

ТРОФОЦЕНОМОРФЫ ПОЧВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ И ИХ ДИАГНОСТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ УСТАНОВЛЕНИЯ ТРОФОТОПОВ

Днепропетровский национальный университет; 49050, г. Днепропетровск, ул. Научная, 13, корп. 17. e-mail: zhukov_dnepr@rambler.ru

Жуков А. В. Топоценоморфы почвенных животных и их диагностическое значение для установления трофотопов. – В работе обсуждается процедура характеристики почвенных животных с точки зрения предпочтения ими условий минерализации почвенного раствора – трофности эдафотопов. Это позволяет выделить экологические группы почвенной мезофауны – трофоценоморфы. Показано, что спектры трофоценоморф совместно с топоморфами и трофоморфами являются эффективным диагностическим признаком, позволяющим диагностировать трофотопы биогеоценозов.

Ключевые слова: почвенная фауна, экологические группы, трофоценоморфы, трофотоп.

Для анализа животного населения используются разные подходы, при которых внимание уделяется различным аспектам: географическому, ценоотическому, эколого-морфологическому и т.д.

В каждой зоне можно выделить группу видов, наиболее характерную для зональных сообществ (тундровые, степные, лесные, таежные, неморальные и т. д.). Эти категории в адаптивном отношении аналогичны таким, как «луговой», «болотный», «псаммофильно-прибрежный», отражающим связь с незональными местообитаниями. Очевидно, все эти понятия следует рассматривать в системах жизненных форм и адаптивных типов наземных животных (Чернов, 1975).

Жизненная форма – это тип внешней морфологии, отражающей важнейшие моменты образа жизни, отношения вида к среде. В характеристику жизненной формы животных прежде всего должны включаться особенности движения, способа добычи пищи, отношения к субстрату, формы тела и т. д. (Чернов, 1975).

Фенетическая классификация животных, главный принцип которой – сходство, существует наряду с систематикой, но преследует совершенно иные, чем систематика, цели. Такая классификация является экологической, так как она основывается на выявлении конвергентной адаптивной близости, отражающей отношения организмов со средой. Принципиальное различие между систематикой и экологической классификацией состоит в том, что у первой имеется единый критерий на всех ступенях таксономии (филогенез), тогда как у второй его нет (Чернов, 1975). В работе И. В. Стебаева и В. Э. Колпакова (2003) предложена система экоморф (жизненных форм) почвообитающих личинок насекомых в основе которой лежит фенетический принцип. Почвообитающие личинки разделяются по двум ординатам морфоадаптивных признаков: 1) «типы конфигурации личинок», т.е. соотношение ширины и длины тела, имеющие прямое отношение к использованию скваженности почв и 2) кутикулизация и пигментация покровов, связанные с механическими свойствами почвенной среды в целом и передвижением личинок на разной глубине почвенного профиля. Стоит отметить, что эти ординаты могут быть использованы не только для почвообитающих личинок, но и для других групп почвенных животных.

Конвергентное сходство, лежащее в основе представлений о жизненных формах, приспособительных типах и т. д., независимо и несопоставимо по разным признакам. Так, высший ранг таксонов по характеру трофических отношений не обязательно должен соответствовать высшему уровню таксонов по типу передвижения или отношения к субстрату. Ю. И. Чернов (1975) считает, что единая экологическая система организмов невозможна, хотя некоторые авторы и отстаивают ее целесообразность. Классификационные схемы по различ-

ным критериям независимы. Примером могут служить трофическая классификация организмов, система вертикально-ярусных жизненных форм (Арнольди, 1937; Gisin, 1943; Бей-Биенко, 1950; Стебаев, 1970 и др.).

Категории, отражающие адаптацию к зонально-климатическим условиям, должны входить в виде составных частей в специальные классификационные ряды, независимые от прочих систем жизненных форм и морфоэкологических типов. Ю. И. Чернов (1975) отмечает, что в таких понятиях, как «степной», «пустынный», заключен двойственный смысл (дуализм): с одной стороны, характеристика вида с точки зрения хорологии (связь с определенным типом растительного покрова и почв), а с другой – эколого-физиологические особенности, обусловленные обитанием в данной климатической обстановке, что часто не обнаруживает параллелизма с биотопическими связями. По терминологии А. Л. Бельгарда (1971) принадлежность живых организмов к категории «степных», «пустынных», «лесных» и т.д. определяет ценоморфу этих организмов. Помимо ценоморф выделяются другие группы экоморф – трофоморфы (для растений), гелиоморфы, гигроморфы, галоморфы. Эти экоморфы также имеют дуалистический характер – они несут хорологическую нагрузку (пространственное совпадение с соответствующими экологическими условиями) и отражают адаптивные особенности живых организмов к соответствующим факторам среды. Поэтому далеко не всегда представители одной экоморфы могут обладать подобными морфологическими особенностями. Для установления принадлежности к соответствующей экоморфе чаще может быть применено изучение распределения живых организмов в экологическом континууме.

Такая экологическая группа, как трофоморфа животных (трофическая группа) не имеет хорологической составляющей и по своей природе является морфо-адаптивным свойством животного. Трофоморфа животного легко может быть установлена по морфологическим признакам ротового аппарата (Стриганова, 1980).

Обычно такие формы, как лесной вид (с более мелкими подразделениями – древесный, лесной наземный и др.), считают частным случаем приспособления к конкретным условиям жизни, но отнюдь не к климату лесных зон вообще. С точки зрения фауногенеза типичный лесной вид мог бы сформироваться и вне системы лесных зон (Чернов, 1975). Этот принцип формирования экоморф имеет важное следствие – принадлежность организма к экоморфе определяется не только характером исторического развития вида, таксона и совокупности таксонов на определенной территории (фауногенезом) но и текущей экологической обстановкой и является результатом напряженных экологических взаимодействий. Поэтому экоморфы и спектры экоморф имеют существенное информационное наполнение для описания экологических процессов в экосистеме.

В экологии используется большое множество способов для определения функциональных групп, и эта практика имеет долгую историю (Raunkiaer, 1934). Функциональная группа определяется как совокупность видов, которая демонстрирует либо сходный ответ на изменения окружающей среды, либо оказывает сходное воздействие на экосистемные процессы. Кроме того, функциональная группа может быть идентифицирована как кластер в признаковом пространстве, который выделен средствами многомерной статистики, без априорной классификации по отношению к реакции на окружающую среду либо по влиянию на экосистемные процессы (так называемые эмерджентные группы). Термины «функциональная группа» и «функциональный тип» часто используются как синонимы. Под термином «функциональная группа» понимается совокупность беспозвоночных, которые потребляют одинаковый тип пищи (Cummins, 1973). Позже функциональная группа была определена для других организмов. Основанием для классификационного разбиения выступали используемые ресурсы (MacMahon et al. 1981), или как ресурсы, так и способ их использования (Cummins, Merritt 1984), а также как синоним термина «гильдия» в понимании Root (1967). Было предложено расширить понимание функциональной группы на другие, чем вид, уровни биологической организации, определяя её как: «элементы, которые обладают определенной совокупностью общих структурных и/или функциональных свойств» (Korner, 1994). В качестве элементов, помимо видов, могут рассматриваться объекты надвидового уровня органи-

зации, такие как сообщества или экосистемы; или объекты более низкого уровня организации, такие как особи, органы, ткани, клетки и т.д.

Функциональные группы рассматриваются как способ упрощения моделей экосистемы (Botkin, 1975), или как основа для прогнозирования динамики экосистем в ответ на пертурбации (Boutin, Keddy, 1993) или климатические изменения (Prentice et al., 1992).

Другие близкие термины – «гильдия» и «экологическая группа» имеют тесное отношение к концепции экологической ниши (Simberloff, Dayan, 1991). В качестве гильдии Schimper (1903) предложил рассматривать четыре типа растений, в зависимости от их отношения к другим растениям: лианы, эпифиты, сапрофиты и паразиты. Clements (1905) использовал тот же термин для обозначения группы видов, которые мигрируют совместно. Более часто ссылаются на определение Root (1967), в котором термин «гильдия» относится к группе видов, которые «используют подобный класс ресурсов подобным способом». В таком контексте гильдией является группа видов, которая обладает подобной альфа-нишей (Pickett, Bazzaz, 1978). Гильдии представляют собой основные «строительные блоки» сообщества (Hawkins, MacMahon, 1989), значительные экологические группы, которые выделяются по адаптации к подобному классу ресурсов (Root, 1967). Структура гильдий может повторяться в сообществах с подобными условиями окружающей среды, даже если видовой состав сообщества может изменяться (Hawkins, MacMahon, 1989). Pianka (1980) считает, что члены одной гильдии имеют подобные потребности в подобном ресурсе взаимодействуют между собой в большей степени, чем с другими видами вне гильдии, поэтому гильдия является ареной интенсивной конкуренции.

Под функциональным разнообразием понимается множество и количественное проявление признаков организмов, которые влияют на экосистемные свойства (Tilman, 2001).

Функциональное разнообразие может быть представлено различными способами. Это может быть число и относительное обилие функциональных групп (Tilman et al., 1997; Hooper, 1998), «множество взаимодействий с экологическими процессами», среднее различие между видами по функционально важным признакам (Walker et al., 1999).

Таким образом, функциональная группа – понятие по существу тождественное понятию экоморфа.

Зональные различия животного мира по составу приспособительных типов и жизненных форм носят количественный характер, т. е. в первую очередь сводятся к степени представительности (число видов) и удельного веса в сообществах (величины обилия) тех или иных морфоэкологических групп. Каждой зоне свойствен спектр приспособительных особенностей и жизненных форм с характерным количественным соотношением (Чернов, 1975).

С самого начала развития синэкологии ученые в разных странах использовали различные наименования животных компонентов сообществ: «животные формации» (Stuxberg, 1885), animal community (Shelford, 1913), presociety и presocieties (Shelford, Towler, 1926; Smith, 1928), Lebensgemeinschaften der Tiere европейских авторов, «зоокомпоненты», «зоота», «зооценоз» и др. (цит. по Чернов, 1975). Последний термин, а также аналогичные ему («орнитоценоз», «энтомоценоз» и т. д.) широко используются в отечественной литературе. Однако они неоднократно подвергались критике (Кашкаров, 1944). По мнению многих авторов, ценозом рационально называть комплексы организмов, объединяемых прежде всего трофическими и другими биоценотическими связями, которые минимальны между особями одной систематической группы. Безусловно, семантическое употребление слова «зооценоз» не противоречит тому широкому смыслу, который часто вкладывается в термины «биоценоз» и «фитоценоз», однако в любом случае это выражение неудачно, так как дает повод для противоречивых толкований.

Начиная с 20-х годов стал использоваться термин «животное население», свободный от недостатков, упомянутых выше (Чернов, 1975). Основной его смысл впервые обосновал В. А. Догель (1924), который наметил принципы структурного анализа животного населения.

