

"Сьогодні ми знаємо, що більшість організмів не просто є членами екологічного угруповання, але й самі являють собою складні екосистеми, що містять безліч більш дрібних організмів, які мають значну автономію і все-таки гармонійно інтегровані у функціонування цілого. За мільярди років еволюції багато біологічних видів сформували настільки тісні угруповання, що вся їхня система є величезним організмом, який включає безліч особин."

Фрительф Капра. "Павутина Життя"

THE MINISTRY OF SCIENCE AND EDUCATION
OF UKRAINE
DNIPROPETROVSK NATIONAL UNIVERSITY

O. YE. PAKHOMOV, O. M. KUNACH

**THE FUNCTIONAL DIVERSITY
OF THE SOIL MESOFAUNA IN
THE STEPPE FLOODED FORESTS
UNDER ARTIFICIAL ENVIRON-
MENT CONTAMINATION**

Dnipropetrovsk

Dnipropetrovsk National
University Press
2005

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ДНІПРОПЕТРОВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ
УНІВЕРСИТЕТ

О. Є. ПАХОМОВ, О. М. КУНАХ

**ФУНКЦІОНАЛЬНЕ
РІЗНОМАНІТТЯ ҐРУНТОВОЇ
МЕЗОФАУНИ ЗАПЛАВНИХ
СТЕПОВИХ ЛІСІВ В УМОВАХ
ШТУЧНОГО ЗАБРУДНЕННЯ
СЕРЕДОВИЩА**

Дніпропетровськ

Видавництво Дніпропетровського
національного університету
2005

УДК: 595.771:591.5:582.929.4(282.247.326)

ББК: 28.691.89+28.680

П16

*Друкується за рішенням вченої ради
Дніпропетровського національного університету
Протокол № 4 від 25 листопада 2005 року*

РЕЦЕНЗЕНТИ:

Д-р біол. наук, проф. М. М. Ярошенко

Д-р біол. наук, проф. Ю. М. Чернобай

У монографії наведено аналіз сучасного рівня досліджень в галузі вивчення впливу екологічного розмаїття тваринного населення ґрунту на функціональні властивості екологічних систем. Уперше вивчена позсезонна динаміка тваринного населення (мезофауни) центральної заплави р. Самара-Дніпровська. Встановлено закономірності зміни структури тваринного населення ґрунту природного біогеоценозу під впливом токсичного навантаження, що був викликаний нікелем і свинцем. Виявлено природну і токсикогенну складові в динаміці екологічних властивостей тваринного населення. Запропоновано як міру вирівняності розподілу важких металів у ґрунтовому профілі використовувати ентропію Шеннона і Пілоу. Показана і кількісно оцінена роль ґрунтових тварин у горизонтальній міграції важких металів. Встановлено, що динаміка протеолітичної і целюлолітичної активності ґрунту залежить від функціонального розмаїття тваринного населення ґрунту. В умовах забруднення ґрунту важкими металами цей зв'язок значно актуалізується. Показано важливу роль ґрунтових тварин у стабілізації функціонування екосистеми в умовах антропогенного навантаження.

ПАХОМОВ О.Є., КУНАХ О.М.

П16 ФУНКЦІОНАЛЬНЕ РІЗНОМАНІТТЯ ҐРУНТОВОЇ МЕЗОФАУНИ

ЗАПЛАВНИХ СТЕПОВИХ ЛІСІВ В УМОВАХ ШТУЧНОГО

ЗАБРУДНЕННЯ СЕРЕДОВИЩА: Моногр.- Д.: Вид-во ДНУ, 2005. - 324 С.

ISBN 966-551-185-8

The modern level of the investigation in the field of soil animal community ecological diversity effect on ecosystem functioning is presented in the monograph. The seasonal dynamic of the soil animal community of the central part of the flooded territory of the Samara river has been studied for the first time. The regularity of changes of the soil animal community structure in the natural ecosystem under toxic impact due to nickel and lead contamination has been determined. The natural and toxic components have been defined in the dynamic of the animal community ecological properties. The Shannon and Pielou entropy has been proposed to be an evenness measure of the heavy metal distribution in the soil profile. The soil animals role in the heavy metal horizontal migration has been demonstrated and characterized quantitatively. The proteolytic and cellulolytic soil activities have been found as being depended on functional diversity of the soil animal community. This connection becomes stronger under heavy metal contamination of the soil. The soil animals important role in the ecosystem functional stabilisation under anthropogenic impact has been demonstrated.

ББК:28.691.89+28.680

© Пахомов О.Є., Кунах О.М., 2005

© Видавництво ДНУ, оформлення, 2005

ISBN 966-551-185-8

Зміст

ВСТУП	9
ФІЗИКО-ГЕОГРАФІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНУ ДОСЛІДЖЕНЬ	12
МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ	18
Розділ 1. РОЗМАЇТТЯ ТА ЕКОЛОГІЧНІ ФУНКЦІЇ ТВАРИННОГО НАСЕЛЕННЯ ҐРУНТІВ	22
1.1. ФУНКЦІОНАЛЬНИЙ АСПЕКТ ЕКОЛОГІЧНОГО РОЗМАЇТТЯ.....	22
1.2. РОЗВИТОК ҐРУНТОВОЇ ЗООЛОГІЇ У ДНІПРОПЕТРОВСЬКОМУ УНІВЕРСИТЕТІ	35
1.3. ПОЗИТИВНИЙ І НЕГАТИВНИЙ ВПЛИВ ЕКОЛОГІЧНО- ГО ІНЖИНІРИНГУ: ПОРІВНЯННЯ ПАРАДИГМ	42
1.4. ВЗАЄМОДІЯ ҐРУНТОВИХ ТВАРИН ІЗ СЕРЕДОВИЩЕМ ПРОЖИВАННЯ	49
1.4.1. Мешканці ґрунту та їх розмірні групи	49
1.4.2. Просторово-часові екосистеми ґрунтових організмів ..	50
1.4.3. Пристосування тварин до пересування у ґрунті	51
1.4.4. Тварини та ґрунтове повітря	53
1.4.5. Роль безхребетних тварин у формуванні складу ґрунтового повітря	57
1.4.6. Пристосування до дефіциту вологості	58
1.4.7. Функціональна розмаїтість ґрунтової фауни	61

1.4.8. Зоомікробіологічні ґрунтові комплекси	72
Розділ 2. ФУНКЦІОНАЛЬНІ КОМПОНЕНТИ ТВАРИННОГО НАСЕЛЕННЯ ҐРУНТІВ	
2.1. ДОЩОВІ ЧЕРВИ	76
2.1.1. Морфоекологічні групи дощових черв'яків, пов'язані з харчуванням	77
2.1.2. Морфоекологічні групи дощових черв'яків, пов'язані з вертикальним розподілом у ґрунті.....	79
2.1.3. Підгрупи амфібіотичних форм	82
2.1.4. Вплив факторів зовнішнього середовища на розподіл дощових черв'яків	83
2.1.5. Вплив дощових черв'яків на розподіл ґрунтових тварин..	84
2.1.6. Вплив дощових черв'яків на властивості ґрунту і мікрофлору	86
2.1.7. Біохімічні зміни дощових черв'яків в умовах забруднення ґрунту	92
2.1.8. Співвідношення між присутністю важких металів у ґрунті і їх концентрацією у тканинах дощових черв'яків	94
2.1.9. Вплив важких металів на дощових черв'яків	100
2.1.10. Еколого-фауністична характеристика дощових черв'яків степового Придніпров'я	103
2.1.11. Біотопічний розподіл дощових черв'яків степового Придніпров'я	114
2.1.12. Біомаса дощових черв'яків у біогеоценозах степового Придніпров'я	119

