблюдаемой электрической проводимости почвы (*apparent soil electrical conductivity* – ЕС_a) производили с помощью сенсора HI 76305 (Hanna Instruments, Woodsocket, R. I.). Этот сенсор работает совместно с портативным прибором HI 993310. Тестер оценивает общую электропроводность почвы, т.е. объединенную проводимость почвенного воздуха, воды и частиц. Результаты измерений прибора представлены в единицах насыщенности почвенного раствора солями – г/л. Однако следует отметить, что нет однозначной связи между насыщенностью почвенного раствора солями и электропроводностью. Коэффициент перевода единиц электропроводности (дС/м) в единицы солёности (мг/л) варьирует от 1 дС/м = 640 мг/л до 1 дС/м = 700 мг/л, что зависит от качественного состава растворенных солей [44]. Сравнение результатов измерений прибором HI 76305 с данными лабораторных исследований позволили оценить коэффициент перевода единиц как 1 дС/м = 155 мг/л [37]. Неоднозначность перевода единиц измерения прибора HI 76305 в единицы электропроводности делает возможным использование только единиц солёности – г/л.

Оценка целлюлозолитической активности почвы был проведена с помощью аппликационного метода [4, 5]. В почву были заложены диски фильтровальной бумаги известного веса. Через 10 суток их достали из почвы, очистили от частичек почвы, высушили и взвесили. Процент потери веса фильтровальной бумаги стал мерой целлюлозолитической активности (% / 10 суток экспозиции).

Трофическую активность почвенных животных определяли с помощью метода приманочных пластинок (*bait-lamina test*), предложенного Э. Тёрне [16, 42]. Приманочные пластинки из твердого пластика имеют общую длину 13 см (10 см погружается в почву и «ручка» 3 см остается выше поверхности почвы). На расстоянии 5 мм от центров в пределах

10 см-участка на пластине сделаны отверстия диаметром 2 мм. В отверстия помещается приманка из растительной клетчатки. Клетчатку предварительно просеивали через сито размером 0,25 мм, из полученного порошка и воды получали густую массу, которую вносили в отверстия на пластинке. После высушивания приманка, которая находилась в отверстиях пластинки, несколько уменьшалась в размере, образуя «микротаблетки». Металлическим стержнем в почве делалась ниша, в которую до уровня верхнего отверстия с приманкой помещалась пластинка. Перфорирование приманок оценивали через 10 суток. Результаты представлены как процент перфорированных отверстий.

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

В пределах изучаемого полигона было установлено расположение пороев слепышей. В системе координат, которая начинается в левом нижнем углу полигона (ось абсцисс совпадает с направлением запад – восток, ось ординат – юг – север), было определено расположение центроидов пороев слепышей, их высота и ширина основания с точностью 1 см.

В каждой ячейке полигона определялось общее проективное покрытие травостоя по визуальной шкале с градациями 0, 10, ..., 90, 100% [6].

Почвенные беспозвоночные (мезофауна) учитывались с помощью ручной разборки проб размером 0,25×0,25 см (0,0625 м²).

Результаты исследования

Общая численность почвенной мезофауны на экспериментальном полигоне составила 6,25 экз./пробу. Распределение численности почвенных животных по пробам подчиняется лог-нормальному закону (рис. 1).

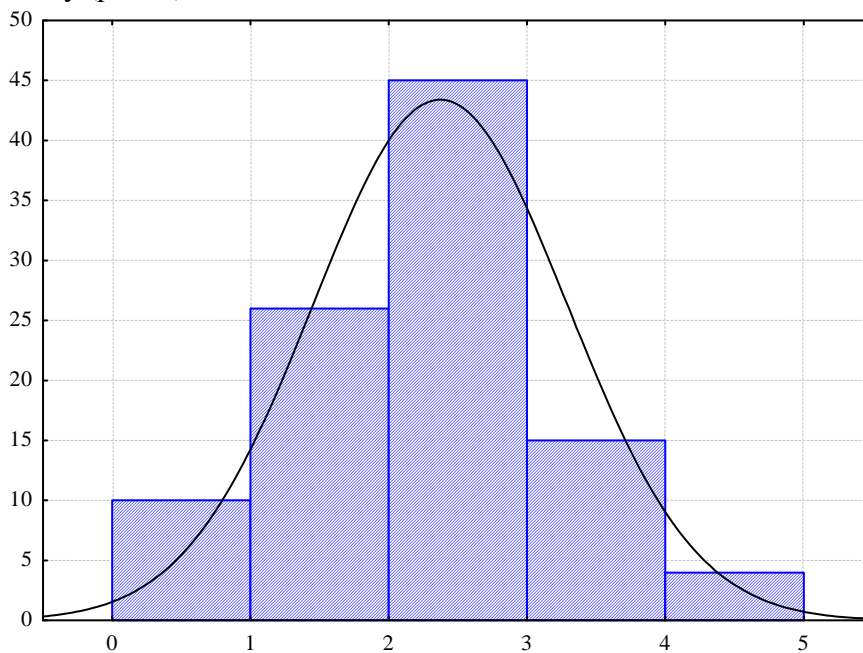


Рис. 1. Распределение численности почвенной мезофауны в почвенных пробах. По оси абсцисс – число экземпляров животных в пробе (в логарифмическом масштабе по основанию 2), по оси ординат – число проб.

Доминирующей группой почвенных животных в степном участке являются муравьи. Численность их личинок составляет 4,2 экз./пробу (табл. 1). Необходимо отметить, что только ручной разбор почвенных проб не является полностью адекватным способом количественного учета этой группы животных [9]. Кроме того, существуют определенные трудности таксономического определения личинок перепончатокрылых, в том числе и муравьев [8]. Безусловно, при специализированном количественном учете муравьев показатель их

численности был бы гораздо выше, так как в пределах ячейки почвенная проба закладывалась вблизи центра, но так, чтобы избежать прямого попадания в гнездо муравьев. Поэтому полученный показатель численности личинок муравьев относится к почве вне их максимальной концентрации в гнездах. С другой стороны, данные, полученные с помощью ручной раскопки проб, можно рассматривать как индикатор численности муравьев, который коррелирует с их общим обилием.

В комплексе почвенной мезофауны второе место по численности (0,68 экз./пробу) занимают личинки жуков-долгоносиков *Eusomus (Eusomus) ovulum* Germar, 1824. Эти животные являются эндогейнными фитофагами. Наряду с личинками долгоносиков важным компонентом животного населения степного участка являются другие фитофаги, такие как личинки жуков-дровосеков *Dorcadion carinatum* (Pallas, 1771), личинки пилюльщиков *Byrrhus pilula* (L., 1758), личинки жуков-чернотелок *Tentyria nomas* (Pallas, 1781) и *Opatrum sabulosum* (L., 1761), личинки пластинчатоусых жуков *Melolontha melolontha* (L., 1758). К местам скопления растительных остатков приурочены личинки бронзовок *Tropinota (Epicometis) hirta* (Poda, 1761), которых можно рассматривать как фитосапрофагов. Сапрофагами-гумусообразователями являются дождевые черви *Aporrectodea r. rosea* (Savigny, 1826), численность которых относительно невелика – 0,1 экз./пробу.