Ю. И. Чернов (1975) выделяет три аспекта изучения структуры животного населения: 1) собственно морфологический – ярусно-синузиальная дифференцировка, соотношение

экологических форм (в том числе трофический состав), размерные градации, особенности дифференцированности компонентов, характера доминантности, разнообразия, полночленности, фаунистической насыщенности и т. д.; 2) хорологический – распределение группировок животного населения и изменение их структуры по профилю ландшафта, микробиотопическая и общая ландшафтная структура животного населения, сложность, контрастность, мозаичность, комплексность и т. д.; 3) сукцессионно-динамический – циклические (суточные, сезонные, многолетние) и необратимые поступательные динамические процессы, через которые неизбежно преломляются все прочие особенности структуры. Указанные аспекты отображают животное население в различных размерностях физического пространственно-временного континуума. Его необходимо дополнить проекцией в размерностях экологического пространства. Животное население включено как подсистема в состав системы более высокого уровня – биогеоценоз, поэтому продуктивным представляется рассмотреть организацию животного в типологических ординатах биогеоценоза.

Александр Люцианович Бельгард (1971) указывает, что основу предложенной им типологической схемы положен тип леса, представляющий собой единство трофо- и гигротопа и связанный с фактором поемности. Далее следует определение: «Тип леса – понятие довольно широкого объема, охватывающее все участки растительности, объединенные экологической общностью эдафотопа, и характеризующееся общим набором сходных трофо- и гигроморф. Следовательно, в один и тот же тип леса можно включить коренные и производные ценозы, формирующиеся на местообитаниях более или менее равноценных с экологической точки зрения. Это равноценность в первую очередь определяется условиями увлажнения и почвенного плодородия. ... тип леса определяется принадлежностью к тому или иному трофо- и гигротопу; кроме того, учитывается еще поемность данного местообитания».

Тип леса как экологическая категория может быть задействована как основа организации животного населения почвы в силу связи между растительностью и животными сообществами. Видовое богатство растительности и почвенного населения животных может быть связано по следующим причинам (Hooper et. al., 2000).

Таксоны, которые относятся к растительности и почвенному животному населению подобным образом реагируют на ведущие переменные окружающей среды, особенно вдоль значительных трансформационных градиентов, климатических и почвенных условий, или географических пространств. К этой категории связи относится коррелированное изменение разнообразия растительности и животного населения в градиенте условий влажности.

Видовое разнообразие в различных таксонах может коррелировать по причине островного биогеографического эффекта, который возникает в зависимости от размеров фрагментов, пригодных для существования и удаленности их от источника колонизации. В условиях степной зоны лесные сообщества носят островной характер, поэтому закономерности островной биогеографии существенным образом влияют на разнообразие как надземного, так и подземного ярусов.

Видовое богатство наземного и подземного ярусов биогеоценоза может быть скоррелировано в силу наличия прямой экологической связи, при которой формируются причинно-следственные отношения. К числу таких отношений можно отнести те, которые формируют свойства подобия сообществ, относящихся к одному трофотопу. А. Л. Бельгард (1971) ординату трофности в трактовке П. С. Погребняка заменил ординатой минерализованности, учитывая, что от последнего фактора зависит плодородие (трофность), изменяющееся по правилу биологической кривой – минимум, оптимум и пессимум.

Для лесов степной зоны Украины выделяются следующие трофотопы (Бельгард (1971)).

«**АВ**» – физически бедные почвы; чаще всего глинистые пески. Растительность представлена олиготрофами с незначительной примесью мезотрофов. Сюда относятся такие группы леса, как степные боры и шелюжники. В древесно-кустарниковом ярусе характерны олиготрофы (сосна, береза, шелюга). В травянистом покрове – песчаное степное разнотравье (типчак Беккера, кипец сизый, ковыль песчаный, лапчатка песчаная и многие другие), вей-

ник, молиния, зеленые и сфагновые мхи, лишайники. Заметна примесь некоторых мезотрофов (дуба, крушины ломкой, тимофеевки степной, зверобоя пронзеннолистного, лапчатки серебристой), что подчеркивает некоторое различие в плодородии степных боров в отличие от боров подзолистой зоны, где безраздельно господствуют олиготрофы.

«В» – относительно физически бедные почвенно-грунтовые условия, чаще всего связанные с легкими супесями или глинистыми песками. Растительность представлена олиготрофами с примесью мезотрофов; мегатрофы вкраплены весьма редко. В древесно-кустарниковом ярусе – сосна, береза, дуб, осина, раkitники, крушина слабительная, бересклет бородавчатый и др. В травянистом покрове, кроме олиготрофных представителей степных боров, наблюдается обилие мезотрофов (буквица лекарственная, ландыш, орляк и др.), из мегатрофов встречаются ежевика, окопник лекарственный и др. Типы леса – степные сугубори.

«ВС» – относительно физически бедноватые почвенно-грунтовые условия, характерные для продолжительнопоемных эдафотопов и представленные обычно песчанистым многофазным речным аллювием. Преобладают мезотрофы и олиготрофы с примесью мегатрофов. В древесно-кустарниковом ярусе – осокорь, шелюга, крушина, желтолоз. В травянистом покрове сочетание мезотрофов (кирказон, костер безостый, осока ранняя и др.) с олиготрофами (вейник наземный) и мегатрофами (ежевика, чистец болотный, молочай болотный и многие другие). Типы леса – осокорники.

«С» – относительно богатые трофотопы, связанные с супесчаными почвами. Здесь мы имеем более или менее равноправное сочетание мезотрофов, мегатрофов, олиготрофов. В древесно-кустарниковый ярус входят сосна, дуб, осокорь, вяз, осина, липа, лоза, бересклеты и др. Травянистый покров представляет весьма пестрое сочетание мегатрофов (дубравное широколистное, сырое и болотное крупнотравье), мезотрофов (осока ранняя и суборевые виды) и олиготрофов (вейник наземный).

«D» – наиболее богатые местообитания, тяготеющие к плодородным суглинкам или супесям, подстилаемым прослойками глин или суглинков. В состав растительности входят в первую очередь мегатрофы; мезотрофы несколько отступают. Типы леса – дубравы, ольсы, вербняки. В пределах данного трофотопа можно различать в зависимости от степени минерализованности три варианта: D_c , D_{ac} , D_n , характеризующиеся по составу древесных и кустарниковых видов.

« D_c » – встречается на более выщелоченных почвах и отличается наличием в древесном ярусе дуба и липы и отсутствием такого ультрамегатрофа, как ясень.

« D_{ac} » – характеризует наиболее благоприятные лесорастительные условия, способствующие формированию сложных лесных ценозов. Здесь характерно сочетание в древесном ярусе ацидофильного пермезотрофа, как липа, и кальциефильного ультрамегатрофа, как ясень.

« D_n » – тяготеет к почвам, отличающимся известной карбонатностью и в более влажных гигротопях – развитием верификационных процессов. Этот вариант можно было бы назвать кальциефильно-нитрофильным. В древесно-кустарниковом ярусе выпадают ацидофилы (в первую очередь – липа); широко распространен ясень. К этой группе типов можно отнести и ольсы. В травянистом ярусе заметны также некоторые различия по сравнению с D_{ac} , несмотря на присутствие общего ядра специфических для дубравы мегатрофных видов. Если в D_c и D_{ac} распространены такие ацидофилы, как звездчатка лесная, медуница неясная, бор развесистый, то в D_n возрастает удельный вес нитрофилов (будра плющелистная, купырь лесной, крапива двудомная, лабазник вязолистный и многие другие).

К D примыкают трофотопы D_e , представляющие переход к следующей градации минерализованности – E. D_e формируются в пределах продолжительнопоемных местообитаний и отличаются некоторой солонцеватостью, служа субстратом для вязо-дубняков, белотопольников и вербняков. Здесь в древесном ярусе преобладают поймовыносливные мезотрофы и мегатрофы с некоторой примесью субмегатрофов. Травянистый покров складывается из мезотрофов и мегатрофов, содержащих большое ядро нитрофилов.

«E» – типы леса, формирующиеся на физиологически относительно бедных почвах,

которые характеризуются в поймах признаками засоления, а в условиях овражно-балочных систем – карбонатностью. Здесь наблюдаются определенные признаки угнетения древесно-кустарниковых пород. В древесном ярусе специфично наличие солестойких мезо- и мегатрофных видов (дуб, берест, черноклен, паклен). В травянистом покрове кальциефилы и нитрофилы (фиалка опушенная, будра плющелистная и т. д.). Дубравное широколиственное представлено скудно, чаще всего одним ландышем, который начинает образовывать четко выраженную самостоятельную синузину.

Несколько особняком стоят трофотопы F и G, которые связаны со степными кустарниковыми ценозами.

Трофотоп F в основном связан с плодородными черноземными почвами и, конечно, его следовало бы отнести к группе трофотопов, отличающихся наибольшим богатством, способствующим оптимальному развитию растений. Но если это справедливо в отношении степной травянистой растительности, то древесно-кустарниковые виды здесь снижают свой бонитет и подобные трофотопы для естественного леса являются физиологически обедненными. Тут можно говорить о кустарниковых ценозах, которые представлены такими мезо- и мезотрофными видами, как терн, боярышник, степная вишня, ракитники и т. д. В травянистом покрове господствуют мегатрофные степные и лугово-стенные виды.

Трофотоп F можно представить в виде трех вариантов F_{el} , F_{neutr} , F_{ca} .

F_{el} (элювиальный вариант) связан с выщелоченными черноземами. Здесь, кроме мезотрофных и мегатрофных кустарниковых видов (терн, кизил, пробковый берест), в травянистом покрове господствуют степные мегатрофы с примесью мезо- и мегатрофов леса (фиалка опушенная, ландыш и некоторые другие).

F_{neutr} (нейтральный вариант) отвечает наиболее типичным степным кустарниковым ценозам на черноземе с нейтральной реакцией. В кустарниковом ярусе степные мегатрофные виды (дереза, вишня, миндаль и т. д.). В травянистом покрове степные мегатрофы без примеси сильвантов.

F_{ca} (кальциефильный вариант) приурочен к меловым и известковым обнажениям. Здесь характерно наличие в кустарниковом ярусе дерезы, шиповников, боярышников, бересклетов и т. д. В травянистом покрове мегатрофы с заметной примесью типичных кальциефилов (рута пахучая, ясменник стелющийся, бедренец меловой и некоторые другие).

Наконец, G – трофотопы, отличающиеся яркими следами засоления и находящиеся среди солонцово-солончакового комплекса речных террас (преимущественно третьей). Преобладают солестойкие кустарниковые виды (терн, крушина слабительная, берест пробковый и др.)- Из древесных пород встречается один дуб. Травянистый ярус, кроме лесных, степных и луговых мезо-и мегатрофов, содержит определенное ядро алкалитрофов (кермеки, морковник, бескильница и др.).