2.1.13. Екологічні групи дощових черв'яків та індикація гігротопу	125
2.2. БІОТОПІЧНИЙ РОЗПОДІЛ ҐРУНТОВОЇ ЕНТОМОФАУНИ ПРИСАМАР'Я	
2.2.1. Ґрунтові комахи приводороздільно-балкового ландшафту	130
2.2.2. Ґрунтові комахи байраку Глибокий	132
2.2.3. Ґрунтові комахи заплави р. Самара	133
2.2.4. Ґрунтові комахи першої надзапавної тераси (арени) р. Самара	137
2.2.5. Видовий склад деяких груп ґрунтових комах	137
2.3. ФОРМУВАННЯ ҐРУНТОВОЇ МЕЗОФАУНИ ПІД ВПЛИВОМ ССАВЦІВ-ҐРУНТОРИЙІВ	
Розділ 3. РОЗМАЇТТЯ І ФУНКЦІЇ ТВАРИННОГО НАСЕЛЕННЯ ҐРУНТІВ В УМОВАХ ЗАБРУД- НЕННЯ СЕРЕДОВИЩА НІКЕЛЕМ ТА СВИН- ЦЕМ	
3.1. ДИНАМІКА ВМІСТУ НІКЕЛЮ І СВИНЦЮ В ПРОФІЛІ ЛУЧНО-ЛІСОВОГО ҐРУНТУ ЦЕНТРАЛЬНОЇ ЗАПЛАВИ В ЕКСПЕРИМЕНТІ	164
3.2. ТВАРИННЕ НАСЕЛЕННЯ ҐРУНТУ (МЕЗОФАУНА) ЦЕНТРАЛЬНОЇ ЗАПЛАВИ р. САМАРА	
3.2.1. Таксономічна розмаїтість ґрунтової фауни	176
3.2.2. Структура домінування тваринного населення ґрунту центральної заплави р. Самара в умовах експериментального забруднення важкими металами ..	192
3.2.3. Теорія нейтральності розмаїття у вивченні динаміки угруповань ґрунтових тварин	197

3.3. ЧИСЕЛЬНІСТЬ І РОЗМАЇТТЯ ТВАРИННОГО НАСЕЛЕННЯ ҐРУНТУ	205
3.4. БІОЛОГІЧНА АКТИВНІСТЬ ҐРУНТІВ	216
3.4.1. Біологічна активність ґрунтів в умовах забруднення важкими металами	216
3.4.2. Динаміка протеолітичної активності ґрунту	218
3.4.3. Динаміка целюлозолітичної активності	223
3.5. ЕКОЛОГІЧНЕ РОЗМАЇТТЯ УГРУПОВАНЬ ҐРУНТОВОЇ МЕЗОФАУНИ І БІОЛОГІЧНА АКТИВНІСТЬ ҐРУНТІВ	228
3.5.1. Функціональні групи	228
3.5.2. Трофічний аспект функціональної розмаїтості тваринного населення ґрунту	236
3.5.3. Топічний аспект функціонального розмаїття тваринного населення ґрунту	248
3.6. РОЗМАЇТТЯ І ФУНКЦІОНУВАННЯ МОДЕЛЬНОЇ ЕКОСИСТЕМИ	256
3.6.1. Дошові черв'яки в умовах експериментального забруднення ґрунту нікелем та свинцем у присутності пшениці	256
3.6.2. Реакція проростків пшениці на забруднення ґрунту нікелем і свинцем в експерименті	265
3.6.3. Розмаїтість експериментальної екосистеми і динаміка біологічної активності ґрунту.	272
ВИСНОВКИ	289
Бібліографічні посилання	292

ВСТУП

Біологічне розмаїття привертає пильну увагу фахівців багатьох профілів і напрямків. Біорізноманіття виявляє себе на різних рівнях організації живого. Особливу значимість концепт біорізноманіття набуває при аналізі екологічних явищ. Екологічне розмаїття знаходить своє відображення в роботах засновників екологічної школи Дніпропетровського університету О. Л. Бельгарда і М. П. Акімова, які почали активні дослідження в цьому напрямку ще в 20–30-ті роки ХХ сторіччя. Ідеї цих вчених знайшли свій творчий розвиток у діяльності працівників Комплексної експедиції Дніпропетровського університету, що проводить свою діяльність по вивченню лісів степової зони України з 1949 року. Результатом цієї роботи стало виділення як самостійного наукового напрямку циклу досліджень функціональної ролі тварин у діяльності екологічних систем в умовах степу. Засновниками цього напрямку стали професори В. Л. Булахов і О. Є. Пахомов. У роботах вчених і їх школи повно висвітлені питання ролі хребетних тварин, що викликає зміни середовища. Однак роль безхребетних тварин, найактивніших учасників ряду екологічних процесів, особливо процесів, пов'язаних із ґрунтовим покривом, вивчена не достатньо. Особливо актуальним є вивчення ролі екологічного розмаїття ґрунтових тварин у функціонуванні екологічних систем в умовах забруднення середовища важкими металами.

Ідея біорізноманіття лежить в основі методу зоологічної діагностики ґрунтів [26]. Можливість застосування спектрів екоморф (життєвих форм) ґрунтових безхребетних для індикації едафотопів показана О. Л. Бельгардом і А. П. Травлєєвим [13]. І. Г. Ємельяновим обґрунтована ідея про те, що розмаїття виконує істотну роль у функціональній стійкості та еволюції екосистем [35; 36; 37].

Актуальність теми. У переважній більшості екотоксикологічних робіт вивчається вплив факторів забруднення навколишнього середовища на окремих представників тварин або рослинності [58; 59]. Існують дослідження, у яких аналізується вплив промислових підприємств на екологічні системи, при цьому на живі організми впливає весь комплекс негативних факторів, що пов'язані з промисловим виробництвом [22]. У даній роботі наведені результати польового експерименту, в якому вивчено вплив фіксованих доз токсикантів – нікелю і свинцю – на природну екосистему в централь-

ній заплаві р. Самара. При інтерпретації отриманих даних основну увагу приділено функціональному аспектові екологічного розмаїття.

Розмаїття тваринного населення ґрунту характеризується такими показниками, як видове багатство, індекси Шеннона, Сімпсона, Бергера–Паркера й індекс вирівняності Пілоу. Вибір цих показників як характеристик розмаїття обумовлений тим, що ці індекси можуть розглядатися як особливі випадки більш загальної формальної міри розмаїття, котра була введена в теорію інформації Рені [322]. Сукупність цих індексів дозволяє дати об'ємну характеристику розмаїття з різних точок зору. Як параметри функціонального розмаїття ґрунтової фауни розглядаються розмаїття і чисельність функціональних груп ґрунтових тварин – трофічних і топічних груп. Мірою функціональної активності біотичної складової ґрунтового покриву обрані протеолітична і целюлозолітична активності ґрунту. Вимірювання параметрів ґрунтової фауни і ферментативної активності ґрунту здійснювалось на фоні аналізу міграційної динаміки токсикантів у ґрунтовому профілі у різні пори року. Для дослідження функціональної взаємодії модельної екологічної системи з низьким рівнем розмаїття і ферментативної активності ґрунту в умовах забруднення ґрунту нікелем і свинцем був проведений лабораторний експеримент.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами і темами. Робота виконана відповідно до наукових програм Дніпропетровського національного університету «Антропогенна динаміка зооценозів лісостепу і степу лівобережної України і Криму і перспективи їх охорони, оптимізації і природокористування» (№ 0100U005215), «Функціональна роль тварин в утворенні механізмів гомеостазу в екосистемах промислових регіонів» (№ 0103U000555).

Мета і завдання дослідження. Встановити характер взаємозв'язку екологічного розмаїття угруповань ґрунтових тварин (мезофауна) лісових біогеоценозів степової зони України з функціональними характеристиками ґрунтової біоти в умовах забруднення середовища нікелем і свинцем.

Завдання:

1) Вивчити тваринне населення ґрунтів (мезофауну) центральної заплави р. Самара, виявити структурні та функціональні характеристики еталонних угруповань ґрунтової фауни і рівень протеолітичної і целюлозолітичної активності ґрунтів у сезонній динаміці.

2) Провести експериментальне вивчення в польових умовах впливу фіксованих доз важких металів – нікелю і свинцю – на екологічне

розмаїття тваринного населення ґрунту і функціональні властивості ґрунтової біоти.

3) Оцінити характер впливу ґрунтової фауни на міграційну динаміку важких металів у ґрунтовому профілі і з'ясувати роль тваринного населення в механізмах стабілізації функціонування екосистеми при токсичному навантаженні.

4) З'ясувати роль тваринного населення ґрунту в динаміці ферментативної активності ґрунту (на прикладі протеолітичної і целюлозолітичної активності) залежно від тривалості впливу різних концентрацій політантів.

5) Провести експериментальне вивчення в лабораторних умовах впливу нікелю і свинцю на ферментативну активність ґрунтів (протеолітичну і целюлозолітичну активності), автотрофів (пшениця) і гетеротрофів (дощові черв'яки). Виявити взаємозв'язки цих компонентів експериментальної екосистеми при токсичному навантаженні.