Разнообразной является группа зоофагов. В их состав входят эндогейные геофилморфные многоножки *Arctogeophilus macrocephalus* Folkmanova, Dobroruka, 1960, личинки жуков-щелкунов *Agrypnus murinus* (L., 1758), личинки жужелиц *Amara sp.*, личинки скакунов *Calomera lunulata* (Fabricius, 1781), личинки ктырей Asilidae. Часто в степи можно встретить некрозоофагов – *Dermestes (Dermestinus) lanarius* Illiger, 1801. Среди герпетобионтных хищников важная роль принадлежит паукам. Однако их численность (0,08 экз./пробу) значительно уступает обилию эндогейных зоофагов.

Таблица 1

Таксономическая структура и численность почвенной мезофауны (экз./пробу) экспериментального полигона

Таксон	Среднее	Ст. ошибка	Маргинальность	Специализация
Annelidae, Oligochaeta				
<i>Aporrectodea rosea rosea</i> (Savigny, 1826)	0,10	0,03	0,60	1,28
Arthropoda				
Aranei				
<i>Aranea sp. sp.</i>	0,08	0,03	0,48	1,32
Geophilomorpha				
<i>Arctogeophilus macrocephalus</i> Folkmanova, Dobroruka, 1960	0,01	0,01	–	–
Insecta				
<i>Calomera lunulata</i> (Fabricius, 1781) (larv.)	0,01	0,01	–	–
Carabidae (im.)	0,10	0,04	–	–
Chrysomelidae (larv.)	0,05	0,02	–	–
Coleoptera (im.)	0,07	0,03	–	–
<i>Agrypnus murinus</i> (L., 1758) (larv.)	0,01	0,01	–	–
<i>Tropinota (Epicometis) hirta</i> (Poda, 1761) (larv.)	0,26	0,05	0,61	1,12
<i>Eusomus (Eusomus) ovulum</i> Germar, 1824 (larv.)	0,68	0,14	0,24	1,09
<i>Amara sp.</i> (larv.)	0,03	0,02	–	–
<i>Byrrhus (Byrrhus) pilula</i> (L., 1758) (larv.)	0,18	0,06	0,81	1,94
<i>Melolontha melolontha</i> (L., 1758) (larv.)	0,01	0,01	–	–
<i>Dorcadion carinatum carinatum</i> (Pallas, 1771) (larv.)	0,20	0,04	0,52	1,52
<i>Tentyria nomas</i> (Pallas, 1781) (larv.)	0,02	0,01	–	–
<i>Opatrum sabulosum</i> (L., 1761) (larv.)	0,02	0,01	–	–
<i>Dermestes (Dermestinus) lanarius</i> Illiger, 1801 (larv.)	0,07	0,03	0,79	2,52
Asilidae sp. sp. (larv.)	0,13	0,04	0,79	1,99
Formicidae sp. sp. (larv.)	4,20	0,41	0,30	1,01
Lepidoptera sp. sp. (larv.)	0,02	0,01	–	–
Всего	6,25	0,41	–	–

Животное населения почвы исследуемого участка относится к ценоморфе степных видов [10], поэтому может рассматриваться как степной моноценоз [2]. Среди трофических групп преобладающая роль в комплексе принадлежит зоофагам (74% от суммарной численности), следующее место в трофической структуре занимают фитофаги (20%) и только 6% встреченных особей относится к группе сапрофагов (рис. 2).

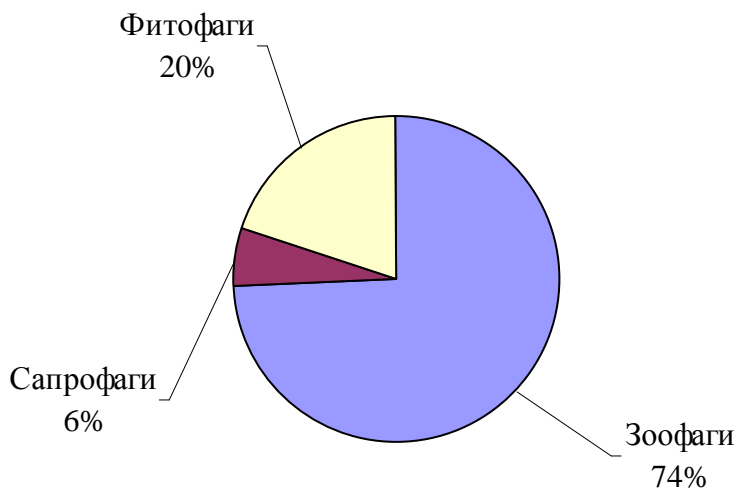


Рис. 2. Трофическая структура степного участка.

Доминирование группы животных-зоофагов (хищников и некрозоофагов) в степном участке хорошо согласуется с результатами, приведенными в работе Б. Р. Стригановой [19] для луговой степи. Однако в отличие от луговой степи в разнотравно-типчачово-ковыльной степи большее значение имеют фитофаги в сравнении с сапрофагами. Очевидной причиной этого являются более засушливые условия, одной из адаптаций к которым является переход от сапрофагии к фитофагии как на уровне популяций отдельных видов животных (фитосапрофаги начинают питаться преимущественно живыми растительными тканями при ухудшении условий влажности), так и на уровне сообщества почвенных животных в целом [8]. Так, 96,8% от суммарной численности почвенных животных относится к ксерофилам и только 3,2% – к мезофилам. В структуре топических группировок преобладают собственно почвенные (эндогеиные) формы – 95,4% от суммарной численности мезофауны. Герпетобионтные формы составляют только 4,6%.

Педотурбационная активность слепышей может рассматриваться двояко. С одной стороны, порою являются проявлением жизнедеятельности и маркируют занимаемую животными территорию, а значит, обозначают область, экологически благоприятную для их жизни. Поэтому мы можем рассмотреть порою в экологическом пространстве и определить их экологическую нишу. С другой стороны, роющая деятельность слепышей выступает в качестве значительного экологического фактора, который влияет на экологические условия существования мезопедоценоза. В этом случае активность педотурбационной активности является одной из осей экологического гиперпространства, в пределах которого происходит распределение экологических ниш почвенных животных.

Характеристики экологической ниши педотурбационной активности слепышей представлены в табл. 2. Маргинальность распределения порою слепышей по изучаемой территории составляет 9,66. Этот показатель свидетельствует о существенном различии экологических свойств эдафотопов в зоне действия порою от их среднего уровня в целом по полигону. Маргинальность относительно порою приобретает смысл значения меры педотурбационной активности. Педотурбационная активность приводит к уменьшению

проективного покриття растительного покрова (коэффициент маргинальности m по этому признаку $-0,12$), увеличению целлюлозолитической активности ($m = 0,21$), также наблюдаются изменения агрегатного состава и твердости почвы. Наиболее характерной особенностью роющей деятельности слепышей является увеличение доли агрономически ценных агрегатных фракций размером 1-7 мм. Как показали дополнительные исследования на масштабном уровне одной ячейки (1 м), изменения электрической проводимости почвы под действием роющей активности слепышей имеют четко выраженный нелинейный характер (в центральной части пороя наблюдается достоверное увеличение электропроводности, а в зоне бруствера – уменьшение). Поэтому линейная факторная модель не может отразить указанные тенденции, вследствие чего коэффициенты маргинальности и специализации по оси электрической проводимости почвы для пороев слепышей невелики.