Тип леса по существу является типом биогеоценоза и несет существенную смысловую нагрузку, которая выходит за рамки свойств фитоценоза и охватывает все биогеоценозические свойства. Каждый тип леса является одной из реализаций лесного типа круговорота веществ и потока энергии. Помимо особенностей флористического состава тип леса обладает своими особенностями в отношении первичной и вторичной продуктивности (Дубина, 1972; Цветкова, 1992; Жуков, 1996; Булахов, Пахомов, 2006). Запас подстилки и опада, скорость деструкционных процессов, типологические свойства подстилки, её фракционный состав зависят от типа леса (Дубина, 1972; Цветкова, 1992). Пертинентный эффект лесной растительности находится в тесной связи с типом леса (Грицан, 2000). Тип леса тесно связан со свойствами эдафотопы – гранулометрическим составом почв, коэффициентом оструктуренности, водопрочностью структурных агрегатов, количеством скоагулированного или, характером биогенного структурообразования, гумусовым состоянием почвы, поглощающими основаниями, что в интегральном виде отражается дополнительной характеристикой в типологическом шифре уровнем морфологической организации почвы – УМО (Белова, 1997). Безусловно, что весь комплекс типологически зависимых экологических свойств находит свое отражение в структуре комплекса почвенных беспозвоночных.

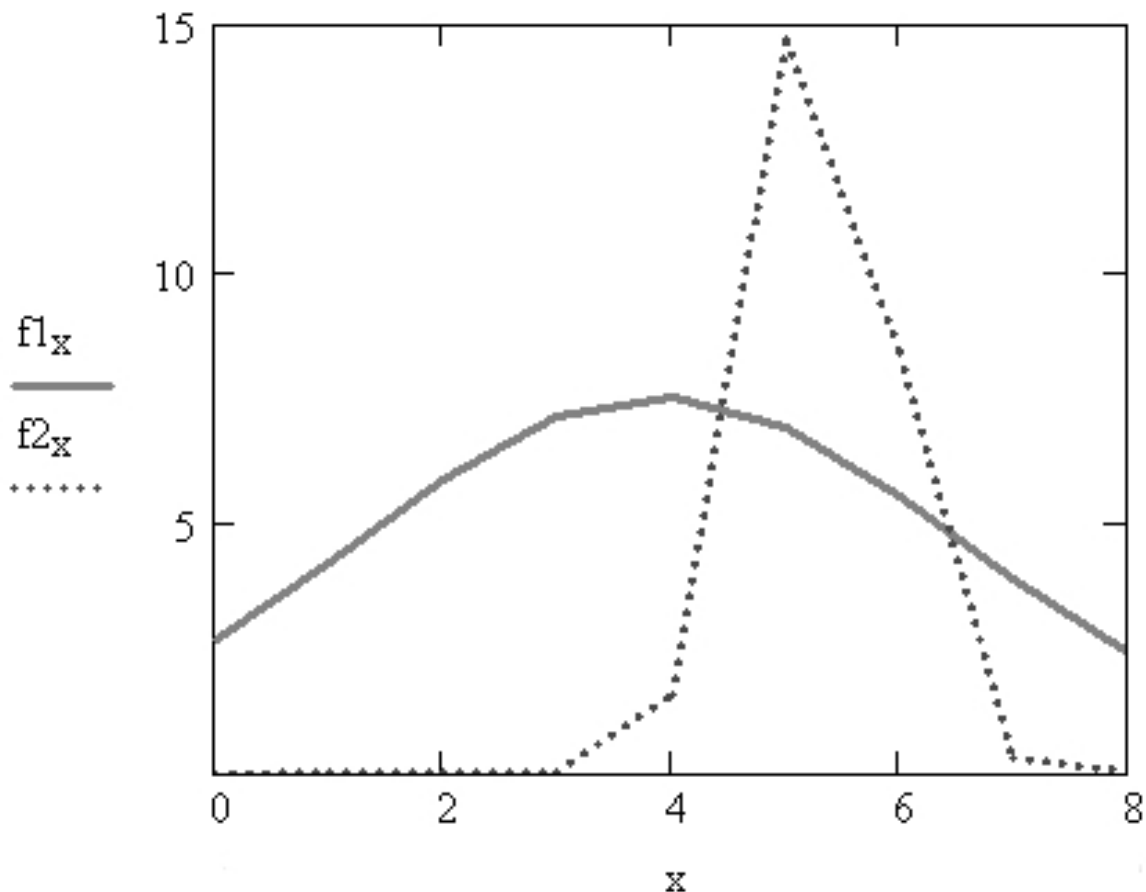


Рис. 1 Распределение почвенных беспозвоночных в градиенте условий влажности.
Условные обозначения: $f1_x$ – *Allolobophora c. caliginosa*; $f2_x$ – *Eiseniella t. tetraedra*; по оси абсцисс – гиргтопы; по оси ординат – доля в % от суммарной численности сообщества.

Основным коррелятом гиргтопа на уровне фитоценоза являются гиргоморфы, а коррелятом ординаты минерализованности – трофоморфы. Для животного населения понятие гиргоморфы является также вполне адекватным и отражает особенности гиргопреферендума почвенных животных. Адекватного аналога трофоморф растений для животного населения не существует, поэтому стоит ввести понятие **трофоценоморф**. Необходимо отметить, что трофоморфами животных являются трофические группы животных – хищники, фитофаги, сапрофаги и паразиты. Так как минерализованность почвенного раствора в эдафотопе (трофический аспект дифференциации растительности) на животном населении почвы отражается через совокупность ценотических взаимодействий, то наиболее подходящим термином является трофоценоморфа. Трофоценоморфа объединяет животных, отличающихся предпочтением типа биогеценоза с определенным уровнем минерализации почвенного раствора. Трофоценоморфы животных могут быть следующих видов: олиготрофы, мезотрофы, мегатрофы, ультрамегатрофы. Таким образом, анализ пространственного распределения видов почвенных животных в экологическом пространстве позволит установить их принадлежность к соответствующей гирго- и ценотрофоморфе.

При анализе распределения животного в экологическом пространстве обилие животного является показателем предпочтения тех или иных условий. На численность почвенных животных влияют гирготоп, трофотоп, другие экологические факторы и случайные факторы (шум):

$$A_{x,y} = A_{G,T} - G_x - T_y + F + \text{noise},$$

где $A_{x,y}$ – численность вида в гиргтопе x и в трофотопе y ; $A_{G,T}$ – численность вида в оптимальных экологических условиях (гирготоп G и трофотоп T); G_x – мера отклонения от оптимальных условий увлажнения в гиргтопе x по сравнению с условиями в гиргтопе G ; T_y –

мера отклонения от оптимальных условий минерализации почвенного раствора в трофотопе y по сравнению с условиями в трофотопе T ; F – действие прочих факторов; $noise$ – шум.

Для получения сравнимых данных в различные годы и в различных местообитаниях следует перейти от абсолютной численности вида к его доле в сообществе.

Для установления трофоценоморфы вида необходимо учитывать его гигроморфу. Кроме того, необходимо установить распределение величины T_y при различных y :

$$T_y = A_{G,T} - G_x - A_{x,y} + F + noise$$

Эта информация позволит получить меру трофоценоморфичности вида (ТЦМ):

$$ТЦМ = \sum_y (p_y * T_y), \text{ где } p_y = \frac{T_y}{\sum_y T_y}.$$

Распределение плотности населения вида в градиенте экологических условий (влажность или минерализация почвенного раствора) подчиняется зависимости, которая может быть описана колоколообразной кривой. Математической моделью этой кривой является нормальное распределение с двумя параметрами – среднее и дисперсия. В случае градиента условий влажности среднее – это мера гигрофильности вида (МГ). Мера гигрофильности вида указывает на положения оптимальной зоны в градиенте условий влажности. Так, для вида *Agriotes gurgistanus* мера гигрофильности равна 1,1, что указывает на предпочтение этим видом ксерофильных стадий, для вида *Allolobophora s. caliginosa* этот показатель равен 3,9, что указывает на мезофильность вида, а для *Dendrobaena octaedra* мера гигрофильности равная 4,5 указывает на гигрофильность. Дисперсия распределения указывает на экологическую пластичность вида: высокий показатель характерен для эвритопных видов, низкий – для стено-топных. На рис. 1 показано распределение эвритопного вида *Allolobophora s. caliginosa* (дисперсия распределения 2,7) и стено-топного вида *Eiseniella t. tetraedra* (дисперсия распределения 0,6). Таким образом, отклонение условий влажности от оптимального уровня, который характеризуется мерой гигротопности, приводят к снижению обилия вида тем в большей степени, чем меньше экологическая эластичность вида.

Для того, чтобы установить характер влияния другого экологического фактора – минерализации почвенного раствора на распределение почвенных беспозвоночных, необходимо в данные о распределении ввести поправку на степень удаленности условий влажности от оптимального уровня:

$$p_y = p_{x,y} + p_{opt} * F(MГ, \delta, x),$$

где p_y – доля вида в суммарной численности сообщества в трофотопе y после поправки отклонения условий влажности от оптимальных; $p_{x,y}$ – доля вида в суммарной численности сообщества в трофотопе y до внесения поправки отклонения условий влажности от оптимальных в гигротопе x ; p_{opt} – доля вида в сообществе в оптимальных условиях влажности; F – функция плотности нормального распределения; МГ – мера гигрофильности вида; δ – дисперсия распределения; x – гигротоп. Коррекция наблюдаемых значений доли почвенных беспозвоночных *Allolobophora s. caliginosa* и *Eiseniella t. tetraedra* представлены в табл. 2.