Об'єкт вивчення – екологічний аспект біологічного розмаїття тваринного населення ґрунтів і його взаємозв'язок з функціонуванням екосистеми в умовах токсичного навантаження, викликаного нікелем і свинцем.

Предмет вивчення – тваринне населення ґрунту (мезофауна), його видове, таксономічне та екологічне розмаїття у природних умовах і в умовах експериментального забруднення ґрунту важкими металами.

Наукова новизна отриманих результатів:

1. Уперше вивчена посезонна динаміка тваринного населення (мезофауни) центральної заплави р. Самара-Дніпровська.
2. Встановлено закономірності зміни структури тваринного населення ґрунту природного біогеоценозу під впливом токсичного навантаження, що був викликаний нікелем і свинцем.
3. Виявлено природну і токсикогенну складові в динаміці екологічних властивостей тваринного населення.
4. Запропоновано як міру вирівняності розподілу важких металів у ґрунтовому профілі використовувати ентропійну міру Шеннона і Пілоу.
5. Показана і кількісно оцінена роль ґрунтових тварин у горизонтальній міграції важких металів, що викликає зниження імовірності появи пікових концентрацій токсикантів у ґрунті.
6. Встановлено, що динаміка протеолітичної і целюлозолітичної активності ґрунту залежить від функціонального розмаїття тваринного населення ґрунту; в умовах забруднення ґрунту важкими металами цей зв'язок значно актуалізується.

7. Показано важливу роль ґрунтових тварин у стабілізації функціонування екосистеми в умовах антропогенного навантаження.

Результати досліджень дозволяють створити основу для розробки екологічно обґрунтованих критеріїв нормування токсичного навантаження на навколишнє середовище. Показано, що для цілей нормування найбільшу інформаційну цінність мають ознаки тваринного населення, що відбивають його функціональний стан. Знайдено підтвердження теоретичного положення про зв'язок розмаїття з функціонуванням екосистеми. Практичну значимість має вивчення гори-зонтальної зоогенної міграції токсикантів, яка значною мірою пом'якшує токсичне навантаження на наземні екосистеми.

ФІЗИКО-ГЕОГРАФІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНУ ДОСЛІДЖЕНЬ

Район досліджень належить до підзони справжніх степів степової зони України і розташований у її південно-східній частині. Фізико-географічні особливості південного сходу України викладені в роботах А. С. Берга [14], Е. М. Лавренка [35; 36; 37], Г. Н. Висоцького [24], О. Л. Бельгарда [12; 13] та інших.

Клімат. Уся територія Дніпропетровської області розташована в зоні помірних широт з досить активною атмосферною циркуляцією, переважним типом якої є західний перенос повітряних мас. Клімат області в цілому (і в районі досліджень зокрема) помірно-континентальний. Ступінь континентальності збільшується з південного заходу на північний схід, на що вказує зростання амплітуди добових і річних температур повітря.

Однією з особливостей клімату території є значне коливання погодних умов щорічно. Помірно вологі роки змінюються різко посушливими, котрі нерідко посилюються дією суховіїв [45]. Пори року відрізняються спекою влітку, тривалою і теплою осінню, мінливою, але, часом, холодною зимою і досить короткою весною. Вітряна погода спостерігається протягом 270–296 днів [81]. Швидкість вітру в середньому 3,6 м/сек. Узимку переважають вітри східних і північно-східних румбів, улітку – західних і північно-західних [42]. Характерні вітри – суховії, переважно весняні, рідше літні, з середніми швидкостями 6–10 м/сек і зниженням

відносної вологості вдень до 23% і нижче [82]. Показники середньомісячних температур січня – -5,6 градуса, липня – +22 градуса [81].

Поєднання недостатнього зволоження (300–490 мм опадів на рік) і високих температур визначає в літні місяці сухість повітря, що збільшує дефіцит вологості і випаровуваність [24; 81].

Основна кількість опадів (50%) припадає на літній період, часто у вигляді злив. Понад 20% опадів випадає у вигляді снігу, але сніго-вий покрив звичайно малопотужний і нестійкий через часті відлиги [12]. Необхідно підкреслити, що атмосферні опади заз-нають щорічних коливань.

Найбільш сонячними місяцями є червень – серпень, коли тривалість сонячного саява досягає за місяць 280–310 годин, мінімальна ж величина припадає на грудень, коли відзначається короткий день і велика імовірність похмурого неба.

У середньому спостерігається 85–90 днів у році, коли сонячне саяво цілком відсутнє через наявність хмарності. Узимку щомісяця спостерігається 15–20 похмурих днів, улітку 1–2 [94].

Територія Дніпропетровщини зазнає впливу Атлантичного океану і Середземномор'я, з одного боку, і великого Євроазіатського континенту – з іншого.

Рівнинний характер території області і найближчого оточення створює умови для безперешкодного проникнення різних повітряних мас. У зимовий період спостерігається інтенсивний міжширотний обмін повітря, викликаний циклонічною діяльністю.

Поверхня підстилкової території, незважаючи на досить розвинулену ярово-балкову мережу, наявність рік і водоймищ, сприяє лише формуванню мікроклімату окремих районів, але не може помітно впливати на формування клімату території області в цілому.

Геологія, геоморфологія, рельєф. Досліджуваний район розташований у зоні поширення Української кристалічної плити і відзначається великою кількістю ділянок з умовними оцінками від 25 до 100 метрів [94]. З геоморфологічної точки зору Дніпропетровщина являє собою стик різних районів: з півдня розташована Причорноморська низовина, з заходу – Придніпровська височина, на півночі в лівобережній частині заходить Придніпровська низовина і на сході розташовується піднятий район Західного Донбасу. Цим пояснюється наявність тут 36% земель,

порізаних річковою системою Дніпра і його приток, а також ярами, балками, вибоїнами [94].

Осадний чохол являє відкладення від девонських до антропогенових включно і підрозділяється на наступні структурні поверхи: девонський, турне-нижній візі, верхній візі – нижня перм, нижня перм – крейда, палеогенова, неоген – антропогеновий. Верхній неоген – антропогеновий поверх є рельєфотвірним [12].

Грунтовий покрив. Грунтотвірні породи складені четвертинними відкладеннями, що складаються, головним чином, з важко-суглинистих, рідше середньосуглинистих лесів і більш легких порід на терасах і в долинах рік.

Усі ґрунти лісових біогеоценозів С. В. Зонн [49] розділяє на 3 класи: рівнинні, гірські, аерально-вулканогенні. Ґрунти степової зони відносяться до класу рівнинних ґрунтів і у свою чергу розділяються на 3 групи: елювіальну, транзитну, надводно-підводну. Територія Присамарського стаціонару включає 3 вищезазначені групи. Питання генезису і класифікації ґрунтів лісових біогеоценозів Степового Придніпров'я розглянуті А. П. Травлєєвим [104, 105].

У прирусловій частині заплави під заплавленими лісами утворюються заплавно-лісові чорноземоподібні алювіальні ґрунти. У центральній частині заплави розташовані переважно лучно-лісові чорноземоподібні, лісолукові чорноземоподібні з засоленням і без нього, у притерасній заплаві – лісолукові чорноземоподібні, болотно-лісові й інші ґрунти.

Рослинність. У ботаніко-географічному відношенні район входить у зону справжніх степів і розміщується в межах різнотравно-типчаково-ковилової підзони [60; 61; 62].

У заплаві Дніпра, що відзначається особливими геоморфологічними, ґрунтовими і фітоекологічними умовами, розвиваються своєрідні лісові ценози – тривалозаплавні ліси; у заплавах рік, що входять до складу басейну Дніпра (Самара, Оріль, Вовча), виростають короткозаплавні ліси.

Найбільше розмаїття типів короткозаплавлених лісів, як відзначає О. Л. Бельгард [10, 12], зустрічається в межах Самарської заплави, особливо у відрізку долини від м. Павлограда до м. Новомосковська. Поперечний профіль через заплаву Самари в районі с. Андріївка відбиває наступні характерні закономірності в роз-

поділі короткозаплавлених лісів: у прирусловій заплаві переважають в'язо-ясеневі діброви, що у напрямку до центральної заплави замінюються липо-ясеневими дібровами. У центральній заплаві звичайно панує комплекс бересто-ясеневих дібров, які в умовах притерасної заплави змінюються куртинами бересто-чорнокленових дібров. У низинах другої піщаної тераси звичайно формуються вільшняки.