Таблица 2

Характеристики экологической ниши педотурбационной активности слепышей

маргинальность (M) – 9,66; специализация (S) – 1,18, толерантность (1/S) – 0,85

Экологическое свойство	Маргинальность	Спец. 1	Спец. 2	Спец. 3	Спец. 4
Активность, %/10 суток	0,21	-0,14	0,06	0,00	-0,13
Покрытие, %	-0,12	0,17	0,04	-0,01	-0,02
ЕС	-0,08	-0,09	0,00	0,15	-0,04
Агрегатный состав почвы на глубине 0-10 см					
>10 мм	0,10	0,13	-0,03	0,01	0,10
7-10 мм	0,25	0,09	0,06	0,03	-0,15
5-7 мм	0,29	-0,09	-0,03	0,11	0,06
3-5 мм	0,41	0,02	-0,01	0,13	0,01
2-3 мм	0,33	0,13	0,03	-0,16	0,05
1-2 мм	0,28	0,02	-0,08	0,01	0,06
0,5-1 мм	0,15	0,01	0,08	0,17	-0,09
0,25-0,5 мм	0,26	0,12	0,00	0,09	-0,07
<0,25 мм	0,24	-0,14	-0,05	-0,13	0,03
Твердость почвы					
0-5 см	0,13	-0,14	0,03	-0,09	0,07
5-10 см	0,11	-0,14	-0,06	0,10	-0,09
10-15 см	0,13	0,04	0,03	0,06	0,01
15-20 см	0,20	0,42	0,01	-0,56	-0,02
20-25 см	0,14	-0,08	0,09	0,33	0,07
25-30 см	0,15	-0,40	-0,03	0,11	0,50
30-35 см	0,14	0,43	-0,67	0,09	-0,72
35-40 см	0,20	-0,37	0,61	0,09	0,14
40-45 см	0,21	-0,27	0,20	-0,53	0,27
45-50 см	0,22	0,28	-0,32	0,34	-0,21
Собственное значение	2,08	5,08	3,42	2,36	2,01
Объясненная специализация	0,07	0,17	0,11	0,08	0,07
Куммулятивная доля	0,07	0,24	0,35	0,43	0,49

Основными аспектами специализации нишевого пространства пороев слепышей являются показатели твердости почвы на разных глубинах. Другие экологические характеристики, которые измерялись для верхнего почвенного горизонта (0-10 см), не играют

особой роли в специализации. Особенностью, которую следует подчеркнуть, является то, что факторы специализации характеризуются разнонаправленными показателями для соседних горизонтов. Так, фактор специализации 1 характеризуется коэффициентом $-0,40$ для горизонта 25-30 см и коэффициентом $-0,37$ для горизонта 35-40 см, а промежуточный между ними горизонт 30-35 см имеет коэффициент $0,43$. Для фактора 2 «разнонаправленную пару» составляют горизонты 30-35 и 35-40 см, для фактора 3 – 15-20 и 20-25 см, для фактора 4 – 25-30 и 30-35 см. Очевидно, что глубина залегания ходов слепышей не постоянна и изменяется в зависимости от твердости окружающей почвы. Формирование хода существенно уменьшает твердость почвы. Если бы при рытье нор слепыши не избегали более твердых участков, то в факторной структуре не было бы пар горизонтальных уровней с противоположными по знаку коэффициентами. Если слепыш, встречаясь с более твердым участком почвы, его избегает и переходит на несколько иную глубину рытья (выше либо ниже), то при этом происходит сочетание исходно твердого участка почвы с норovým пространством, которое является полостью, либо оно с течением времени заполняется осыпающейся почвой, но при этом твердость этого пространства еще долго остается низкой.

Учитывая характеристики нишевого пространства, можно отобразить участок, наиболее оптимальный для жизнедеятельности слепышей (рис. 3). Сравнение зоны оптимума с наблюдаемым распределением роющей активности показывает, что эти структуры совпадают только в общих чертах. Оптимальную зону (рис. 3, справа) можно рассматривать как потенциальную нишу, по Г. Хатчинсону [28], а наблюдаемое распределение роющей активности – как реализованную. Очевидно, что не вся потенциальная ниша слепыша в её пространственном выражении реализована (например, зона полигона справа вверху). С другой стороны, животные постоянно пытаются расширить своё присутствие и в тех участках, которые неблагоприятны для их существования (локалитеты округлой формы на схеме слева).

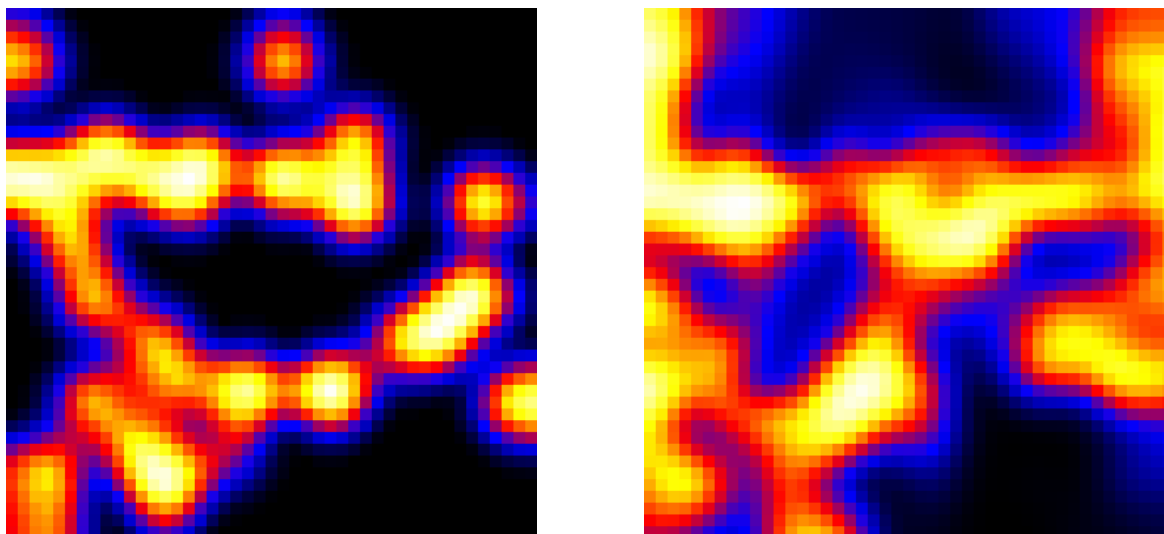


Рис. 3. Зона педотурбационной активности слепышей (слева) и зона экологического преферендума (справа). Яркость пропорциональна признаку – более яркие участки маркируют большую степень проявления признака.

Необходимо учесть, что речь идет о средообразующей активности, когда экологический инженер (слепыш) активно изменяет среду, расширяя пространственное расположение потенциальной и реализованной ниши.

Для характеристики экологического пространства сообщества почвенных беспозвоночных более приемлемым является дискриминантный анализ экологической ниши [40]. С его помощью можно получить характеристику разбиения экологического пространства между видами, которые составляют сообщество, а не только персональных экологических

ниш, как в случае с факторным анализом. Для анализа были отобраны виды, которые на исследуемом участке встречались с численностью, не менее 0,07 экз./пробу.

Для первых трех дискриминантных факторов существенное значение имеет переменная, которая характеризует роющую активность слепышей (табл. 3). Это свидетельствует о том, что педотурбационная активность слепышей выполняет важную роль в формировании экологического пространства почвенной мезофауны. Кроме того, следует отметить сложный характер влияния, так речь идет о трех относительно независимых величинах, по которым происходит дифференциация животного населения почвы.