Табл. 2

Корректировочные коэффициенты для учета отклонения условий увлажнения от оптимальных (в % от суммарной численности мезофауны)

Гигротоп	<i>Allolobophora s. caliginosa</i>	<i>Eiseniella t. tetraedra</i>
0	4,88	14,66
1	3,30	14,66
2	1,65	14,66
3	0,40	14,65
4	0,00	13,07
5	0,60	0,00
6	1,96	6,24
7	3,63	14,36

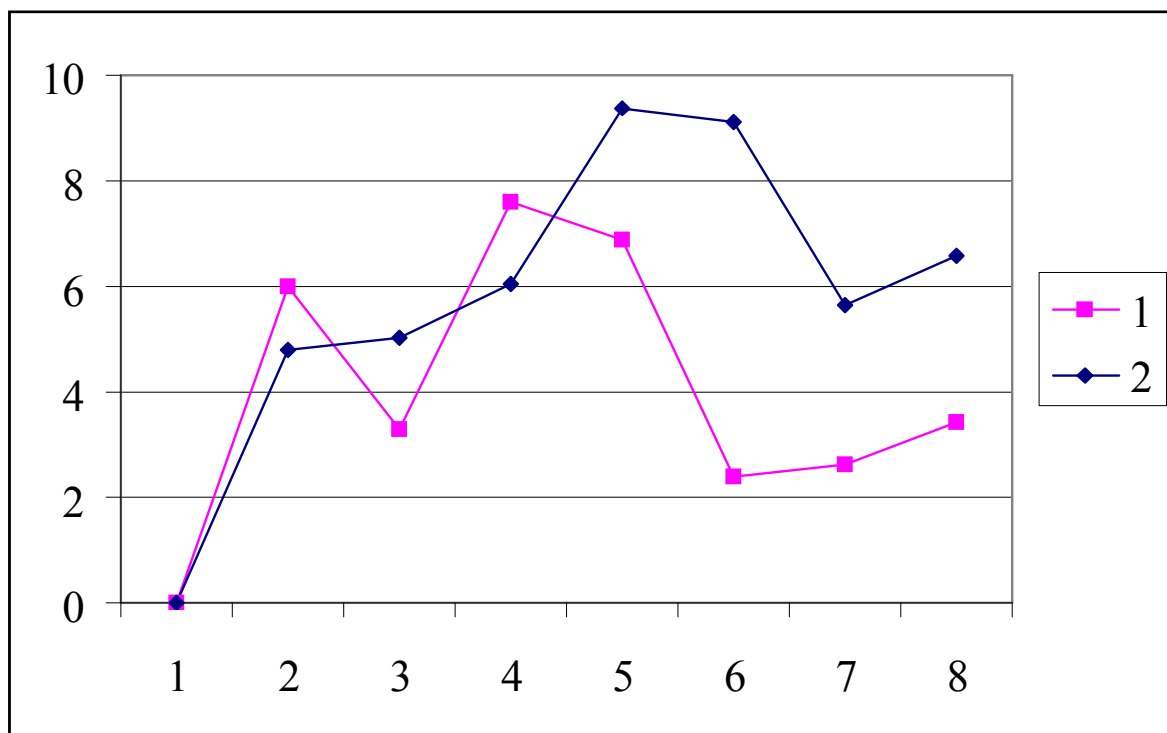


Рис. 2 . Распределение *Alloborhoga s. caliginosa* (ось абсцисс, в % от суммарной численности мезофауны) в градиенте условий минерализации эдафотопы. 1 – без учета гигротопы; 2 – после коррекции с учетом гигротопы. По оси ординат – трофотопы в порядке увеличения минерализованности.

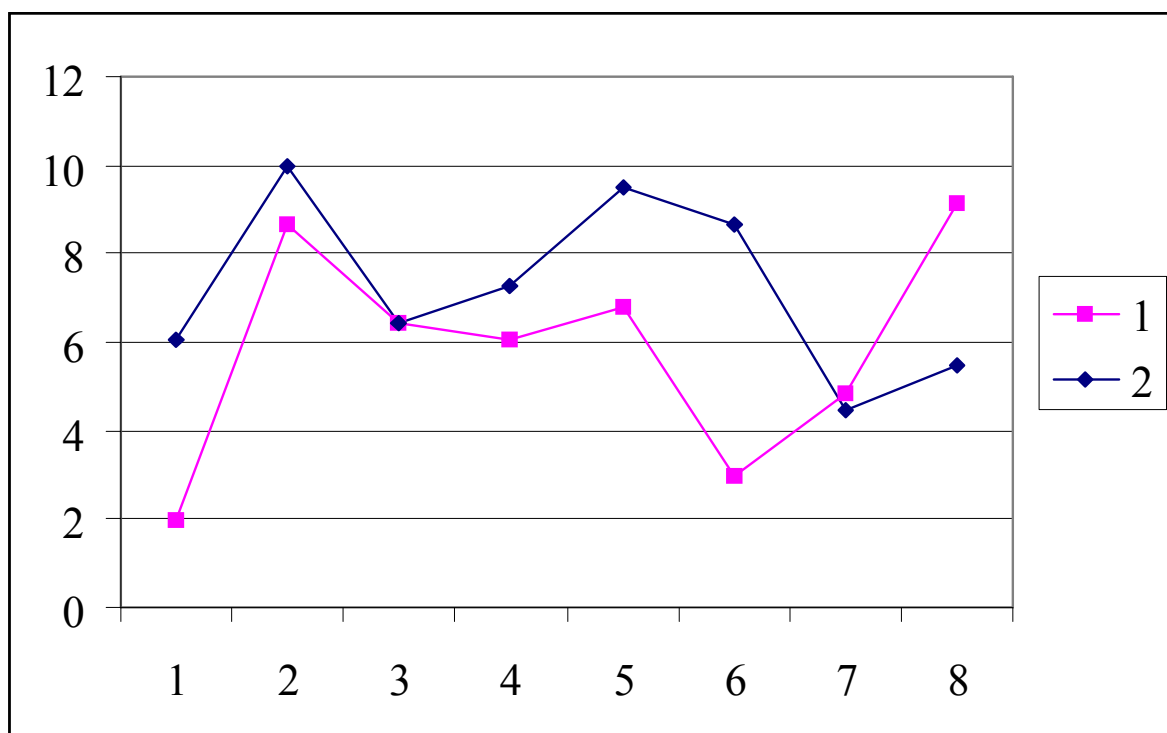


Рис. 3. Распределение *Alloborhoga r. rosea* (ось абсцисс, в % от суммарной численности мезофауны) в градиенте условий минерализации эдафотопы. 1 – без учета гигротопы; 2 – после коррекции с учетом гигротопы. По оси ординат – трофотопы в порядке увеличения минерализованности.

Учет условий влажности гигротопа дает возможность существенно уточнить характер взаимосвязи между распределением почвенных беспозвоночных и условиями минерализации почвенного раствора эдафотопа. Так, распределение дождевого червя *Allolobophora* с. *caliginosa* без учета условий влажности создает впечатление об этом виде как о тяготеющем к олиготрофным стадиям (рис. 2). Однако, если учесть влияние влажности, то этот вид оказывается тяготеющим к мезо- и мегатрофным условиям. В отношении дождевого червя *Allolobophora* г. *rosea* коррекция с учетом условий влажности качественно не изменяет картину взаимосвязи распределения животного с условиями минерализации, но картина становится более четкой (рис. 3). Без учета условий влажности мы видим два пика численности – слева и справа градиента условий минерализованности, что не позволяет четко заключить характер пре-

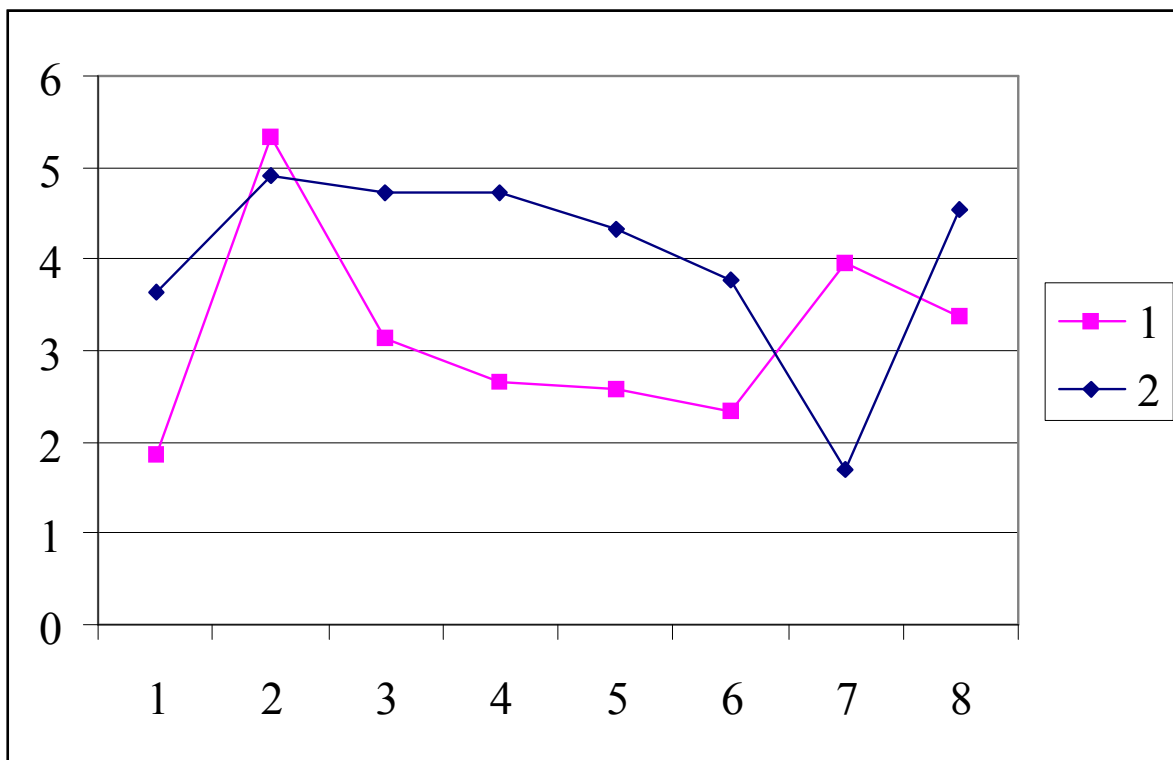


Рис. 4. Распределение *Megaphyllum rossicum* (ось абсцисс, в % от суммарной численности мезофауны) в градиенте условий минерализации эдафотопа. 1 – без учета гигротопа; 2 – после коррекции с учетом гигротопа. По оси ординат – трофотопы в порядке увеличения минерализованности.

ферендума этого червя. После коррекции четко проступает характерная колоколообразная кривая, которая указывает на предпочтение *Allolobophora* г. *rosea* мезотрофных стадий. Пик справа графика, который соответствует олиготрофным стадиям, свидетельствует о том, что помимо условий влажности и минерализации почвенного раствора эдафотопа на распределение *Allolobophora* г. *rosea* оказывает влияние еще другой фактор (или факторы), помимо рассмотренных.

Сравнение распределения кивсяка *Megaphyllum rossicum* в градиенте условий минерализации без учета и с учетом условий влажности (рис. 4) изменяет представление об экологической пластичности этого вида по отношению к фактору минерализации. Отфильтровывание фактора влажности показывает гораздо большую экологическую пластичность, чем это свидетельствует из анализа первичных данных. Первичные данные показывают острый пик соответствующий олиготрофным стадиям. Данные после коррекции показывают гораздо

более гладкую кривую. Кроме того, аналогично как и в случае с *Allolobophora r. rosea*, устраняется неоднозначная бимодальность (присутствие двух пиков) в распределении вида.

Учет условий влажности позволяет получить откорректированное значение частоты встречаемости вида в пределах каждого уровня трофности эдафотоп (табл. 3). Каждому уровню минерализации почвенного раствора можно присвоить весовой коэффициент: АВ – 1, В – 2, ..., F – 8. Далее необходимо найти произведение меры предпочтения видом биотопа на весовой коэффициент соответствующей колонки, а результаты по каждой строке – сложить. Таким способом можно получить меру трофоценоморфичности вида (ТЦМ). Мера трофоценоморфичности может изменяться от 1 до 8, указывая на положение оптимума вида в градиенте условий минерализации почвенного раствора. Малые значения меры трофоценоморфичности указывают на тяготение вида к олиготрофным стадиям, а большие – к мегатрофным.