Аренні ліси на території зони дійсних степів України пов'язані переважно з іншими піщаними терасами Дніпра і його притоків.

Тваринний світ. Тваринний світ в основному представлений степовими видами. Однак по долинах рік формується фауна, що містить як степові, так і лісові види тварин. При цьому питома вага останніх зростає в тих місцях, де більш сприятливі лісорослинні умови, куди аборигенна флора і фауна проникнути не в змозі.

Ентомофауна району досліджень характеризується своєю численністю видів і розмаїттям систематичних груп. Тільки шкідлива ентомофауна нараховує 755 видів [4; 66]. **Герпетофауна** степової зони представлена 9 видами амфібій і 11 видами рептилій [16]. **Орніто-фауна** району досліджень характеризується наявністю всіх еко-лого-фауністичних комплексів і наведена понад 250 видами [16]. **Фауна ссавців** представлена 69 видами [16].

ХАРАКТЕРИСТИКИ ПРОБНОЇ ПЛОЩІ

Липо-ясенєва свіжа діброва з зірчаткою у центральній заплаві (пробна площа 209 Присамарського біосферного стаціонару) [3].

Тип лісорослинних умов – суглинок свіжий. Тип світлової структури напівтіньовий, III вікового ступеня. Вік насаджень 50–60 років, зімкнутість деревостану 0,8–0,9. Висота дерев 15–18 м, середній діаметр стовбурів 25–30 см. Травостій розвинутий слабо, несе відбиток синузальної структури. Тут панує зірчатка ланцето-подібна, будра плющеподібна, купир лісовий, купена багатоквіткова, кропива дводомна та ін. [3]. Підстилка двошарова, переривчаста, пухка, потужністю 3 см. Запас підстилки 11,3 т/га. Швид-кість розкладання 37,7%, кількість опаду 3,35 т/га [67]. Ґрунти за-плавно-лучно-лісові, середньогумусні,

середньовилужені, суглинні, на алювіальних відкладеннях. Грунтові води розташовані на глибині 3,65 м. Зволоження атмосферно-грунтове. Поверхневий горизонт ґрунтів центральної заплави представлений легкою глиною, супісок починається на глибині 200–210 см. Лісолуковий ґрунт багатий на гумус (4–9%), причому кількість його вниз по профілю поступово зменшується. Реакція ґрунтового розчину лісо-лукового ґрунту варіює в межах 6,4–7,5.

Макроморфологічна будова профілю заплавної лучно-лісових ґрунтів Присамар'я (ПП 209-Н-1) Дас₂ – свіжа липово-ясенова діброва з зірчаткою (за А. П. Травлєєвим та Н. А. Беловою [9]).

Но₁ 3–4 см. Лісова підстилка з напіврозкладеного листя дуба, липи, ясена, клена польового.

Но₂ 0–2 см. Трухоподібна маса, що легко відокремлюється від ґрунту.

Н₁ 0–10 см. Гумусований, темно-сірий, майже чорний, свіжий, зернистої структури, суглинний, насичений корінням.

Н₂ 10–37 см. Гумусований, темно-сірий, майже чорний, вологий, дрібнозернистої структури з чітко вираженими гранями. На гранях помітні кристали. Інтенсивно насичений корінням.

Н₃ 37–58 см. Темно-сірий, гумусований, свіжий, зернистої структури, ущільнений, насичений корінням слабкіше попереднього горизонту. Щільність зростає. Помітна присипка SiO₂.

Н₄ 58–105 см. Гумусований, горіхувато-зернистої структури, суглинок важкий і щільний. Насиченість корінням слабка.

Н_p 105–200 см. Поступовий перехід у ґрунтовірну (алювіальну за походженням) супіщану породу, добре гумусовану, безструктурну, темно-сіру з бурим відтінком. Насиченість корінням слабка.

Р 200–210 см. Материнська порода, супісок алювіального походження, сира, злегка оглеєна.

D₁ 210–300 см. Підстилкова порода, пісок дрібно-, середньозернистий.

D₂ 300–400 см. Пісок середньо- і дрібнозернистий.

D₃ 400–850 см. Пісок чорний з буруватим відтінком, середньо- і дрібнозернистий, водоносний.

D₄ 850–900 см. Глина темно-сіра, грузла.

Мікроморфологічна будова (за А. П. Травлєєвим і Н. А. Беловою [9]).

Горизонт 0–10 см.

Забарвлення – від темного до темно-бурого, у деяких місцях – чорне. Колір визначається гумусом, рівномірно розподіленим по всьому горизонту. Елементарна мікробудова плазмово-піщана, наведена пухко розташованими зернами 0,1–0,3 мм. Між ними міститься плазма у вигляді коагульованих згустків з органічного матеріалу. Кістяк складається з зерен кварцу, польових шпатів, цюзити. Зерна кварцу непрозорі. Внаслідок вивітреності втратили променезаломлюваність і в минаючому світлі стали темно-сірими, малопрозорими. Біотит і рогова обманка зеленого і бурого кольору. Зерна кварцу мають кутасту форму. На поверхні великих зерен чітко проглядають тріщини. В основному всі мінерали мають уламкову форму. Плазма за своїм забарвленням неоднорідна – від темно-бурого до чорного. Плазма гумусо-глиниста. До її складу входять дрібні частки органічної речовини. Гумони чорного кольору, розмір 5–6 мм, круглої форми як у загальній масі, так і в скупченнях. Пори складають 30% від усієї площі шліфа. Дуже багато великих пор складного упакування, утворених між агрегатами. Їх форма дуже різноманітна: від овальної, круглої до неправильних форм, що поєднуються між собою. У каналоподібних порах багато екскрементів ґрунтової фауни, раковинних амеб, а також зерен мінералів. У порах біогенного походження округлої форми дуже багато залишків коріння з добре помітною збереженою клітинною будовою. Дуже багато агрегатів – екскрементів ґрунтової мезофауни. Ґрунтова структура завдяки викидам дощових черв'яків добре агрегована, утворює зоогенний структурований горизонт. Органічна речовина наведена рослинними залишками різного ступеня розкладу.

Горизонт 20–30 см.

Характеризується неоднорідним забарвленням від темного до темно-сірого. Елементарні мікроподавання – плазмово-піщані. Горизонт добре агрегований. Можна виділити агрегати декількох порядків.

Мінеральний кістяк і алювіальні відкладення складаються переважно з кварцу, польових шпатів, слюд. Зерна мінералів щільно упаковані в агрегати зернистої і дрібнозернистої структури. Плазма

гумусно-глиниста, чорного кольору від бурувато-чорного кольору гумусу. Гумони розсіяні, є вуглеподібні частки в загальній масі. Простір шпар із просуванням униз по профілю зменшується, хоча в цьому горизонті він складає 25–30% від усієї поверхні шліфа. У цьому горизонті помітні сліди діяльності ґрунтової мезофауни. Стінки шпар ущільнені проходженням дощових черв'яків, помітні екскременти ґрунтових безхребетних. Дуже багато в порах корінців деревних і трав'янистих рослин. Органічна речовина і рослинні залишки перебувають в напіврозкладеному стані.

Горизонт 40–60 см.

За забарвленням у шліфі цей горизонт темно-бурого кольору, що свідчить про наявність гумусу. Елементарна мікробудова – плазмово-піщана, пухка, з просуванням униз – шарувата. У ґрунтах заплави чітко виділяється різнорідна за гранулометричним складом шарувата мікробудова. З появою шаруватості округлих шпар стає менше. Пори і тріщини помітні по всій площі шліфа. У деяких порах знаходяться екскременти ґрунтової мезофауни. Насиченість корінням у порах і порожнечах слабшає. Органічна речовина наведена гумонами, зануреним в ґрунтову масу.

МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Облік ґрунтової мезофауни. Для обліку великих безхребетних (мезофауни), що досліджувалися в роботі, застосовувався метод розкопок і ручного розбирання проб ґрунту [57]. Цей метод найбільш універсальний, технічно простий і застосовується при роботах на ґрунтах з різним механічним складом і різного ступеня окультуреності. Найбільш оптимальним розміром ґрунтово-зоологічних проб є 0,25 м² (50x50 см). Відбір проб виконувався до нижньої межі, де зустрічалися ґрунтові тварини (30–50 см) [57]. Відібрані тварини фіксувалися в 70–80%-ному етиловому спирті і 4%-ному формаліні з урахуванням рекомендацій Б. Р. Стриганової [99].