Таблица 3

Коэффициенты дискриминантных факторов между характеристиками местообитания почвенных беспозвоночных

Экологические свойства	Дискриминантные факторы			
	1	2	3	4
Порои	0,63	0,25	0,43	-0,06
Активность, %/10 суток	0,03	0,19	-0,52	0,22
Покрытие, %	-0,26	-0,47	0,27	-0,07
ЕС	-0,07	-0,45	0,28	0,02
Агрегатный состав почвы на глубине 0-10 см				
>10 мм	-0,19	0,04	0,41	0,56
7-10 мм	-0,12	0,09	0,08	-0,56
5-7 мм	-0,12	0,07	0,10	-0,41
3-5 мм	-0,11	0,08	0,19	-0,04
2-3 мм	-0,06	0,13	0,14	-0,09
1-2 мм	-0,01	0,19	0,07	-0,14
0,5-1 мм	0,05	0,27	0,18	0,07
0,25-0,5 мм	0,04	0,26	0,17	0,04
<0,25 мм	0,02	0,24	0,20	0,07
Твердость почвы				
0-5 см	-0,25	0,20	0,03	-0,03
5-10 см	-0,30	0,22	0,04	-0,11
10-15 см	-0,26	0,16	0,07	-0,18
15-20 см	-0,17	0,07	0,01	0,17
20-25 см	-0,21	0,12	0,09	0,11
25-30 см	-0,20	0,12	0,09	0,09
30-35 см	-0,20	0,13	0,09	0,11
35-40 см	-0,15	0,11	-0,06	0,04
40-45 см	-0,15	0,12	-0,07	0,02
45-50 см	-0,16	0,13	-0,10	0,03

Дискриминантный фактор 1 определяется по уменьшению проективного покрытия растительности и уменьшению твердости почвы на горизонтах 0-35 см. Очевидно, что в данном случае фактор 1 описывает трансформирующее воздействие на экологическое пространство мезофауны роющей деятельности слепышей, которая происходит в почвенной толще (рис. 4). Фактор 2 также негативно коррелирует с проективным покрытием растительности и позитивно – с долей агрегатных фракций малого размера (0,25-2 мм). Этот фактор отражает воздействие почвы, выброшенной на поверхность в виде холмиков. Эти образования засыпают растительность, что естественно влечет уменьшение её проективного

покрытия. В составе почвенной массы холмиков преобладает измельченная агрегатная фракция. Плотность почвы, из которой состоят холмики слепышей, меньше, чем плотность ненарушенной почвы. Кроме того, слепышины подвергаются большему иссушению и аэрации. Поэтому индикатором фактора 2 является пониженная электрическая проводимость почвы (сниженная влажность и плотность) и повышенная целлюлозолитическая активность (повышенная аэрация).

Дискриминантные факторы 2 и 3 отражают неоднозначный характер влияния пороев слепышей на экологическое пространство почвенной мезофауны. Если фактор 2 указывает на снижение проективного покрытия и электропроводности и увеличение целлюлозолитической активности при высоком уровне роющей деятельности слепышей, то фактор 3 описывает полностью обратный эффект – уменьшение целлюлозолитической активности и увеличение проективного покрытия и электрической проводимости почв. Природу указанных эффектов можно понять после изучения пространственного распределения факторов (рис. 4).

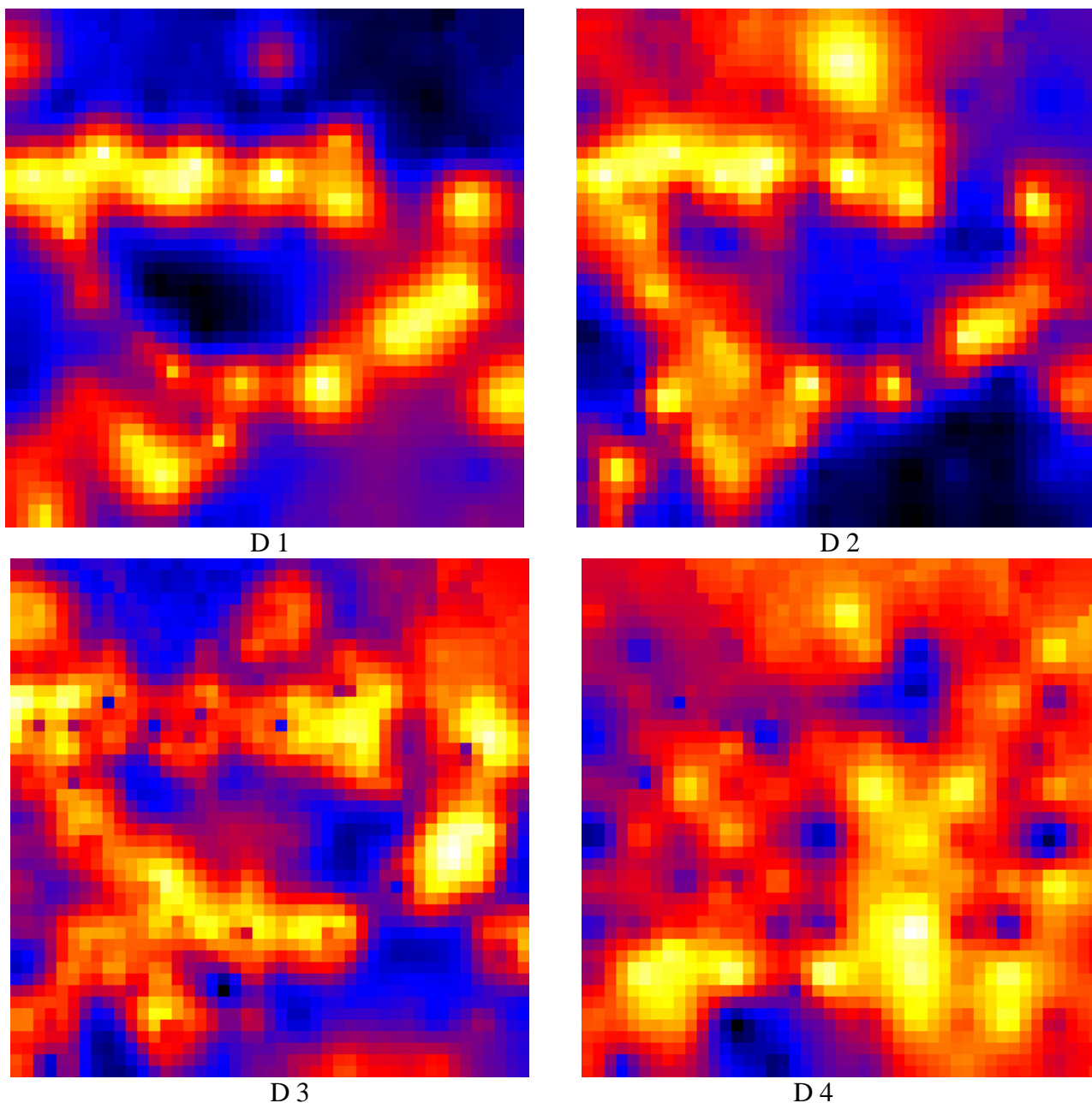


Рис. 4. Пространственное размещение дискриминантных функций (D 1-4).

Максимумы значений фактора 2 совпадают с центроидами пороев, в то же время наибольшие значения фактора 3 связаны с окрестностями пороев, а их минимальные значения совпадают с центроидами пороев. Таким образом, фактор 2 отражает изменение среды обитания животных, которые инициированы самим порем, а фактор 3 отражает компенсаторные эффекты, которые возникают в непосредственном окружении пороя.