Табл. 2

Корректированные с учетом условий влажности частоты встречаемости видов почвенных животных в различных градациях минерализации почвенного раствора экотопов степного Приднепровья (фрагмент таблицы, которая включает 471 строку).

№	Вид почвенных животных	АВ	В	С	D _c	D _{ac}	D _n	Е	F	ТЦМ
34	<i>Agropygnus murinus</i>	0,07	0,13	0,08	0,15	0,37	0,19	0,00	0,00	4,19
	
37	<i>Allolobophora c. caliginosa</i>	0,00	0,10	0,11	0,13	0,20	0,20	0,12	0,14	5,21
38	<i>Allolobophora r. rosea</i>	0,10	0,17	0,11	0,13	0,16	0,15	0,08	0,09	4,30
	
78	<i>Arctogeophilus macrocephalus</i>	0,12	0,04	0,26	0,07	0,20	0,09	0,08	0,14	5,3
	
211	<i>Eiseniella t. tetraedra</i>	0,00	0,00	0,31	0,31	0,17	0,21	0,00	0,00	4,27
	
293	<i>Megaphyllum kievense</i>	0,00	0,14	0,00	0,23	0,19	0,17	0,16	0,11	5,16
294	<i>Megaphyllum rossicum</i>	0,11	0,15	0,15	0,15	0,13	0,12	0,05	0,14	4,30
295	<i>Megaphyllum sjaelandicum</i>	0,20	0,00	0,19	0,13	0,15	0,12	0,20	0,00	4,21
296	<i>Melanotus brunnipes</i>	0,00	0,00	0,00	0,11	0,12	0,26	0,31	0,20	6,36
297	<i>Melolontha melolontha</i>	0,17	0,20	0,12	0,19	0,31	0,00	0,00	0,00	3,28

На основании приуроченности почвенных животных к градациям минерализации эдафотоп могут быть установлены трофоценоморфы почвенных животных. Трофоценоморфа – это совокупность живых организмов, предпочитающих эдафотоп с определенным режимом минерализации. Трофоценоморфы почвенных животных являются синэкологическими единицами, которые отражают особенности организации именно сообществ почвенных животных. Только исходя из этого принципа можно ожидать от такого методического подхода дополнительной информации об особенностях организации комплексов почвенных животных и индикационной и диагностической ценности полученных синэкологических единиц. Трофоценоморфа как экологическая группа должна обладать свойством однородности и относительной дискретности. Предложенная мера трофоценоморфичности позволяет ранжировать виды почвенных животных в градиенте условий минерализации почвенного раствора. Для выделения дискретных и однородных группировок животных может быть применена следующая процедура. Численные данные о мере трофоценоморфичности почвенных животных могут быть преобразованы в виде z-значений. Для вычисления z-значения необходимо ранжировать отклонения изучаемой величины от среднего в порядке возрастания. После этого z-значение рассчитывается:

$$z_j = \Phi^{-1}[(3 * j - 1)/(3 * N + 1)],$$

где Φ^{-1} – обратная кумулятивная функция нормального распределения, j – ранг, N – число элементов в выборке.

Наблюдаемые значения необходимо разместить как ординаты точек, а z-значения – как

абсциссы. Если распределение случайной величины подвержено нормальному закону, то все точки на рисунке должны ложиться на прямую линию. Нормальное распределение возникает тогда, когда на случайную величину не оказывает действие какая-либо сила, либо действующих сил много и среди них нет ведущей. На рис. 5 мы видим, что линия состоит из нескольких дискретных отрезков. Это дает нам основание предполагать, что в отношении условий минерализации изученные виды почвенных животных могут быть отнесены к следующим дискретным и однородным группам. Первая группа охватывает диапазон значений меры трофоценоморфичности от 1 до 4 (олиготрофоценоморфы, OITr), вторая – от 4 до 5

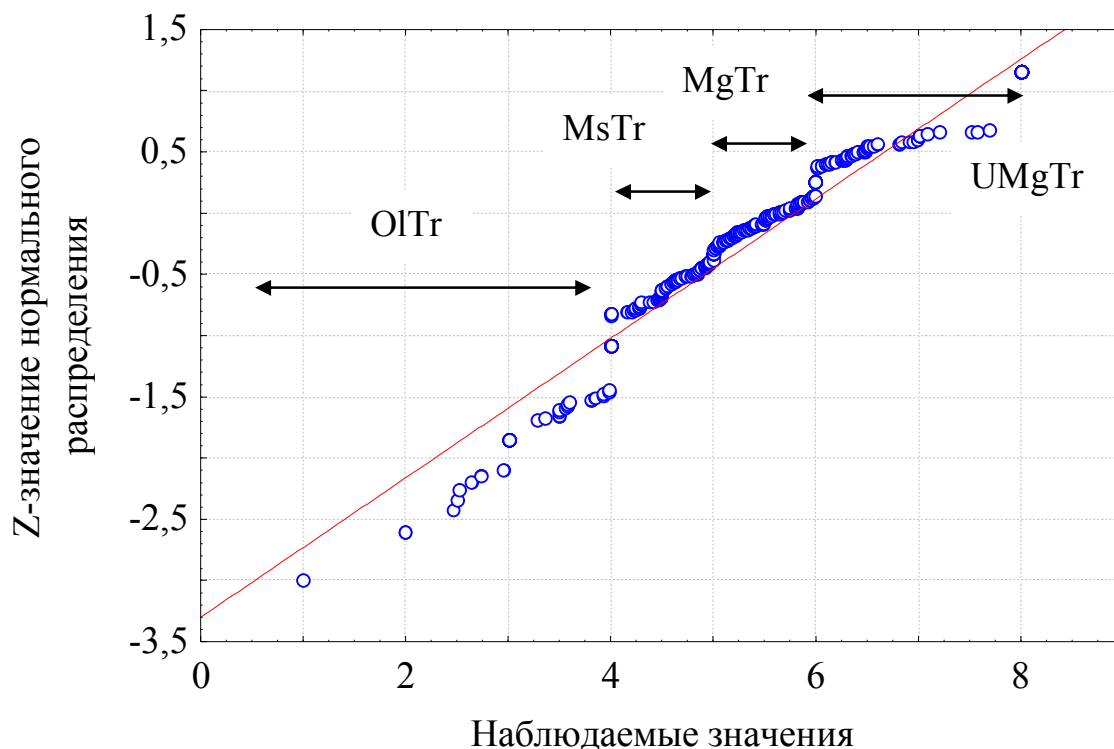


Рис. 5. Ранжированные значения меры трофоценоморфичности почвенных беспозвоночных и их z-трансформированные значения, а также разбиение на трофоценоморфы.

(мезотрофоценоморфы, MsTr), третья – от 5 до 6 (мегатрофоценоморфы, MgTr) и четвертая – от 6 до 8 (ультрамегатрофоценоморфы, UMgTr). К группе олиготрофоценоморф относится 35 видов (7,40%) из числа изученных в данном исследовании, к мезотрофоценоморфам относится 187 видов (39,53%), мегатрофоценоморфам – 116 (24,52%) и ультрамегатрофоценоморфам – 135 (28,54%).

В градиенте условий минерализации почвенного раствора изменяется соотношение трофоценоморф почвенных животных (рис. 6). Олиготрофоценоморфы тяготеют к более бедным почвам. Мезотрофоценоморфы встречаются во всех типах биогеоценозов, но пик их численности отмечен для мезотрофных стадий. Мегаценоотрфоморфы встречаются в дубравах и богатых черноземных почвах степных сообществ. Ультраценоотрфоморфы являются обитателями практически исключительно степных сообществ.

Фактор трофности эдафотопы преломляется через множество биогеоценологических процессов и на уровне сообщества почвенных животных проявляется как сложная совокупность экологических особенностей. По своей природе группировки трофоценоморф достаточно разнородны (табл. 2). В этой связи попытка провести диагностику трофотопов степных лесов только с помощью трофоценоморф не дали удовлетворительного результата. Очевидно, большей экологической релевантностью обладают экологические группы, полученные с

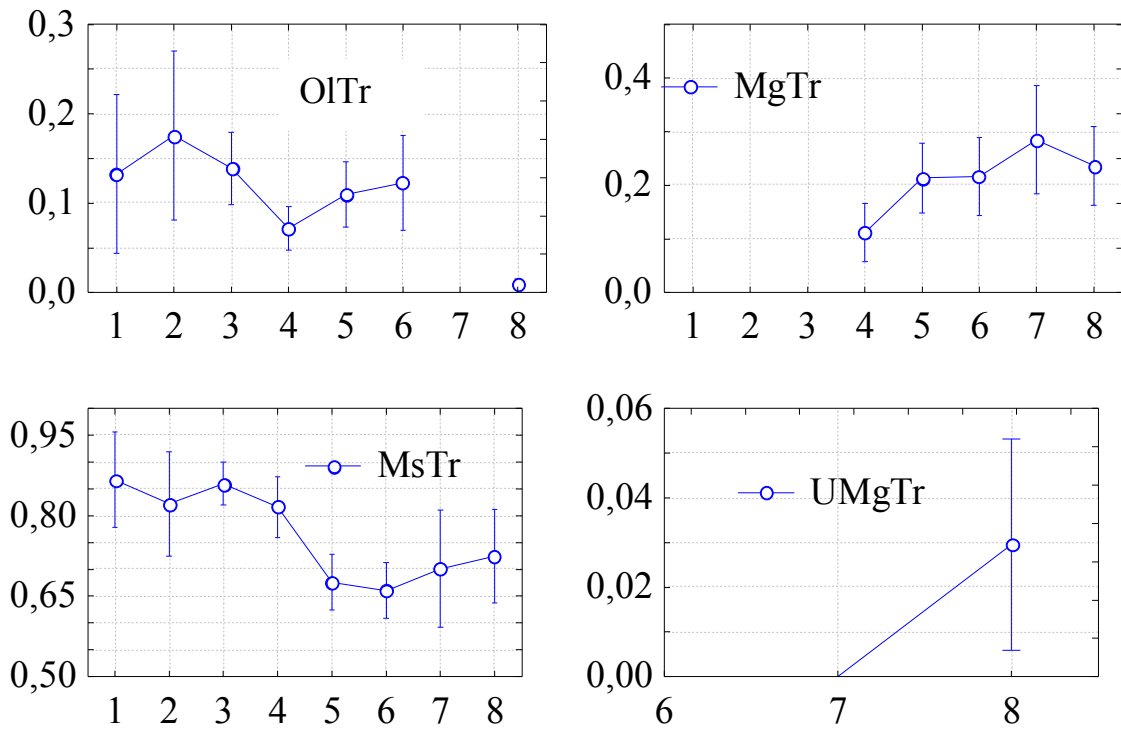


Рис. 6. Долевое участие трофоценоморф в комплексе почвенных беспозвоночных (среднее и доверительный интервал 95%) в градиенте условий минерализации. По оси абсцисс: 1 – АВ; 2 – В; 3 – С; 4 – D_с; 5 – D_{ac}; 6 – D_n; 7 – E; 8 – F. По оси ординат – долевое участие.