Визначення біологічної активності ґрунту. За оцінку біологічної активності ґрунту нами були визначені два показники – протеолітична і целюлозолітична активність. Для їх визначення використовувалися аплікаційні методи що застосовуються для визначення біологічної активності ґрунтів, причому вони відзна-

чаються простотою і дають можливість проводити дослідження в польових умовах [48].

Визначення інтенсивності розкладання целюлози. Стерильна тонка сувора лляна тканина пришивається до полімерної плівки. Ширина відрізка плівки дорівнює 10 см, а довжина – 50 см. Стерилізують плівки гарячою праскою. У ґрунті ринуть свіжий роз-різ і до його вертикальної добре зачищеної стінки щільно при-тискають полотно. Зі зворотного боку поліетилен придавлюють ґрунтом, потім розріз засипається. У кожній пробній площі нами були поміщені 5 повторних полотнин. Через місяць полотнини обережно витягають, відмивають від ґрунту і продуктів напів-розпаду, підсушують і зважують. По втраті у вазі оцінюється ін-тенсивність процесу руйнування клітковини.

Визначення інтенсивності розкладання желатину. Протеолітичну активність ґрунту визначали по швидкості розкладання желатину. Як субстрат використовується желатин, нанесений тонким шаром на фотографічну пластинку. У ґрунті виривається свіжий розріз і до його вертикальної добре зачищеної стінки щільно притискається фотографічна пластинка. Час експозиції складає 2 тижні. Ділянки пластинки, де желатин розклався, виділяються світлими плямами (рис. 1). По площі поверхні, де желатин розклався, оцінюють протеолітичну активність ґрунту.

Визначення важких металів. Біомаса тварин визначалася на торзійонних вагах з точністю до третього знака, потім проби висушувалися у сушильній шафі при температурі 105°C до постійної ваги і визначалась суха маса на аналітичних вагах. Після цього проби готувалися для визначення важких металів, для чого тварин розміщували в порцелянові тиглі і озолляли у муфельній печі при температурі 450–500°C протягом 24 годин, а потім проби обробляли концентрованою азотною кислотою і випарювали до стану вологих кристалів. Отриманий осад розчиняли 0,1 Н розчином азотної кислоти і доводили до аліквотного об'єму. Підготовлені в такий спосіб проби аналізували на атомно-абсорбційному спектрофотометрі виробництва фірми «Карл-Цейс Йена».

Організація польового експерименту. Експеримент по вивченню впливу нікелю і свинцю на розмаїття і функціонування комплексу ґрунтових безхребетних і мікробіологічну активність ґрунту був закладений в листопаді 2003 року у центральній заплаві

р. Самара. В експерименті важкі метали були внесені в ґрунтові зразки площею 50x50 см. Нікель і свинець були внесені в двох варіантах концентрацій. Це кількість металів, необхідна для того, щоб концентрація цих елементів у верхньому 10 см шарі ґрунту відповідала 2 і 5 ГДК. Для нікелю це 46 і 115 мкг/г, а для свинцю – 40 і 100 мкг/г. Метали

вносилися у формі нітрату. Частина ґрунтових зразків була екранована сіткою з розміром очка 0,5 мм для зниження інтенсивності горизонтальної міграції ґрунтових тварин. Сітка такого розміру є відносною перешкодою для ґрунтової мезофауни. Сітка була укопана по периметру зразка на глибину 50 см. Проби ґрунтової фауни, вимір біологічної активності ґрунту і відбір проб для визначення важких металів виконувались в листопаді 2003 року (початкова фаза експерименту), у грудні 2003 року, у квітні і жовтні 2004 року. Таким чином, проведений експеримент охоплює практично річний відрізок часу.

Вимір концентрації важких металів проводився в ґрунтових шарах по 10 см до глибини 50 см. У кожному варіанті експерименту облік

досліджуваних параметрів проводився в 5-кратній повторності, у такий спосіб було відібрано 180 ґрунтово-зоологічних проб, у яких проведені виміри біологічної активності ґрунтів і рівня вмісту важких металів. Таксономічне визначення представників



Рис. 1. Фотографічна пластинка для визначення протеолітичної активності. Експозиція 2 тижні, квітень 2004 року, ґрунт – заплашний лучнолісовий, центральна заплава р. Самара

ґрунтової фауни проводилося в лабораторних умовах за визначниками ґрунтових тварин. Основна частина представників ґрунтової мезофауни визначена до виду, деякі – до більш високих таксономічних категорій (наприклад, *Lepidoptera*, *Aranea*). Коректність визначення матеріалів перевірена фахівцями кафедри зоології та екології ДНУ доцентами О. Ф. Пилипенком, Ю. Л. Кульбачком і В. В. Бригадиренком, а також старшим науковим співробітником НДІ біології ДНУ Ю. Б. Смирновим. При написанні розділів роботи, в яких дана екологічна і фауністична характеристика ґрунтових тварин, автори користувалися кон-сультаціями та матеріалами досліджень кандидата біологічних наук О. В. Жукова. Всім зазначеним особам автори висловлюють щире подяку.

Організація лабораторного експерименту. Для вивчення впливу важких металів – нікелю і свинцю – на швидкість зростання і рівень смертності дощового черв'яка *Eisenia fetida* і пшениці, а також на протеолітичну і целюлозолітичну активність ґрунту, був проведений лабораторний експеримент. У ємності по 0,5 л кожна був внесений ґрунт (чорнозем звичайний), а також статевозрілі особини дощового черв'яка *Eisenia fetida* у кількості 6 екземплярів на кожен ємність. У половину ємностей внесене насіння пшениці. У ґрунт додані важкі метали – нікель і свинець. Контролем виступали ємності без забруднення з пшеницею і без пшениці та з черв'яками і без черв'яків. Нікель був внесений у ґрунт у формі нітрату з розрахунку досягнення концентрації 46 і 115 мкг/г, що еквівалентно 2 і 5 ГДК цього елемента в ґрунті. Свинець був внесений у концентрації 40 і 100 мкг/г, що також відповідає 2 і 5 ГДК цього металу в ґрунті. Через 2, 4, 8 і 12 тижнів був зроблений вимір ваги дощових черв'яків, їх кількості, числа проростків пшениці та її біомаси. Крім того, в експериментальні ємності були закладені субстрати для виміру протеолітичної і целюлозолітичної активності ґрунту, рівень розкладання яких був вимірюваний через місяць експерименту.

Виходячи з аналізу сучасного рівня досліджень біорізноманіття, ми обрали наступні проблемні галузі і методичні прийоми:

1. Вивчити характер зміни розмаїття екологічної системи в умовах дії стресового фактора (забруднення важкими металами).

2. Дослідження провести у формі польового експерименту з урахуванням сезонної динаміки синекологічних показників.
3. План експерименту скласти таким чином, щоб його результати могли бути коректно оброблені за допомогою статистичних методів.
4. Дати характеристику розмаїттю системи за допомогою сукупності (спектра) взаємозалежних індексів розмаїття, що відбивають різні його аспекти.
5. Як міру функціональної активності поряд з біомасою системи використовувати інші показники, такі як ферментативна активність ґрунту (целюлозолітична і протеолітична активності).
6. Як міру функціонального розмаїття розглянути розмаїття трофічних і топічних функціональних груп тваринного населення ґрунту.
7. Провести лабораторне дослідження, у якому вивчити вплив зміни розмаїття модельної системи на її функціональні властивості в умовах забруднення ґрунту важкими металами.

Розділ 1. РОЗМАЇТТЯ ТА ЕКОЛОГІЧНІ ФУНКЦІЇ ТВАРИННОГО НАСЕЛЕННЯ ҐРУНТІВ

1.1. ФУНКЦІОНАЛЬНИЙ АСПЕКТ ЕКОЛОГІЧНОГО РОЗМАЇТТЯ

Біорізноманіття – це термін і концепція, що стали знаменною подією в культурній еволюції наприкінці ХХ століття. В останній час цей термін є одним з тих, що найчастіше застосовується у біологічних науках. Крім того, він вийшов за рамки вузько наукового вживання і часто використовується в широких колах громадськості. Вважається, що термін у теперішньому його розумінні виник 1986 року, коли у Вашингтоні Національною академією наук США був проведений національний форум з біорізноманіття («Na-

tional Forum on BioDiversity»). Праці цього форуму, що були опубліковані в 1988 р. із заголовком «BioDiversity» (надалі в бібліографічних посиланнях ці праці помилково цитувалися як «Biodiversity»), стали бестселером National Academy Press.