Помимо указанных изменений, для фактора 3 характерно увеличение агрегатов размером более 10 мм. Очевидно, что при формировании пороя с него в первую очередь скатываются крупные почвенные фрагменты, которые накапливают в непосредственной близости от подошвы пороя. Крупные агрегатные фрагменты формируют структуру, в пределах которой накапливаются мелкие почвенные частицы (0,25-1 мм). Эти частицы могут перемещаться из массы пороя под действием ветровой эрозии либо возникать в результате разрушения крупных агрегатов. Необходимо отметить, что «ореол» вокруг поря (фактор 3) не связан с изменениями твердости почвы.

Фактор 4 не связан с изменчивостью свойств почвенного покрова, инициированной деятельностью слепышей в текущий момент времени. Этот фактор связан с обратным соотношением в агрегатной структуре крупных агрегатов (более 10 мм), с одной стороны, и средних (5-10 мм) – с другой. Этот фактор можно расценивать либо как результат независимой от деятельности слепышей пестроты почвенного покрова, либо как накопительный результат рытья слепышами почвы за длительный период времени.

Дискриминантные факторы задают оси экологического пространства, в пределах которого происходит дифференциация экологических ниш почвенных животных (рис. 5).

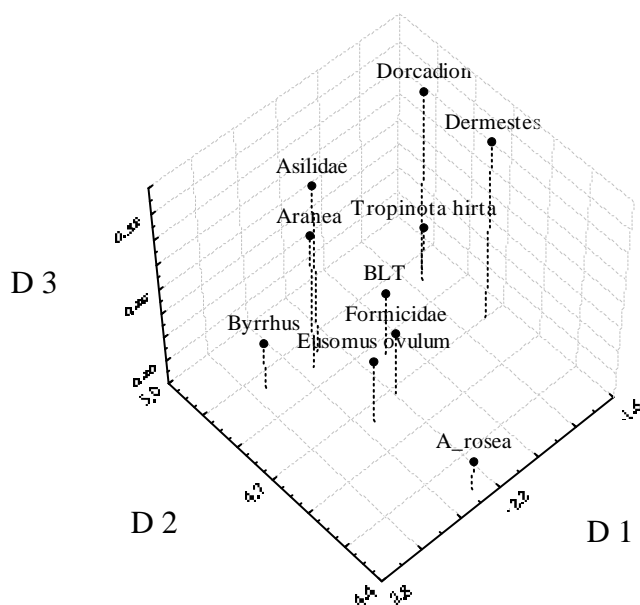


Рис. 5. Размещение почвенных животных в экологическом пространстве.
D 1-3 – дискриминантные функции, BLT – бейт-ламина тест.

Наиболее восприимчивым к фактору беспокойства, инициированного педотурбационной активностью слепыша, является дождевой червь *A. rosea*. Этот вид занимает область с минимальными значениями по трем первым дискриминантным факторам, что свидетельствует о предпочтении этим дождевым червем ненарушенных участков почвы. По показателям маргинальности (0,60) и специализации (1,28) этот вид занимает промежуточное положение среди изученных видов. Это свидетельствует о том, что зона педотурбационной активности слепышей для *A. rosea* является неблагоприятной, но в зоне ненарушенного почвенного покрова для дождевого червя формируются однообразно благоприятные условия. Кроме того,

участки, благоприятные и неблагоприятные для дождевого червя, примерно соразмерны в пределах изучаемой территории.

Личинки жуков-долгоносиков *E. ovulum* и личинки муравьев занимают центральную часть экологического пространства. Необходимо отметить, что две эти группы являются доминирующими на изучаемом участке. Кроме того, показатели маргинальности (0,3 и 0,24 соответственно) и специализации (1,01 и 1,09) наименьшие среди всех изученных видов. Таким образом, для личинок долгоносиков и муравьев изучаемая территория является однообразно благоприятной в отношении экологических факторов, которые были учтены в данном исследовании. Наблюдаемый оптимум этих видов не зависит от трансформационного эффекта педотурбационной активности слепышей на изученные параметры почвенного покрова.

Очень близко к положению *E. ovulum* и личинок муравьев в экологическом пространстве находится точка, соответствующая трофической активности почвенных животных, оцененная с помощью бейт-лампа теста. Свой вклад в этот показатель делают как представители мезофауны, так и микрофауны. Трофическая активность комплекса педобионтов естественным образом зависит от численности доминирующих групп (*E. ovulum* и личинок муравьев), но полностью отождествлять этот показатель с обилием этих животных не верно. Экологическая характеристика трофической активности почвенных животных, оцененная с помощью бейт-лампа теста, отличается от характерных особенностей экологической ниши личинок муравьев и долгоносиков (табл. 3).

Таблица 3

**Характеристики экологической ниши трофической активности педобионтов
(по данным бейт-лампа теста)**

маргинальность (M) – 0,12; специализация (S) – 0,99, толерантность (1/S) – 1,003

Экологическое свойство	Маргинальность	Спец. 1	Спец. 2	Спец. 3	Спец. 4
Роющая активность	0,38	-0,04	0,05	0,05	0,05
Целлюлоз. активность, %/10 суток	0,21	0,02	-0,10	-0,04	0,00
Проективное покрытие, %	-0,23	-0,13	-0,02	0,10	-0,01
ЕС	-0,43	0,01	-0,04	-0,04	0,12
Агрегатный состав почвы на глубине 0-10 см					
>10 мм	-0,33	0,34	-0,59	0,65	0,26
7-10 мм	-0,13	0,15	-0,36	0,21	0,33
5-7 мм	-0,07	-0,02	-0,14	0,18	0,04
3-5 мм	0,19	0,08	-0,22	0,19	0,22
2-3 мм	0,28	0,15	-0,24	0,19	0,08
1-2 мм	0,16	0,18	-0,29	0,41	0,18
0,5-1 мм	0,17	0,07	-0,18	0,11	0,25
0,25-0,5 мм	0,25	-0,01	-0,21	0,18	-0,06
<0,25 мм	0,26	0,10	-0,13	0,17	0,12
Твердость почвы					
0-5 см	-0,15	0,02	0,09	-0,03	-0,24
5-10 см	-0,17	0,00	-0,08	-0,04	0,34
10-15 см	-0,09	-0,10	-0,09	0,14	0,01
15-20 см	0,10	0,08	0,09	-0,04	-0,12
20-25 см	0,09	0,30	0,00	0,15	-0,45
25-30 см	0,12	-0,76	0,29	-0,15	0,04
30-35 см	0,14	0,21	-0,29	-0,10	0,31

Экологическое свойство	Маргинальность	Спец. 1	Спец. 2	Спец. 3	Спец. 4
35-40 см	0,14	0,05	-0,01	0,24	-0,08
40-45 см	0,12	0,08	-0,02	-0,20	0,36
45-50 см	-0,01	0,20	0,11	0,02	-0,13
Собственное значение	1,03	1,21	1,19	1,16	1,03
Объясненная специализация	0,05	0,05	0,05	0,05	0,05
Куммулятивная доля	0,05	0,10	0,15	0,20	0,05

Трофическая активность почвенных животных в наибольшей степени проявляется в участках с повышенной роющей активностью слепышей. Как следствие, экологический оптимум для трофической активности мезопедобионтов смещен в область с меньшим проективным покрытием степной растительности. Также необходимо учитывать позитивное функциональное взаимное влияние микробоценоза и зооценоза [12, 19], что проявляется в увеличении показателя бейт-ламина теста в участках с повышенной целлюлозолитической активностью.