помощью детализации характеристик трофоценоморф в аспекте их топоморфической и трофоморфической составляющей. Наряду с трофоценоморфической структурой учет топоморф и трофоморф позволил весьма точно диагностировать трофотоп степных лесов (рис. 7). За основу при проведении диагностики трофотопов была принята статистическая процедура классификационных деревьев (программа Statistica 6.0).

Таблица 2

Трофоценоморфы почвенных животных			
OITr	MsTr	MgTr	UMgTr
Crustacea, Isopoda			
	Protracheoniscus topcziewi, Trachelipus rathkii	Armadillidium vulgare	
Oligohaeta, Lumbricidae			
Lumbricus rubellus	Allolobophora c. caliginosa, A. r. rosea, Dendrobaena octaedra, Dendrodrilus r. tenuis, Eiseniella t. tetraedra, Helodrilus antipae tuberculatus, Lumbricus terrestris, Octodrilus transpadanus, Octolasion lacteum	Dendrobaena veneta, Eisenia fetida, Eisenia n. nordenskioldi	Dendrobaena auriculatus
Myriapoda (Diplopoda, Geophilomorpha, Lithobiomorpha, Scolopendromorpha)			

OITr	MsTr	MgTr	UMgTr
	Megaphyllum kievense, Megaphyllum rossicum, Megaphyllum sjaelandicum, Nopoiulus kochii, Rossiulus kessleri, Schizothuranus dmitriewi, Arctogeophilus macrocephalus, Escarius retusidens, Geophilus proximus, Pachimerium ferrugineum, Hessebius multicalcaratus, Lithobius mutabilis, Monotarso-bius aeruginosus, Monotarso-bius curtipes	Schendyla nemorensis, Schizotaenia ornate, Lithobius forficatus, Lithobius lucifugus, Monotarso-bius cras-sipes, Cryptops (C.) hortensis hortensis	
Mollusca			
Cochlodina laminata	Euconulus fufvus, Euomphalia strigella, Limax sp., Nesovitrea petronella, Pseudotrichia rubiginosa, Succinea oblonga, Vallonia pulchella, Vitrina pel-lucida, Zonitoides nitidus	Aegopinella nitens, Cepaea hortensis, Chondrula tridens, Cochli-copa lubrica, Coretus corneus, Discus rudera-tus, Merdigera obscura, Succinea pfeifferi	
Insecta			
Alleculidae			
Alleculidae sp. sp.		Prionychus melanarius	Gonodera sp., Isomira sp., Omoplus sp.
Diptera			
Empididae sp. sp., Stratiomyidae sp. sp., Ther-evidae, Tipulidae sp. sp.	Asilidae sp. sp., Bibi-onidae sp. sp., Diptera sp. sp., Dolichopodidae sp. sp., Fannia mani-cata, Geosargus sp., Limoniidae sp. sp., Muscidae sp. sp., Pachygaster sp., Rhagionidae sp. sp., Tabanidae sp. sp.	Scatopsidae sp. sp.	Petauristidae sp. sp.
Elateridae			
Adrastus limbatus, Aeoloides rossii, Agriotes lineatus, Ectinus aterrimus, Sela-tosomus cruciatus	Aeloides bicarinatus, Agriotes obscurus, Agrypnus murinus, Ampedus balteatus, Ampedus sinuatus, Anostrius globicollis, Athous haemorrhoi-dalis, Athous niger, At-	Agriotes brevis, Agriotes gurgistanus, Agriotes sputator, Athous subfuscus, Cidnopus minutus, Cidnopus par-vus, Idolus picipenis, Limonius parvulus, Melanotus brunnipes,	Athous hirtus, Lacon punctatus, Selatosomus latus

OITr	MsTr	MgTr	UMgTr
	hous vittatus, Cardiophorus cinereus, Cardiophorus rufipes, Dalopius marginalis, Lacon querceus, Prosternon tessellatum, Selatosomus melancholicus, Selatosomus nigricornis	Selatosomus aenus	
Scarabaeidae			
Amphimalon solstitialis, Anomala dubia, Anoxia pilosa, Anoxia segetum, Melolontha melolontha, Polyphylla fullo, Serica brunnea	Amphimalon assimilis, Geotrupes stercorarius, Odontraeus armiger, Scarabaeidae sp. sp.	Cetonia aurata, Lethrus apterus, Miltotrogus aequinoctialis, Miltotrogus vernus, Onthophagus sp., Rhizotrogus aestivus	
Tenebrionidae			
Uloma culinaris	Blaps galophila, Halictus sp., Helops coeruleus, Opatrum sabulosum, Pedinus femoralis	Asida lutosa, Cyldronotus brevicollis, Tenebrionidae sp. sp.	Alphitophagus bifasciatus, Crypticus quisquilius, Gnaptor spinimanus, Oodescelis polita, Prosodes obtusus, Tentyria nomas

На рис. 7 в местах дихотомий указаны диагностические признаки и условия отнесения объектов к одному из двух возникающих классов. Так, если в сообществе доля сапрофагов меньше 0,28, то такое сообщество занимает биогеоценозы с трофностью эдафотопа **AB**. Трофотоп **B** заселяется сообществами почвенных беспозвоночных, у которых доля сапрофагов больше 0,28, доля фитофагов больше 0,23, а доля мегатрофоценоморф меньше 0,01. При дальнейшем продвижении вниз по классификационному древу можно продолжить выведение вербальных правил, но их сложность будут постоянно увеличиваться, что не совсем удобно. Более приемлемым способом можно считать использование дихотомического диагностического ключа, который приводится ниже.

Ключ для диагностики трофотопов лесов степной зоны Украины по экологической структуре животного населения почв (мезофауна):

- 1(2) Доля сапрофагов в сообществе меньше 0,28.....**AB**;
- 2(7) Доля фитофагов больше 0,23.....**3**;
- 3(4) Доля мегатрофоценоморф меньше 0,01.....**B**;
- 4(5) Доля олиготрофоценоморф больше 0,05.....**D_c**;
- 5(6) Доля зоофагов меньше 0,1.....**F**;
- 6(5) Доля зоофагов больше 0,1.....**E**;
- 7(8) Мегатрофоценоморфы отсутствуют.....**C**;
- 8(9) Мезотрофоценоморф больше 0,85**D_c**;
- 9(10) Мезотрофоценоморф больше 0,83**D_{ac}**;
- 10(11) Зоофагов меньше 0,04.....**D_{ac}**;
- 11(12) Норников больше 0,27.....**D_{ac}**;
- 12(11) Норников меньше 0,27.....**D_n**;

Почвенно-зоологическая характеристика трофотопов лесов степной зоны Украины.

«**AB**» – физически бедные почвы; чаще всего глинистые пески. Трофоценоморфическая структура трофотопов **AB**, **B** и **BC** не имеет существенных отличий: преобладающей группой являются мезотрофоценоморфы (0,82–0,87), а доля олиготрофоценоморф составляет

0,13–0,18. Особенностью трофотопа *AB* является низкая доля сапрофагов (меньше 0,28).

Среди трофоморф доминирующей группой являются фитофаги (доля от суммарной численности мезофауны – 0,51) (рис. 8). Доля зоофагов составляет 0,32, сапрофагов – 0,17. В топической структуре преобладают эндогеиные формы (0,69), норники отсутствуют (рис. 9).

В таксономическом отношении наиболее разнообразной группой являются насеко-

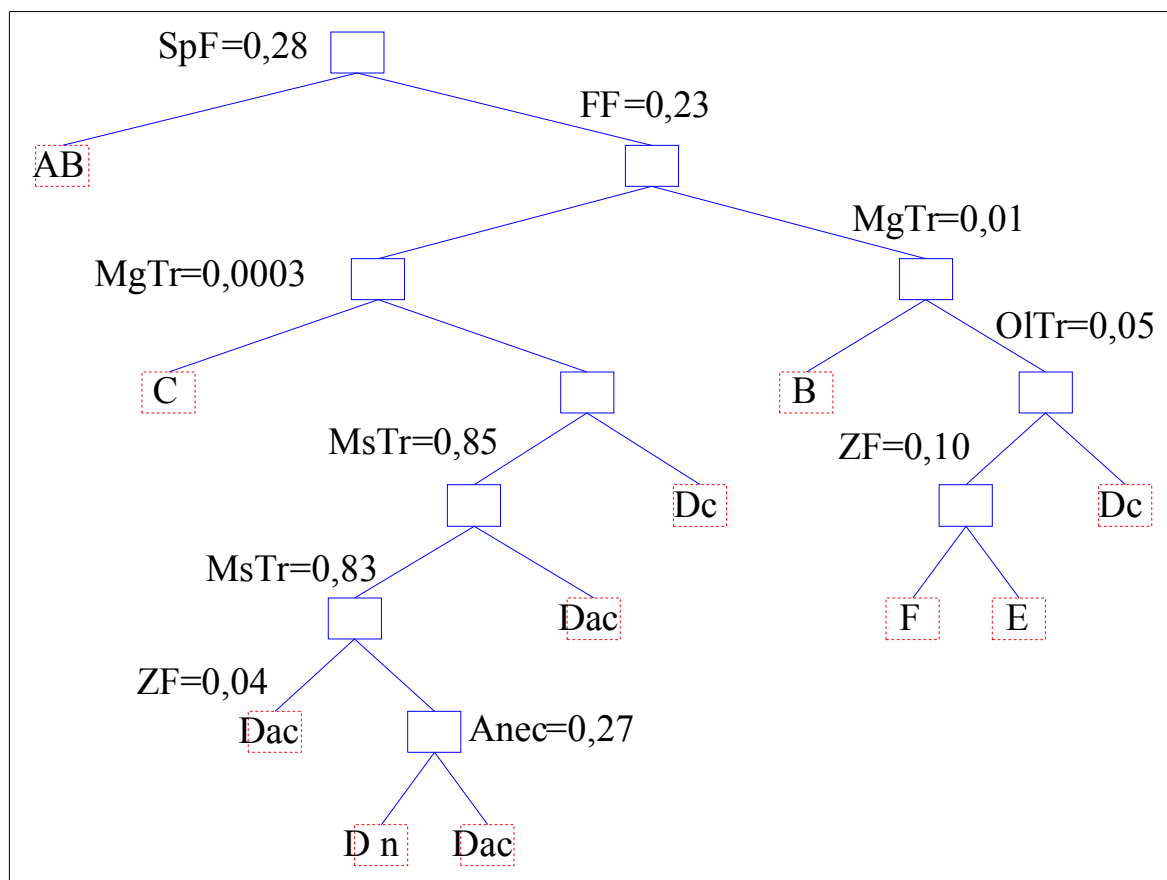


Рис. 7. Классификационное дерево диагностики трофотопов лесов степной зоны

мые, среди которых преобладают жужелицы (*Harpalus latus*, *Harpalus tardus*, *Amara aenea*, *Carabus marginalis*), почвообитающие личинки двукрылых (*Stratiomyidae* sp. sp., *Asilidae* sp. sp., *Therevidae* sp. sp.), личинки жуков-щелкунов (*Cardiophorus rufipes*, *Agrypnus murinus*, *Prosternon tessellatum*) и личинки пластинчатоусых жуков (*Melolontha melolontha*, *Serica brunnea*). Важную роль в сообществе играют пауки (*Trochosa ruricola*, *Trochosa terricola*, *Aphantaulax s. seminigra*). Хищные многоножки представлены землянками – *Arctogeophilus macrocephalus* и *Pachimerium ferrugineum*. Разнообразен комплекс первичных разрушителей мертвых растительных остатков, представленный двупарноногими многоножками – *Rossiulus kessleri*, *Megaphyllum sjaelandicum*, *Megaphyllum rossicum*, *Brachyiulus jawlowskii*. Обилие олигохет не велико. Эта группа представлена энхитреидами и дождевым червем *Allolobophora r. rosea*.