Надмірна експлуатація природних ресурсів, деградація місцеперебувань, кліматичні зміни призводять до зниження біорізноманіття. Швидкість вимирання видів у даний момент перевищує в тисячі разів швидкість вимирання в попередні періоди розвитку Землі [131] і перебуває на рівні тисячі видів у десятиліття на кожен мільйон видів [314]. Важливими факторами зміни біорізноманіття в майбутньому виступатимуть зміна землекористування, відкладання азоту, зростання концентрації вуглекислого газу в атмосфері [334]. Зростання населення людства може призвести до зміни практики землекористування. Результатом зростаючої експлуатації ресурсів населенням Землі буде загрозований рівень зниження біорізноманіття. Охорона біорізноманіття вимагає ретельного моніторингу й основної інформації в кількісному вигляді для кожного рівня організації – від регіонального до глобального [330].

Визначення біорізноманіття, що було б одночасно простим, вичерпним й операційним, знайти малоімовірно [298]. Відомі наступні визначення:

«Біологічне розмаїття є мінливість і здатність змінюватися серед живих організмів і екологічних комплексів, у яких вони зустрічаються. Розмаїття може бути визначене як кількість різних об'єктів і їх відносна частота зустрічальності. Для біологічного розмаїття ці об'єкти організовані на багатьох рівнях, які змінюються від цілих екосистем до хімічних структур, що є молекулярним базисом ієрархії. Таким чином, термін охоплює різні екосистеми, види, гени і їхню відносну чисельність».

U.S. Congress Office of Technology Assessment, "Technologies to Maintain Biological Diversity," 1987.

«Природне розмаїття синонімічне біологічному розмаїттю... Природне розмаїття має кілька тлумачень. Вони включають: 1) кількість різних видів і особин у місцеперебуванні або географічному регіоні; 2) безліч різних місцеперебувань у межах регіону; 3) безліч взаємодій, що виникають між різними видами в

місцеперебуванні; 4) розмах генетичної мінливості серед індивідуумів у межах виду».

Jones and Stokes Associates' "Sliding Toward Extinction: The State of California's Natural Heritage," 1987.

«Біорізноманіття – це сукупність генів, видів і екосистем у регіоні. Біорізноманіття може бути розділене на три ієрархічні категорії – гени, види та екосистеми, які описують досить різні аспекти живих систем і які вчені вимірюють різними способами.

Генетичне розмаїття належить до мінливості генів у межах виду. Воно покриває різні популяції одного виду або генетичну мінливість у межах популяції.

Видове розмаїття належить до безлічі видів у межах регіону. Таке розмаїття може бути виміряне різними способами, однак дотепер не встановлено жодного кращого методу. Кількість видів у регіоні – його видове «багатство» – це міра, що часто використовується. Однак більш точною мірою є «таксономічне розмаїття», що враховує відносини видів поміж собою.

Екосистемне розмаїття важче піддається вимірюванню, ніж генетичне і видове розмаїття, тому що межі угруповань, асоціацій видів і екосистем є ілюзорними. Проте, якщо встановлені однозначні критерії для визначення угруповань і екосистем, їх кількість і розподіл можуть бути виміряні...»

World Resources Institute, World Conservation Union, and United Nations Environment Programme, "Global Biodiversity Strategy," 1992.

Виділяються три види розмаїття: альфа, бета і гамма [397].

Альфа-розмаїття відбиває розмаїття у межах визначеного зразка – це розмаїття у межах місцеперебування. Якщо за міру розмаїття прийняти кількість видів, то альфа-розмаїттям буде кількість видів, виявлена в межах однорідного місцеперебування. Розмір місцеперебування впливає на кількість видів у ньому через відношення кількості видів до площі. Альфа-розмаїття є дрібно-масштабною мірою розмаїття в тому розумінні, що є мірою розмаїття дрібного за площею однорідного місцеперебування. Крім того, альфа-розмаїття є чутливим до визначення меж місцеперебування.

Бета-розмаїття відбиває розмаїття, пов'язане зі зміною складу зразка уздовж градієнта умов навколишнього середовища – це

розмаїття, що виникає між місцеперебуваннями. Бета-розмаїття відповідає обороту видів у гетерогенних регіонах. Бета-розмаїття важко виміряти, але його можна оцінити, якщо поділити гамма-розмаїття на альфа-розмаїття. Коли однакові види зустрічаються в різних місцеперебуваннях регіону, то гамма- й альфа-розмаїття рівні і тому бета-розмаїття дорівнює одиниці. Бета-розмаїття є мірою обороту видів при переміщенні з одного місцеперебування до іншого. Воно демонструє гетерогенність типів місцеперебувань.

Гамма-розмаїття відбиває розбіжності поміж зразками під час їх об'єднання в один зразок. Гамма-розмаїття є мірою ландшафтного розмаїття. Якщо за міру розмаїття прийняти кількість видів, то гамма-розмаїття – це кількість видів, що живе в гетерогенному регіоні, або кількість видів, виявлених в усіх місцеперебуваннях у межах географічної території.

У цілому, екологи часто ігнорують бета-розмаїття, тому що воно часто відбиває спосіб збору зразків, а не власне особливості структури угруповання.

Кількісна оцінка розмаїття є дуже важливим завданням для з'ясування питання, як біорізноманіття впливає на функціонування екосистем, як поліпшує добробут людини і як ця функція може бути втрачена протягом поточного часу. Екологи традиційно застосовують різні концепції для кількісної оцінки розмаїття, що знаходять своє відображення у видовому багатстві, ентропії Шеннона–Вінера, індексі Сімпсона [15; 263; 312; 324]. Останнім часом економісти додали в цей список індекси (біо)розмаїття, що ґрунтуються на парній подібності–розбіжності між видами [190; 358; 393], або в загальному випадку на основі зважених властивостей видів [296].

В екологічній практиці застосовується широке коло індексів розмаїття, але кожен з них має свої обмеження. Ці індекси значною мірою відбивають кількість видів в угрупованні і пропорцію чисельності особин кожного виду в екосистемі. Широка варіабельність таксономічних і морфологічних властивостей угруповань живих організмів, їх просторова неоднорідність створюють труднощі для точної оцінки біорізноманіття. Необхідно приділяти особливу увагу таксономічним розбіжностям між видами. Був запропонований спосіб інтеграції розмаїття на рівні виду і роду в індексі Шеннона–Вінера [312]. Однак цей індекс все ж таки не

відбиває інформації, що міститься в структурі екосистеми, у таких її аспектах як таксономічний спектр, спектр життєвих форм, функціональні властивості тощо. Індекс, що ґрунтується на негативній ентропії Шеннона, не може охопити інформацію, що міститься в структурі [151].

Глобальне біорізноманіття включає розмаїття на всіх організаційних рівнях від генетичного розмаїття до розмаїття екосистем і ландшафтів [159]. Ієрархія розмаїття складається з генетичного, популяційно-видового, екосистемного і регіонально-ландшафтного рівнів [198; 204]. Будь-які зміни в більш високому рівні екологічної організації, такі як ландшафт або екосистема, також включатимуть більш низькі рівні, такі як рівень видового або генетичного розмаїття [120; 298]. Були відокремлені властивості біорізноманіття, що можуть бути оцінені на кожному рівні екологічної організації [320]. Наприклад, на ландшафтному рівні – це розподіл і пропорція типів місцеперебувань; на екосистемному – це видове багатство, вирівняність, видове розмаїття, склад функціональних груп; на видовому – це чисельність, щільність і біомаса кожної популяції; на генетичному рівні – це мінливість індивідуальних організмів у межах популяції. Обговорювалися різні підходи для відображення в кількісному вигляді, інтерпретації і моніторингу біорізноманіття на всіх цих рівнях організації [187].