На трофическую активность животных оказывает влияние агрегатный состав почвы. Увеличение доли мелких и средних агрегатных фракций (0,25-3 мм) по сравнению с крупными фракциями (5-10 мм) сопровождается ростом трофической активности педобионтов.

Пониженная твердость почвенного покрова в горизонте 0-15 см способствует росту трофической активности почвенных животных.

Важными аспектами специализации трофической активности являются показатели агрегатного состава и твердости почвы.

По существу, рассмотренные экологические оси, в пределах которых происходит формирование экологического пространства трофической активности почвенных животных, тесно между собой взаимосвязаны и определяются средообразующим влиянием роющей деятельности слепышей на изученном степном участке.

Распределение трофической активности педобионтов по изучаемому участку характеризуется низкой маргинальностью (0,12) и низким уровнем специализации (0,99). Функциональное разнообразие сообщества почвенных животных степной целины позволяет сохранять на высоком уровне трофическую активность при изменении условий существования комплекса. Поэтому такой интегральный показатель, как общая трофическая активность сообщества почвенных животных характеризуется низкой маргинальностью и специализацией.

Комплекс видов, который приобретает наибольшие экологические преимущества в результате роющей деятельности слепышей, представлен личинками жуков-дровосеков *D. carinatum*, личинками кожеедов *D. lanarius* и личинками пластинчатоусых *T. hirta* (см. рис. 5). Необходимо отметить, что эти виды являются ксерофильными, что очень важно для существования в условиях пороев почвенных млекопитающих, так как для этих микроместообитаний характерны значительные суточные колебания влажности и температуры, которые по амплитуде превосходят аналогичные показатели в окружающей порою почве [13].

Переходную группу почвенных животных, которые предпочитают менее контрастные условия старых пороев либо зону контакта свежих пороев с ненарушенными участками, составляют хищные формы – пауки и личинки ктырей (*Asilidae*), а также растительноядные личинки пилюльщиков *B. pilula*.

Обсуждение

Теория экологической ниши в понимании Хатчинсона задает экологическое пространство, в пределах которого осуществляются экологические процессы. Это пространство является теоретической генерализацией, а в реальности экологические процессы происходят в географическом пространстве. Ключом к пониманию и описанию

закономерностей структуры и функционирования экологических систем является сопоставление пространств экологического и географического.

Педотрубационная активность почвенных млекопитающих как экологических инженеров существенно влияет на почву как среду обитания животных, микроорганизмов и растений. Средообразование, которое сказывается на структуре функционально важного компонента биогеоценоза – животном населении, позволяет говорить о формировании консортивных связей [1, 17], которые определяют функциональные особенности экосистемы.

Как на уровне почвенного покрова [11], так и на уровне животного населения почвы [16] наблюдается структурная и функциональная пестрота. Для описания этого явления необходимо применение инструментов пространственного анализа данных и геостатистики. Эти технологии, в сочетании с методами классического статистического анализа экологических данных, открывают значительные перспективы для отображения экологических явлений и процессов в экологическом и географическом пространствах. Однако ценой возможности применения такого рода подхода является необходимость сбора большого количества пространственно координированных данных. Быстрота отбора и относительная дешевизна как условие возможности получения больших объемов данных выступают в качестве критериев для выбора типа данных, которые могут быть задействованы в изучении пространственной экологии почвенных животных.

Адаптацией к технологии сбора данных для пространственной экологии стало уменьшение стандартного размера единичной почвенно-зоологической пробы. Было показано, что снижение размеров (объема) пробы при увеличении их числа, значительно улучшают статистические свойства плана исследования [16]. В нашем исследовании вместо традиционных проб размером 50×50 см в 6-12-кратной рандомизированной повторности количественный учет почвенной мезофауны проводился с помощью проб 25×25 см в 121-кратной повторности. Пробы расположены в виде регулярной сетки по вершинам квадратов со стороной 1 м (площадь участка 10×10 м).

Важным условием изучения экологического пространства является сбор данных о его свойствах. Подавляющее большинство традиционных аналитических почвоведческих показателей, которые описывают почву как среду обитания животных, весьма трудоемки, требуют значительного времени для проведения лабораторных исследований и средств.

Для характеристики экологических условий почвенных животных нами выбраны показатели, которые способны отразить свойства почвы как среды обитания животных, а также сравнительно легко могут быть получены в полевых условиях, либо быстро – в лаборатории. Так, 300 промеров электрической проводимости почвы (100 квадратов в 3-кратной повторности) в полевых условиях могут быть сделаны за 30-40 минут. Измерение твердости почвы в поле, в количестве 1210 промеров (121 точка на 10 уровнях глубины почвы), может быть проведено за 2,5-3 часа. Метод оценки агрегатной структуры путем сухого просеивания очень прост, единственной сложностью является перевозка в лабораторию сравнительного большого объема почвы. Примененные методы оценки биологической активности почв – аппликационный метод и бейт-лампа тест, очень просты, и данные по ним могут быть получены в большом объеме. Экспресс методом, но достаточно точным, является бальное оценивание проективного покрытия растительности. Как показано в нашем исследовании, все изученные экологические характеристики позволяют содержательно интерпретировать процессы педотрубационной трансформации экологического пространства почвенных животных.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что слепыши в процессе рытья выбирают оптимальный маршрут с точки зрения минимизации энергетических затрат. Таким образом, нельзя рассматривать рытье хода как процесс прямолинейного перемещения в почвенной толще. Почвенные млекопитающие из всей почвенной толщи осваивают зону, которая является в целом благоприятной для рытья, в пределах которой в свою очередь прокладывают норы в участках более мягких, чем окружающая почвенная масса. Более твердые участки почвенной массы могут рассматриваться как основа конструктивной

устойчивости почвенного покрова, которая противодействует эрозионному перемещению. Таким образом, можно предполагать, что энергетическая оптимизация роющей активности почвенных млекопитающих приводит к созданию такой *фодересферы* (от латин. *fodere* – рыть, по аналогии с дрилосферой дождевых червей Буше [21]), которая гармонично интегрируется в систему механической устойчивости почвенного покрова при минимальном её нарушении.

Фодересфера почвенной мегафауны преобразовывает почву как среду обитания других почвенных животных (мезо-, микро- и нанофауны), микроорганизмов и растений. Вызванные роющей активностью эффекты имеют различный масштаб и период затухания, поэтому главной особенностью фодересферы является создание и поддержание разнообразия экологических условий в почвенном покрове.

Роющая деятельность слепыша также воздействует на пространственную картину изменчивости целлюлозолитической активности почвы. Как установлено в результате нашего исследования, целлюлозолитическая активность увеличивается в пороях в сравнении с окружающей почвой. Порои млекопитающих формируют участки поверхности почвы с контрастным температурным режимом, более сухим микроклиматом и большим количеством солнечной энергии, достигающей поверхности почвы [35]. Было установлено, что органическое вещество и органический азот имеют тенденцию к уменьшению в новых пороях, в противоположность этому неорганический азот (преимущественно, нитраты), который легко усваивается растениями, имеет более высокое содержание в почве пороев в сравнении с окружающей ненарушенной территорией [22]. Увеличение количества азота в пороях связывают с повышенным попаданием в них урины и фекалий [31], аккумуляцией скелетов животных, поднятием в верхние горизонты обогащенной азотом подпочвы [30] и повышенной доступностью азота вследствие уменьшения растительного покрова [43]. Наиболее вероятной причиной значительного увеличения неорганического азота в пороях следует считать рост минерализации органики [22]. В ряде исследований описано уменьшение количества органики и увеличение кислородного статуса в почве пороев млекопитающих [32, 34]. Таким образом, повышенная аэрация пороев и более высокая температура почвенной массы в этих образованиях приводят к росту активизации процессов минерализации, одним из индикаторов которой является целлюлозолитическая активность.