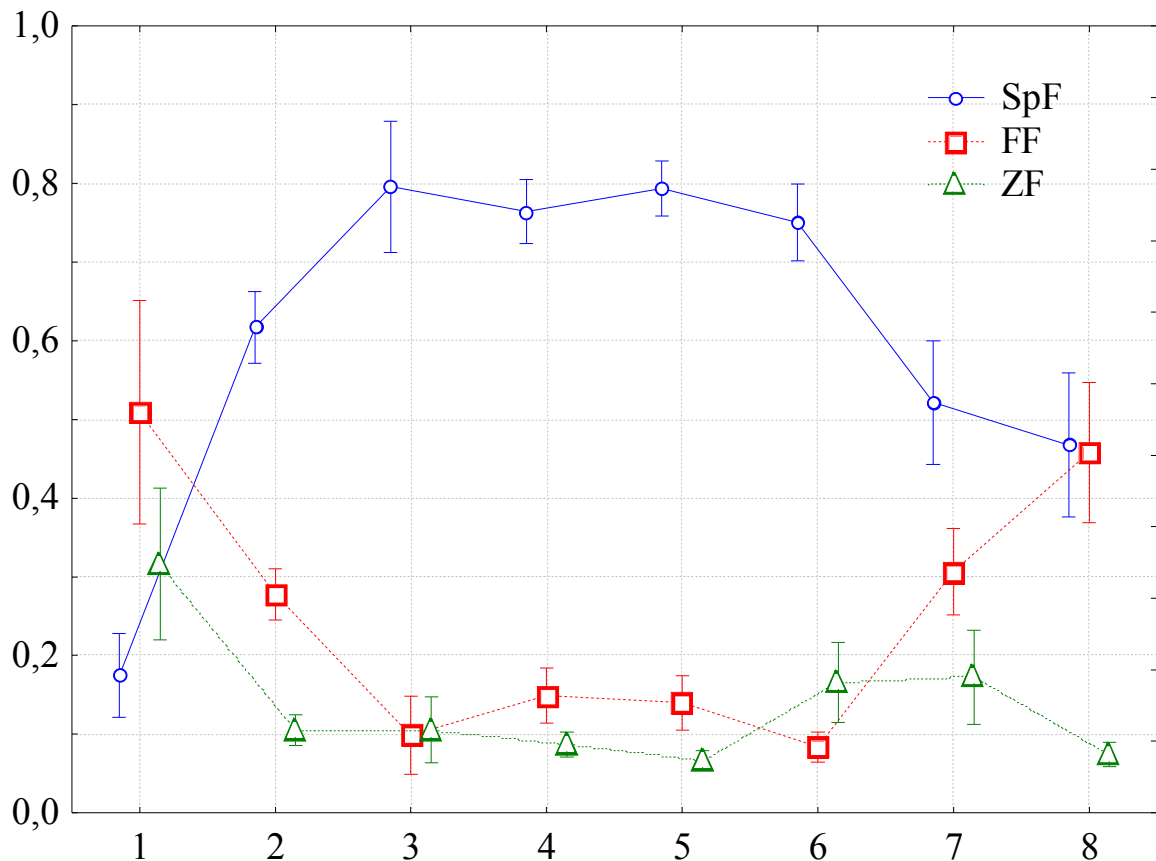


Рис. 8. Трофическая структура комплексов почвенных беспозвоночных трофотопов лесных биogeocoenoses степной зоны Украины. По оси абсцисс: 1 – АВ; 2 – В; 3 – С; 4 – D_c; 5 – D_{ac}; 6 – D_n; 7 – Е; 8 – F. По оси ординат – долевое участие трофоморф. SpF – сапрофаги; FF – фитофаги; ZF – зоофаги

«В» – относительно физически бедные почвенно-грунтовые условия, чаще всего связанные с легкими супесями или глинистыми песками. Среди трофоморф доминируют сапрофаги (0,62). Сапрофаги представлены первичными (*Diplopoda*, *Isopoda*, *Lumbricidae*, *Mollusca*) и вторичными (*Lumbricidae*, *Enchytraeidae*) разрушителями растительной органики. Доля фитофагов составляет 0,28. Основными группами фитофагов являются *Scarabaeidae* (*Amphimallon solstitialis*, *Melolontha melolontha*, *Serica brunnea*), почвообитающие личинки *Lepidoptera*, личинки *Elateridae* (*Selatosomus cruciatus*), *Mollusca* (*Euomphalia strigella*, *Chondrula tridens*, *Nesovitrea petronella*). Доля зоофагов – 0,11. Хищники представлены *Lithobiomorpha* (*Monotarsobius curtipes*, *Monotarsobius aeruginosus*), *Geophilomorpha* (*Arctogeophilus macrocephalus*, *Geophilus proximus*), *Diptera* (*Rhagionidae*, *Stratiomyidae*, *Tabanidae*), *Carabidae*, *Elateridae*, *Staphilinidae* и *Aranea*.

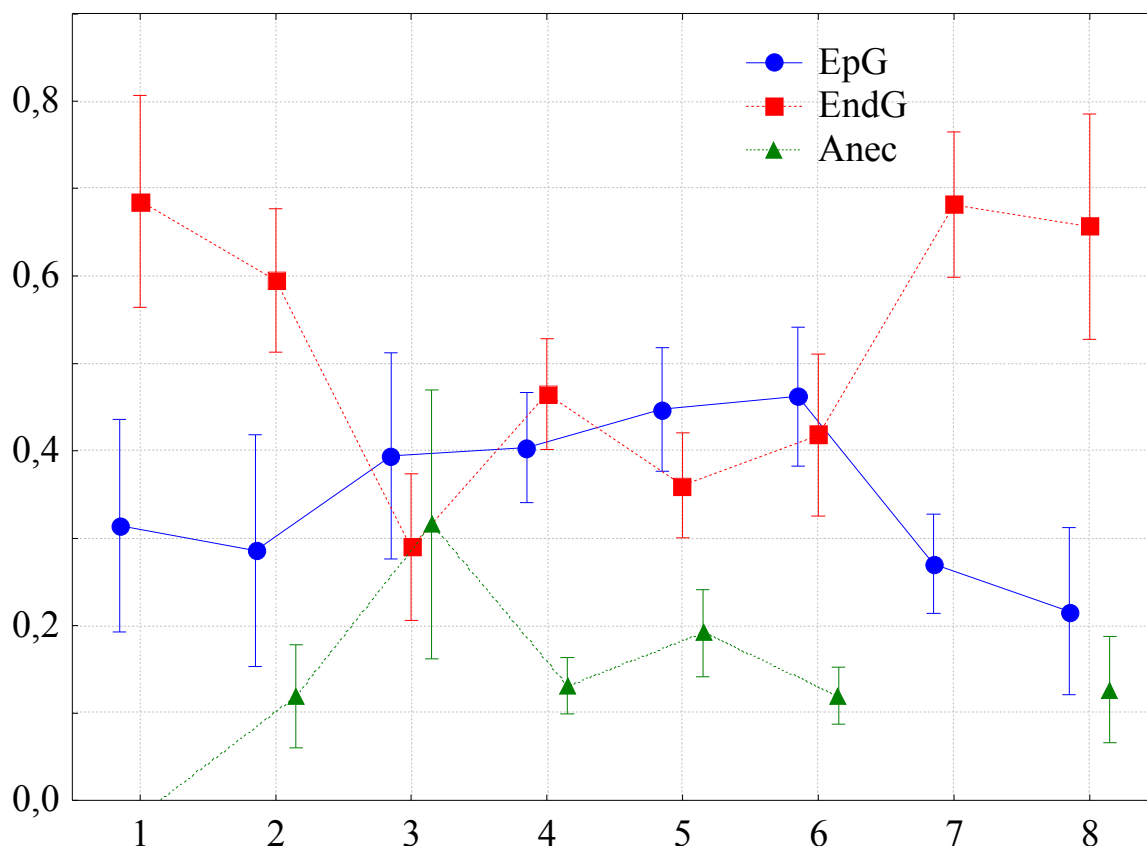


Рис. 9. Топическая структура комплексов почвенных беспозвоночных трофотопов лесных биогеоценозов степной зоны Украины. По оси абсцисс: 1 – АВ; 2 – В; 3 – С; 4 – D_c; 5 – D_{ac}; 6 – D_n; 7 – Е; 8 – F. По оси ординат – долевое участие топоморф. EpG – топоморфа подстилочных животных; EndG – топоморфа собственно почвенных; Anec – топоморфа норников.

Преобладают эндогеяные формы (0,60) над эпигейными (0,29), норники занимают подчиненное положение (0,12).

«С» – относительно богатые трофотопы, связанные с супесчаными почвами. Характерным является очень существенная роль сапрофагов в комплексе (0,80). Разнообразным в таксономическом и экологическом отношении является комплекс дождевых червей. В его состав входят подстилочные (*Dendrobaena octaedra*, *Eiseniella t. tetraedra*), почвенные (*Allolobophora s. caliginosa*, *Allolobophora r. rosea*, *Octolasion lacteum*) и норные (*Lumbricus terrestris*, *Octodrilus transpadanus*) формы. Дождевые черви, а также энхитреиды и личинки комаров-долгоножек (*Tipulidae*) являются активными гумусообразователями. Разнообразен комплекс двупарноногих многоножек, которые являются первичными (*Megaphyllum sjaelandicum*, *Megaphyllum rossicum*, *Brachyiulus jawlowskii*) и вторичными (*Schizothuranius dmitriewi*) разрушителями мертвых растительных остатков. Доли фитофагов (0,10) и зоофагов (0,11) примерно равны. Среди фитофагов важную роль играют *Scarabaeidae*, *Elateridae* и *Mollusca*. Основными хищниками являются *Aranea*, *Staphilinidae*, *Diptera*, *Carabidae* и *Geophilomorpha*. Топическая структура сообщества является сбалансированной: эпигейные, эндогеяные и норные формы составляют около трети от сообщества.