Фодересфера создает предпосылки для увеличения роли в сообществе животных *r*-стратегов. Это находит свое отражение в увеличении трофической активности почвенных животных по данным бейт-лампа теста (преимущественно представителей микрофауны, которые по отношению к мезофауне являются *r*-стратегами). Типичные *K*-стратеги (например, собственно почвенные дождевые черви *A. rosea*) оттесняются на периферию экологического пространства фодересферы. Диапазон экологических условий от ненарушенной почвы (преимущество имеют *K*-стратеги) до свежих пороев (преимущество имеют *r*-стратеги) представляет собой весьма обширную экологическую зону, которая занята переходными экологическими группами почвенных животных. Таким образом, фодересфера обладает гораздо большим экологическим объемом, чем ненарушенная целинная почва.

Почвенные роющие животные значительно влияют на почву как среду обитания. Комплексный характер влияния дождевых червей нашел своё выражение в таком понятии, как дрилосфера [20, 21]. Под дрилосферой понимают систему ходов, копролиты и стенку почвенного хода толщиной несколько миллиметров. Применение аналогичного понятия правомерно по отношению к роющей деятельности почвенных млекопитающих. Часть почвенного покрова, которая испытывает на себе влияние почвенных ходов и напочвенных выбросов роющих млекопитающих, можно обозначить как *фодересферу*. Очевидно, что экологическое пространство фодересферы не ограничивается границами системы ходов и пороев землероев. Масштаб фодересферы определяется длительным периодом затухания последствий активного воздействия, которым является педотурбационная деятельность почвенных млекопитающих. Возврат экологической системы к изначальному состоянию может протекать не по гладкой асимптотической траектории, а в виде затухающих колебаний с четко выраженным нелинейным поведением. Как выражение этого процесса на

уровне экологических свойств происходит увеличение разнообразия системы и её экологического объема.

Фодересфера отличается динамичностью почвенных свойств, микробиологических процессов, структуры и разнообразия животного населения и растительного покрова. В географическом пространстве наблюдается увеличение мозаичности почвенного покрова, которая по масштабам значительно превосходит протяженность только системы ходов и пороев млекопитающих.

Выводы

Таким образом, фодересфера имеет проекции в двух пространствах – экологическом и географическом. Поэтому в методическом плане результативным оказалось сочетание геостатистического подхода для описания свойств фодересферы в географическом пространстве и описания свойств почвы как среды обитания, целлюлозолитической активности как индикатора функциональности микробиоценоза, оценки трофической активности педобионтов, характеристики структуры мезофауны и проективного покрытия растительности – для отображения явления фодересферы в экологическом пространстве.

Список литературы

1. Беклемишев В. Н. О классификации биогеоэкологических (симфизиологических) связей / В. Н. Беклемишев // Бюллетень МОИП. – 1951. – Т. 55, вып. 5 – С. 3–30.
2. Бельгард А. Л. Лесная растительность юго-востока УССР / А. Л. Бельгард. – К.: Изд-во КГУ, 1950. – 263 с.
3. Вадюнина А. Ф. Методы исследования физических свойств почв / А. Ф. Вадюнина, З. А. Корчагина. – М.: Агропромиздат, 1986. – 416 с.
4. Воробейчик Е. Л. Изменение пространственной структуры деструкционного процесса в условиях атмосферного загрязнения лесных экосистем / Е. Л. Воробейчик // Известия АН. Сер. биол. – 2002. – № 3. – С. 368–379.
5. Воробейчик Е. Л. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень) / Е. Л. Воробейчик, О. Ф. Садыков, М. Г. Фарафонов. – Екатеринбург: УИФ – Наука, 1994. – 280 с.
6. Воронов А. Г. Геоботаника / А. Г. Воронов. – М.: Высш. шк., 1973. – 384 с.
7. Гиляров М. С. Отряд Нумероптера – Перепончатокрылые / М. С. Гиляров // Определитель обитающих в почве личинок насекомых. – М.: Наука, 1964. – С. 586–597.
8. Гиляров М. С. Закономерности приспособления членистоногих к жизни на суше / М. С. Гиляров. – М.: Наука, 1970. – 275 с.
9. Длусский Г. М. Методы количественного учета почвообитающих муравьев / Г. М. Длусский // Зоол. журн. – 1965. – Т. 44, № 5. – С. 716–727.
10. 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.
11. Карпачевский Л. О. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе / Л. О. Карпачевский. – М.: Изд-во МГУ, 1977. – 327 с.
12. Козловская Л. С. Особенности взаимоотношений почвенных беспозвоночных с микроорганизмами / Л. С. Козловская // Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза. – М.: Наука, 1984. – С. 53–65.
13. Пахомов А. Е. Биогеоэкологическая роль млекопитающих в почвообразовательных процессах степных лесов Украины. Т. 2. Трофический тип воздействия. Биотехнологический процесс становления экологической устойчивости эдафотопы / А. Е. Пахомов. – Днепропетровск: ДГУ, 1998. – 216 с.
14. Пахомов А. Е. Формирование почвенной мезофауны под влиянием педотурбационной активности микромаммалий / А. Е. Пахомов, А. В. Жуков // Вестн. Днепропетр. ун-та. – 1998. – Вып. 4. – С. 72–77.