«D» – наиболее богатые местообитания, тяготеющие к плодородным суглинкам или супесям, подстилаемым прослойками глин или суглинков. В трофической структуре животного населения почв преобладают сапрофаги (0,75–0,79). Доля фитофагов находится на

уровне 0,08–0,15, хищников – 0,09–0,17. Доли эпигейных (0,40–0,46) и эндогейных (0,36–0,47) примерно равны. Норники также выполняют важную роль в сообществе (0,12–0,19).

«*D_c*» – встречается на более выщелоченных почвах. От остальных эдафотопов ряда *D* отличается более высокой долей мезотрофоценоморф за счет меньшей доли мегатрофоценоморф. Это отличие возникает из-за преобладания таких видов животных, как дождевые черви *Allolobophora s. caliginosa* и *Dendrobaena octaedra*, мокрица *Trachelipus rathkii*, сенокосец *Egaenus convexus*, моллюск *Euconulus fufvus*, землянка *Escarius retusidens*, щелкун *Agropygnus murinus* и др.

«*D_{ac}*» – характеризует наиболее благоприятные лесорастительные условия, способствующие формированию сложных лесных ценозов. На уровне почвенной мезофауны наблюдается высокая видовая насыщенность комплекса в целом и основных экологических групп. Особенностью является высокая доля (0,19) и абсолютные показатели обилия и продуктивности норных почвенных животных.

«*D_n*» – тяготеет к почвам, отличающимся известной карбонатностью и в более влажных гигротопях – развитием верификационных процессов. Этот вариант можно было бы назвать кальциефильно-нитрофильным. Особенностью почвенного животного населения этого трофотопя является обилие и разнообразие животных-калькофилов – мокриц (*Trachelipus rathkii*), двупарноногих многоножек (*Schizothuranius dmitriewi*, *Megaphyllum sjaelandicum*, *Megaphyllum kievense*) и моллюсков (*Euomphalia strigella*, *Succinea oblonga*, *Succinea pfeifferi*, *Chondrula tridens*).

«*E*» – типы леса, формирующиеся на физиологически относительно бедных почвах, которые характеризуются в поймах признаками засоления, а в условиях овражно-балочных систем – карбонатностью. Сапрофаги сохраняют свое доминирующее положение (0,52), но роль фитофагов становится очень весомой (0,31). В топическом отношении ведущей является топоморфа эндогейных животных (0,68). Во внепоемных стациях среди эндогейных часто встречаются степные виды, либо представители доминирующих в степи групп: *Scarabaeidae*, *Elateridae*, *Tenebrionidae*. Особенностью является обитание в этом трофотопе склопендроморфных многоножек (*Cryptops (C.) hortensis hortensis*). Эпигейные животные чаще относятся к лесным видам.

Трофотоп *F* в основном связан с плодородными черноземными почвами. Характерным является паритет между сапрофагами (0,47) и фитофагами (0,46). Среди топоморф преобладают эндогейные животные. Особенную роль в сообществе играют личинки *Elateridae*, *Diptera*, *Scarabaeidae*, *Tenebrionidae*, *Alleculidae*, *Staphilinidae*, *Cerambycidae*, *Curculionidae*, *Chrysomelidae*. Среди дождевых червей постоянным обитателем этого трофотопя является *Allolobophora g. rosea*, в искусственных лесных насаждениях редко встречается *Dendrobaena auriculatus*. Прочие виды мигрируют в период интенсивных осадков из соседних ценозов. В благоприятные периоды (ранняя весна после таяния снега, осень после обильных осадков) высокой численности могут быстро достигать *Enchytraeidae*. Разнообразна группа почвенных хищников – землянок (*Schendyla nemorensis*, *Pachimerium ferrugineum*, *Geophilus proximus*, *Arctogeophilus macrocephalus*). Типичными обитателями этого трофотопя являются разнообразные пауки. В благоприятные периоды высокую плотность и разнообразие демонстрируют кальцефильные группы – *Diplopoda* и *Mollusca*.

Список литературы

1. Арнольди К. В. Жизненные формы у муравьев // «Докл. АН СССР». – 1937. – Т. 20, № 16. – С. 37-59.
2. Бей-Биенко. Г. Я Прямокрылые и кожистокрылые // Животный мир СССР. – М.—Л., – 1950. – Т. III.
3. Белова Н. А. Экология, микроморфология, антропогенез лесных почв степной зоны Украины. – Д.: Изд-во Днепрпетр. ун-та, 1997. – 264 с.
4. Булахов В. Л., Пахомов О. Є. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Ссавці (Mammalia). – Д.: Вид-во Дніпропетр. ун-ту, 2006. – 356 с.

5. Бельгард А.Л. Степное лесоведение. М.: Лесная промышленность. – 1971. – 336 с.
6. Грицан Ю. І. Екологічні основи перетворюючого впливу лісової рослинності на степове середовище. – Д.: Вид-во Дніпропетр. ун-ту, 2000. – 300 с.
7. Дубина А. А. Лесная подстилка как показатель биологической продуктивности лесных биогеоценозов Присамарья // Вопросы степного лесоведения и охраны природы. – Д.: ДГУ, 1972б. – Вып. 3. – С. 32–37.
8. Догель В. А. Количественный анализ фауны лугов в Петергофе // Рус. зоол. журн. – 1924. – т. IV, вып. 1.
9. Жуков А. В. Продукция и разнообразие комплексов почвенной мезофауны Присамарья // Вопросы степного лесоведения и лесной рекультивации земель. – Днепропетровск. – 1996. – С.142-149.
10. Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных. М., 1944.
11. Стебаев И. В. Жизненные формы и половой диморфизм саранчовых Тувы и Юго-Восточного Алтая // Зоол. Журнал. – 1970. – т. XLIX, вып. 3. – С. 358-397.
12. Стебаев И. В., Колпаков В. Э. Роль экоморф в почвенно-зоологическом учении и первая попытка их классификации // Зоологический журнал. – 2003. – Т. 82, №2. – С. 224–228.
13. Стриганова Б.Р. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука – 1980. – 243 с.
14. Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. – М.: Мысль. – 1975. – 222 с.
15. Цветкова Н. Н. Особенности миграции органо-минеральных веществ и микроэлементов в лесных биогеоценозах степной Украины. – Д.: ДГУ, 1992. – 238 с.
16. Botkin D. B. Functional groups of organisms in model ecosystems // Levin, S.A. (ed.) Ecosystem Analysis and Prediction. – Philadelphia Soc. Ind. Appl. Math. – 1975. – P. 98-102.
17. Boutin C., Keddy P. A. A functional classification of wetland plants // Journal of Vegetation Science. – 1993. – Vol. 4. P. 591-600.
18. Clements F. E. Research Methods in Ecology. University of Nebraska, Lincoln, Nebraska. – 1905.
19. Cummins K. W. Trophic relations of aquatic insects // Annual Review of Entomology. – 1973. – Vol. 18. P. 183–206.
20. Cummins K. W., Merritt R. W. Ecology and distribution of aquatic insects // Resh, V.H. & Rosenberg, D.M. (eds.) The Ecology of Aquatic Insects. – Praeger, New York. – 1984. – P. 59–65.
21. Gisin H. Okologie und Lebensgemeinschaft der Collembolen im Schweizerischen Exkursionsgebiet Basels // Rev. Suisse Zool. – 1943. – Vol. 50, N 4. – S. 198–224.
22. Hawkins C.P. & MacMahon J.A. Guilds: the multiple meanings of a concept // Annual Review of Entomology. – 1989. – Vol. 34. P. 423-451.
23. Hooper D. U. The role of complementarity and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity // Ecology. – 1998. – Vol.79. – P.704–719.
24. Hooper D., Bignell D., Brown V., Brussaard L. et. al. Interactions between Aboveground and Belowground Biodiversity in Terrestrial Ecosystems: Patterns, Mechanisms, and Feedbacks // BioScience. – 2000. – Vol. 50, No. 12. – P. 1049–1061.
25. Korner Ch. Scaling from species to vegetation: the usefulness of functional groups // Schulze, E.-D. & Mooney, H.A. (eds.) Biodiversity and Ecosystem Function. Springer-Verlag, Berlin. – 1994. – P. 117-140.
26. MacMahon J. A., Schimpf D. J., Anderson D. C., Smith K. G., Bayn R.L., Jr. An organism-centred approach to some community and ecosystem concepts // Journal of Theoretical Biology. – 1981. – Vol. 88. P. 287–307.
27. Prentice I. C., Cramer W., Harrison S. P. Leemans R., Monserud R. A., Solomon A. M. A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate // Journal of Biogeography. – 1992. – Vol. 19. P. 117-134.
28. Pickett S. T. A., Bazzaz F. A. Organization of an assemblage of early successional species on a soil moisture gradient // Ecology. – 1978. – Vol. 59. – P. 1248-1255.

29. Raunkier C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford: Clarendon Press. – 1934. – 632 p.
30. Root R. B. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher // Ecological Monographs. – Vol. 37. – P. 317-350.
31. Simberloff, D., and T. Dayan. The guild concept and the structure of ecological communities // Annual Review of Ecology and Systematics. – 1991. – Vol. 22. – P. 115–143.
32. Schimper A.F.W. Plant-Geography upon a Physiological Basis. Clarendon Press, Oxford. – 1903.
33. Tilman D. Functional diversity // S. A. Levin, editor. Encyclopedia of biodiversity. - San Diego, California, USA. - Academic Press. – 2001. – P. 109–120.
34. Tilman, D., C. Lehman, and K. Thompson. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. // Proceedings of the National Academy of Sciences (USA). – 1997. – Vol. 94. – P. 1857-1861.
35. Walker, B., A. Kinzig, and J. Langridge Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species // Ecosystems. – 1999. – Vol. 2. – P. 95–113.

Жуков О. В. Трофоценоморфи ґрунтових тварин та їх діагностичне значення для встановлення трофотопів. – У роботі обговорюється процедура характеристики ґрунтових тварин з погляду надання переваги ними умовам мінералізації ґрунтового розчину – трофності едафотопу. Це дозволяє виділити екологічні групи ґрунтової мезофауни - трофоценоморфи. Показано, що спектри трофоценоморф разом з топоморфами й трофоморфами є ефективною діагностичною ознакою, що дозволяє діагностувати трофотопи біогеоценозів.

Ключові слова: ґрунтова фауна, екологічні групи, трофоценоморфи, трофотоп.

Zhukov A. V. Soil animal trophocoenomorphes and their diagnostic importance for gygrotops indicating. – The soil animals characterize procedure in the view their preference of the soil minerilisation conditions (trophotop) has been discussed in the work. This procedure allows to differ soil macrofauna ecological groups – trophocoenomorphes. The trophocoenomorphes spectrum have been shown to be an effective diagnostic indicator that allows to find biogeocoenosis trophotops.

Key words: soil fauna, ecological groups, trophomorphs, trophotop.