15. Пахомов О. Є. Функціональне різноманіття ґрунтової мезофауни заплавних степових лісів в умовах штучного забруднення середовища / О. Є. Пахомов, О. М. Кунах. – Д.: Вид-во ДНУ, 2005. – 324 с.
16. Покаржевский А. Д. Пространственная экология почвенных животных / А. Д. Покаржевский, К. Б. Гонгальский, А. С. Зайцев, Ф. А. Савин. – М.: КМК, 2007. – 174 с.
17. Раменский Л. Г. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники / Л. Г. Раменский // Бот. журн. – 1952. – Т. 37, № 2. – С. 181–201.
18. Стриганова Б. Р. Питание почвенных сапрофагов / Б. Р. Стриганова. – М.: Наука, 1980. – 243 с.
19. Стриганова Б. Р. Пространственные вариации функциональной структуры сообществ животного населения степных почв Европейской России / Б. Р. Стриганова // Поволжский экологический журнал. – 2005. – № 3. – С. 268–276.
20. Тиунов А. В. Метабиоз в почвенной системе: влияние дождевых червей на структуру и функционирование почвенной биоты: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.16 / Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН / А. В. Тиунов. – М., 2007. – 44 с.
21. Bouche M. B. Action de la faune sur les etats de la matiere organique dans les ecosystemes // M. B. Bouche, G. Kilbertus, O. Reisinger, A. Mourey, J. A. Cancela da Fonseca (Eds.). – Humification et Biodegradation. – Pierron, Sarreguemines, 1975. – P. 157–168.
22. Canals R. M. Soil nutrient fluxes and vegetation changes on molehills / R. M. Canals, M. T. Sebastia // Journal of Vegetation Science. – 2000. – Vol. 11. – P. 23–30.
23. Fields M. J. Burrowing activities of kangaroo rats and patterns in plant species dominance at a shortgrass steppe-desert grassland ecotone / M. J. Fields, D. P. Coffin, J. R. Gosz // Journal of Vegetation Science. – 1999. – Vol. 10. – P. 123–130.
24. Foster M. A. Effects of the plains pocket gopher (*Geomys bursarius*) on rangeland / M. A. Foster, J. Stubbendieck // Journal of Range Management. – 1980. – Vol. 33. – P. 74–78.
25. Hirzel A. H. Ecological-niche factor analysis: How to compute habitat- suitability maps without absence data? / A. H. Hirzel, J. Hausser, D. Chessel, N. Perrin // Ecology. – 2002. – Vol. 83. – P. 2027–2036.
26. Hobbs R. J. Community and population dynamics of serpentine grassland annuals in relation to gopher disturbance / R. J. Hobbs, H. A. Mooney // Oecologia (Berlin). – 1985. – Vol. 67. – P. 342–351.
27. Huntly N. Effects of subterranean mammalian herbivores on vegetation / Huntly N., Reichman O. J. // J. Mammal. – Vol. 75. – P. 852–859.
28. Hutchinson G. E. Concluding remarks / G. E. Hutchinson // Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology. – 1958. – Vol. 22. – P. 415–427.
29. Jones C. G. Organisms as ecosystem engineers / C. G. Jones, J. H. Lawton, M. Shachak // Oikos. – 1994. – Vol. 69. – P. 373–386.
30. Kalisz P. J. Soil mixing by scarab beetles and pocket gophers in north-central Florida / P. J. Kalisz, E. L. Stone // Soil Science Society of America Journal. – 1984. – Vol. 48. – P. 169–172.
31. Kalisz P. J. Effect of prairie voles on vegetation and soils in central Kentucky / P. J. Kalisz, W. H. Davis // Am. Midl. Nat. – 1992. – Vol. 127. – P. 392–399.
32. Korn H. Small mammals and the Mosaic-Cycle-Concept of ecosystems / H. Korn // The Mosaic-Cycle-Concept of ecosystems. – Ecological Studies. – 1991. – Vol. 85, Springer-Verlag Berlin – Heidelberg. – P. 106–131.
33. Lavelle Ch. Burrowing activity of *Aporrectodea rosea* / Ch. Lavelle // Pedobiologia. – 1998. – Vol. 42, № 2. – P. 97–101.
34. Lidicker W. Z. Impacts of non-domesticated vertebrates on California grasslands / W. Z. Lidicker // Grassland Structure and Function: California Annual Grassland. – Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands, 1989. – P. 135–150.
35. McConnaughay K. D. M. Interactions among Colonizing Annuals: Is There an Effect of Gap Size? / K. D. M. McConnaughay, F. A. Bazzaz // Ecology. – 1990. – Vol. 71, N 5. – P. 1941–1951.

36. *McIntyre S.* Disturbance response in vegetation – towards a global perspective on functional traits / S. McIntyre, S., Lavorel J. Landsberg, T. D. A. Forbes // *Journal of Vegetation Science*. – 1999. – Vol. 10. – P. 621–630.

37. *Pennisi B. V.* 3 ways to measure medium EC / B. V. Pennisi, M. van Iersel // *GMPPro*. – 2002. – Vol. 22 (1). – P. 46–48.

38. *Rabinowitz D.* Colonization and establishment of Missouri prairie plants on artificial soil disturbances. II. Detecting small-scale plant-to-plant interactions and separating disturbance from resource provision / D. Rabinowitz, J. K Rapp. // *American Journal of Botany*. – 1985. – Vol. 72. – P. 1629–1634.

39. *Reichman O. J.* The influence of three sympatric species of fossorial mole-rats (Bathyergidae) on vegetation / O. J. Reichman, J. U. M. Jarvis // *J. Mammal*. – 1989. – Vol. 70. – P. 763–771.

40. *Sattler T.* Ecological niche modelling of two cryptic bat species calls for a reassessment of their conservation status / T. Sattler, F. Bontadina, A. H. Hirzel, R. Arlettaz // *J. Appl. Ecology*. – 2007. – Vol. 44. – P. 1188–1199.

41. *Tilman D.* Plant succession and gopher disturbance along an experimental gradient / D. Tilman // *Oecologia*. – 1983. – Vol. 60. – P. 285–292.

42. *Törne E.* Assessing feeding activities of soil-living animals. I. Bait-lamina-tests / E. Törne // *Pedobiologia*. – 1990. – Vol. 34. – P. 89–101.

43. *Vitousek P. M.* Plant community turnover and ecosystem nutrient flux / P. M. Vitousek // *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. – New York: Academic Press, 1985. – P. 325–333.

44. *Whipker B. E.* Electrical Conductivity (EC): Units and Conversions / B. E. Whipker, T. J. Cavins // <http://www.ces.ncsu.edu/depts/hort/floriculture/Florex/EC%20Conversion.pdf>

Жуков О. В., Кунах О. М., Коновалова Т. М. Фодересфера сліпаків (*Spalax microphthalmus*). – На ділянці степової цілини в Дніпропетровській області України закартовано розташування порийв сліпаків *Spalax microphthalmus*, об'єм порийв, твердість, агрегатний склад, електропровідність і целюлозолітичну активність ґрунту, структуру тваринного населення мезопедобіонтів, показники бейт-ламїна тесту й проективне покриття рослинності. За допомогою факторного аналізу екологічної ніші встановлено, що педотурбаційна активність призводить до зменшення проективного покриття рослинного покриву (коефіцієнт маргінальності $m = -0,12$), збільшення целюлозолітичної активності ($m = 0,21$), також спостерігаються зміни агрегатного складу й твердості ґрунту. Найхарактернішою особливістю риучої діяльності сліпаків є збільшення частки агрономічно цінних агрегатних фракцій розміром 1–7 мм. Результативним виявилось сполучення геостатистичного підходу для опису характеру педотурбаційної активності сліпаків у географічному просторі й опису властивостей ґрунту як середовища існування, целюлозолітичної активності як індикатора функціональності мікробіоценозу, оцінки трофічної активності педобіонтів, характеристики структури мезофауни й проективного покриття рослинності – для відображення явища фодересфери в екологічному просторі.

Ключові слова: педотурбаційна активність, ґрунтові тварини, факторний аналіз екологічної ніші, геостатистика, бейт-ламїна тест, агрегатний склад, екологічні властивості, целюлозолітична активність, екологічний простір.

Zhukov A. V., Kunach O. N., Konovalova T. M. Foderespera of the mole rats (*Spalax microphthalmus*). – On the steppe sites of the Dnipropetrovsk region of the Ukraine the distribution of the mole rats *Spalax microphthalmus* mounds, mound volume, penetration resistance, soil aggregate composition, electrical conductivity, celluloselytic activity, soil animal community structure, baite-lamina test and plant cover level have been mapped. By means of the ecological niche factor analysis it has been found that pedoturbation activity led to decrease of the plant cover level (marginality coefficient $m = -0,12$), increase of the celluloselytic activity ($m = 0,21$) and changes of the aggregate composition and soil penetration resistance have been detected. The increase of the proportion of the agronomy valuable fraction with dimention 1–7 mm is most important affect of the digging activity of the mole rats. The combination of the geostatistic approach to describe of the properties of the mole rats pedoturbation activity in the geographic space and description of the soil as the living space, celluloselytic activity as indicator of the microbial functionality, estimation of the pedobiont trophic activity, the mesofauna structure and plant cover level is very useful to reflect foderespera phenomenon in the ecological space.

Key words: pedoturbation activity, soil animals, ecological niche factor analysis, geostatistic, bait-lamina test, aggregate composition, ecological properties, celluloselytic, ecological space.