Для вивчення розмаїття необхідно визначити концепцію біорізноманіття. Неможливо визначити, як біорізноманіття розподілене або як швидко воно зникає, доти, поки не буде виділена одиниця біорізноманіття [319]. Однак будь-яка спроба виміряти біорізноманіття викликає ту проблему, що багатомірність розмаїття не можна редукувати до окремої одиниці. Вважається, що біорізноманіття регіону може бути краще представлене, якщо до опису будуть включені фактори зовнішнього середовища (опаді, температура, довгота і широта), таксономічна мінливість і мінливість життєвих форм. Неможливо охопити всі аспекти екосистеми в одному індексі, тому вектор властивостей екосистеми є найефективнішим способом опису різних аспектів розмаїття екосистеми [187].

Повна інформація про розмаїття екологічного угруповання присутня тільки в повному описі системи в термінах кількості

видів в угрупованні, їх чисельності і властивостей. Таким чином, повний опис розмаїття угруповання являє собою складний багатомірний масив даних. Для порівняння двох систем, або опису еволюції системи в часі, що необхідно для вирішення ряду теоретичних і практичних питань, необхідне відображення всієї інформації про розмаїття угруповання у вигляді деяких чисел, що просто обраховуються і просто інтерпретуються. Таким чином, виникає завдання зниження розмірності простору, у якому відбувається описання системи. Цей процес пов'язаний із втратою певної частини інформації про систему, однак більш істотною є простота застосування отриманих чисел. Ці числа звичайно називаються «мірою розмаїття» або «індексом розмаїття». Через те, що існує велика кількість способів обчислення таких індексів на підставі множинної і комплексної інформації про досліджувану систему, дуже важливо точно розуміти, який саме аспект інформації знаходить своє відображення при обчисленні індексу, а який аспект випущений з розгляду. Істотним моментом є визначення цілей, для яких індекс обчислюється.

Найпростішою мірою розмаїття системи є загальна кількість видів, що входять у систему. Часто цей показник має назву **видове багатство**. Видове багатство широко використовується як міра видового розмаїття. Одним з прикладів цього є тривале обговорення питання, чи є більш різноманітна екосистема більш стабільною і продуктивною порівняно з менш різноманітною екосистемою [183; 246; 252; 259; 275; 277; 300]. Іншим прикладом є так зване відношення вид–площа, що є важливим для вирішення проблем охорони зникаючих видів, також це відношення є теоретично єдиним для оцінки числа видів, що зникають внаслідок великомасштабної деструкції місцеперебувань [191; 234; 260; 396; 276; 328].

Важливим моментом в оцінці розмаїття є інкорпорація функціональної ролі видів у міру видового розмаїття шляхом формулювання індексів, у яких внесок кожного виду співвідноситься з відносним достатком в екосистемі [132]. Інтуїтивно ясно, що рідкісні види роблять менший внесок у розмаїття, ніж звичайні. Однак теоретично існує нескінченна безліч способів, за допомогою яких інформація про гетерогенність розподілу відносної кількості може бути використана для обчислення індексу

ефективного числа видів. Загалом, цей індекс має володіти двома властивостями. Його чисельне значення має бути меншим або дорівнювати видовому багатству. Цей індекс повинен зменшуватися зі зростанням гетерогенності відносної кількості видів. Домінування декількох видів має знижувати індекс ефективного числа видів від його максимального значення, яке дорівнює числу видів. Тільки при максимальній гомогенності розподілу чисельності видів, тобто коли чисельності усіх видів рівні, індекс має дорівнювати числу видів.

Індекси, що використовуються найчастіше, засновані на видовому багатстві і відносній кількості видів – це індекс Сімпсона, ентропія Шеннона–Вінера й індекс Бергера–Паркера [263; 312; 313]. Як було зазначено Хіллом [208], ці індекси можуть розглядатися як особливі випадки більш загальної формальної міри ефективного числа видів, що була введена в теорію інформації Рені [322]:

$$v_a(n, p) = \left(\sum_{i=1}^n p_i^a \right)^{\frac{1}{1-a}},$$

де $v_a(n, p)$ – функція розмаїття від n – кількість видів, p – частка кожного виду від сумарної чисельності угруповання, $a \geq 0$. Рені показав, що $H_a = \ln v_a(n, p)$ задовольняє усім властивостям генералізованої ентропії, тому називається ентропією порядку a розподілу ймовірностей p . Для цілей характеристики екосистеми в термінах ефективного числа видів зручніше розглядати безпосередньо $v_a(n, p) = \exp H_a$.

Для різних $a \geq 0$ можна з вищенаведеного рівняння одержати різні добре відомі індекси розмаїття як особливі випадки генералізованої ентропії. Сукупність індексів розмаїття для різних $a \geq 0$ складає профіль розмаїття Хілла. Очевидно, $v_0(n, p) = n$. Це свідчить про те, що ентропія розподілу нульового порядку дорівнює просто числу видів. Цей індекс обчислюється без врахування відносної чисельності видів. В міру наближення параметра a до нескінченності, $v_a(n, p)$ прагне до $1/p_1$ – зворотної відносної чисельності найбільш звичайного виду. Цей індекс $v_\infty(n, p)$ також відомий як індекс Бергера–Паркера [141; 275]. Він може бути інтерпретований таким чином, що дає еквівалент

кількості однаково численних видів, з тією ж відносною чисельністю, що і найбільш численний вид в угрупованні. Або інакше, індекс вказує, яку кількість видів могло б вміщувати угруповання, якби частка кожного з його видів дорівнювала частці домінантного виду. Зрозуміло, що індекс Бергера–Паркера приділяє увагу відносній чисельності тільки найбільш звичайного виду, зневажаючи всіма іншими.

Загалом, для $0 < a < +\infty$ генералізована ентропія знаходить своє відображення в індексах ефективного числа видів, що беруть до уваги як видове багатство n , так і гетерогенність розподілу відносної кількості p . Індекси $v_a(n, p)$ розрізняються тим, наскільки вони включають або виключають відносно рідкісні види. Чим менший параметр a , тим більш рідкісні види включаються в міру ефективного числа видів. Випадок n_0 є екстремальним, при якому враховуються усі види однаково. Чим більший параметр a , тим більше уваги приділяється більш звичайним видам в угрупованні, при $v_\infty(n, p)$ ми маємо також екстремальний випадок, коли до уваги приймається тільки один найбільш звичайний вид.

Для $a=1$ і $a=2$ ми одержуємо два індекси розмаїття, що найширше застосовуються в екології, окрім видового багатства – індекси Шеннона–Вінера і Сімпсона [15; 324]. Обидва індекси беруть до уваги видове багатство і чисельність видів для обчислення ефективного числа видів. Індекс Сімпсона має вигляд:

$$v_2(n, p) = \frac{1}{\sum_{i=1}^n p_i^2}.$$

Цей індекс був запропонований Сімпсоном у 1949 р. [354] на основі ідеї про те, що імовірність одночасної випадкової зустрічі двох особин одного виду в невизначено великому угрупованні дорівнює p^2 . Зворотна величина цього виразу являє собою індекс розмаїття. Внесок рідкісних видів в індекс Сімпсона менший, ніж більш чисельних видів, що і потрібно для міри ефективного числа видів. Для будь-якого розподілу чисельності видів індекс Сімпсона зростає при збільшенні видового багатства. Він досягає свого максимального значення, коли чисельність усіх видів в

угрупованні однакова. У цьому випадку індекс Сімпсона дорівнює видовому багатству. При нерівній чисельності видів індекс менший видового багатства. Індекс приймає найменше значення, коли домінує один вид, а інші мають зневажливо малу чисельність. Індекс Сімпсона крім своїх математичних властивостей, що задовольняють інтуїтивним уявленням про розмаїття, володіє ще двома важливими перевагами. Важливо, що він відносно легко може бути розрахований. Крім того, у його інтерпретації є фізичний сенс, що також важливо для відображення явищ у природі – він заснований на мірі імовірності зустрічі особин різних видів в угрупованні, що є досить наочною подією. Це додає ваги цьому індексові при розгляді екосистем в аспекті функціональних відносин, тобто заснованих на відносинах хижак–жертва, паразит–хазяїн тощо.

$$v_1(n, p) = e^H; \quad H = -\sum_{i=1}^n p_i * \ln p_i,$$

Індекс Шеннона–Вінера обчислюється за формулами:

де H – добре відоме з теорії інформації як вираження ентропії Шеннона–Вінера [350; 401]. Це вираження було незалежно запропоноване Клодом Шенноном і Норбертом Вінером. Іноді на нього посилаються як на ентропію Шеннона–Вінера, бо воно було популяризоване Шенноном і Вінером [351]. Значення $v_1(n, p)$ може бути інтерпретоване як ефективна кількість видів, що дає кількість однаково численних видів, що може відтворити значення H , обчислене для зразка [398]. Властивості індексу Шеннона–Вінера якісно подібні до властивостей індексу Сімпсона. Як і у випадку з індексом Сімпсона, більше значення індексу Шеннона являє собою більш ефективну кількість видів у сенсі комбінації більш високого видового багатства і більш однорідного розподілу відносної кількості. Індекс Шеннона–Вінера надає перевагу більш численним видам, ніж рідкісним. Тому що він є логарифмічною мірою, він більш чутливий до малих розбіжностей відносної кількості рідкісних видів, ніж індекс Сімпсона. З іншого боку, він менш чутливий до малих розбіжностей відносної кількості більш звичайних видів. Індекс Шеннона–Вінера не має однозначної інтерпретації в екологічному аспекті. Однак він є популярною мірою гетерогенності й ефективного числа видів. Це багато в чому зобов'язане логіці його розвитку в статистичній фізиці і теорії

інформації [130]. З усіх можливих мір генералізованої ентропії при $0 < a < +\infty$ тільки ентропія Шеннона–Вінера ($a=1$) дозволяє аналізувати гетерогенність системи на різних ієрархічних рівнях. Ентропія на різних рівнях може бути розкладена на основі властивості адитивності ентропії Шеннона–Вінера.

Статистики, що застосовуються для характеристики форми розподілу видів (вирівняність), також ґрунтуються на генералізованій ентропії. Справді, ці міри звичайно розраховуються як відношення між різними порядками функції ентропії [208; 238]. Найбільш звичайна статистика цього типу – це вирівняність Шеннона, яка виражається у вигляді:

$$E = \frac{H_1}{H_0},$$

де H_1 – ентропія першого порядку, H_0 – ентропія нульового порядку, або максимальне значення ентропії першого порядку. Ентропії нульового і першого порядків дуже чутливі до кількості й чисельності рідкісних видів. Альтернативна статистика вирівняності обчислюється між ентропіями більш високого порядку. Відношення $v_2(n, p)$ і $v_1(n, p)$ часто називається «відношенням розмаїття» і являє приклад такого підходу:

$$E_{21} = \frac{v_2(n, p) - 1}{v_1(n, p) - 1}.$$

Видове багатство є найбільш фундаментальним і однозначним поняттям з усіх мір розмаїття [208], однак цей показник дуже чутливий до розміру вибірки [168; 208; 238]. Аналогічно, індекс Шеннона також дуже чутливий до розміру вибірки. У розрахунку вирівняності за індексом Шеннона бере участь видове багатство, тому валідність цього індексу також іноді викликає сумнів [168]. У ряді досліджень було виявлено, що видове багатство, індекс Шеннона та індекс вирівняності Пілоу сильно корельовані [366], що ставить під сумнів практичну цінність ентропійних мір розмаїття низького порядку [356]. Навпаки, цілий ряд авторів визначили міри розмаїття на основі генералізованої ентропії більш високих порядків, індекс Сімпсона в тому числі, як більш придатні для практичного застосування [221].

Інтерпретація профілів розмаїття може відбивати важливі екологічні процеси [381].

У ряді досліджень було показано, що кількість видів у межах локальних угруповань може впливати на функціонування екосистем. Це стосується продуктивності та стабільності екосистем [234]. Завдяки великій кількості експериментів, проведених у польових умовах, було встановлено, що більш високе розмаїття видів позитивно впливає на функціонування екосистем [163; 252; 345]. Ці дослідження використовувалися як аргумент на підтримку збереження видового розмаїття [207; 345]. Однак в інших дослідженнях був виявлений нейтральний, або навіть негативний, результат [222; 345]. Таким чином, хоч у цілому існує вплив розмаїття на функціонування екосистеми, форма цього впливу не завжди може бути передбачувана і не зрозуміло, чому ця мінливість зустрічається в проведених дослідженнях [146].

Функціональні наслідки біорізноманіття визначаються такими факторами, як трофічна складність угруповання [320], часовий масштаб [308] і просторовий масштаб [251; 389]. В останні роки все більше уваги приділяється питанню, чому розмаїття відіграє важливу роль у функціонуванні екосистем та який компонент біорізноманіття є функціонально значущим [171; 213]? У даний час ця увага [291] сконцентрована на концепції функціонального розмаїття, яке Тільман [373] визначив як «компонент біорізноманіття, що впливає на те, як екосистема діє і функціонує». Теорія передбачає, що зростання функціонального розмаїття буде підвищувати функціонування екосистеми завдяки більшій компліментарності використання ресурсів видами локального угруповання [212; 307]. Така теорія близько співвідноситься з моделлю ніші, відповідно до якої розподіл простору ніш дозволяє співіснувати різним видам через відсутність конкуренції за подібні ресурси [261].

Експериментальні маніпуляції над біорізноманіттям являють собою метод, що використовується для оцінки різних мір функціонального розмаїття шляхом порівняння того, як ці міри пояснюють мінливість функціонування екосистем. У цих експериментах звичайно маніпулюють одним або декількома видами і кількістю видів у функціональних групах [207; 376]. Як правило, видове багатство має низьку пояснювальну здатність, можливо тому, що воно ігнорує схожість або розбіжність у функціональних особливостях видів [213]. Справді, при використанні

як міри функціонального розмаїття видове багатство припускає, що усі види однаково різні (впровадження будь-якого виду в угруповання збільшує функціональне розмаїття на одну одиницю), і що внесок кожного виду у функціональне розмаїття не залежить від видового багатства [309].

Чисельність функціональних груп (Functional group richness – FGR) як міра функціонального розмаїття також має обмеження. Цей показник надійний на тому рівні узагальнення, де міжвидові розбіжності є функціонально значущими [353; 384]. Він припускає, що види в межах функціональних груп є функціонально ідентичними [242]. Вважається, що усі пари видів, що були відібрані з різних функціональних груп, є однаковим чином різними.

Окрім кількості функціональних груп (FGR) мірами функціонального розмаїття були запропоновані такі індекси, як функціональне розмаїття властивостей (Functional attribute diversity – FAD) [388] і функціональне розмаїття (Functional diversity – FD) [208]. В основі обох цих мір лежить простір властивостей видів. FAD визначається як сума відстаней між видами в просторі властивостей [388]. FD визначається як загальна довжина галузей на функціональній дендрограмі, що є результатом кластеризації в просторі властивостей [308].

Найбільш істотними емпіричними дослідженнями, що мають відношення до вивчення питання взаємозв'язку розмаїття і функціонування екосистем, є серія експериментальних маніпуляцій із розмаїттям у трав'янистих угрупованнях [378] і водних мікробіальних мікрокосмах [309]. У цих дослідженнях тестується, як змінюється уздовж градієнта видового багатства біомаса екосистеми або метаболічний рівень. Деякі подібні експерименти виявили істотну позитивну кореляцію між видовим багатством і акумуляцією рослинної біомаси [309; 378].

В оглядах, присвячених експериментальним планам по вивченню розмаїття і функціонування екосистем, істотна увага приділяється ролі конкуренції, фасилізації, організації відбору проб, але дуже мало висвітлюється питання трофічних взаємодій [208; 342]. За рідкісним винятком [210], трофічні взаємини не були включені в концепцію взаємозв'язку функціонування–розмаїття екосистем у систематичному вигляді [178]. Ця ситуація

контрастує із широко відомими фактами впливу консументів на екологічну структуру і функціонування великої кількості екосистем. Існує відносно очевидний, істотний і важливий тип зміни розмаїття, що впливає на функціонування екосистеми. Це непропорційно значне зникнення в умовах антропогенного впливу великих консументів, і, як наслідок, зміна в трофічній структурі. Таке явище називається «трофічна асиметрія» [178].

Наслідки зникнення видів з угруповань живих організмів під впливом антропогенного фактора не є випадковими і залежать від властивостей організмів. Загальні принципи популяційної біології та емпіричні спостереження підтверджують той факт, що ризик зникнення як рослин, так і тварин залежить від рідкості видів, малих розмірів популяції, малої географічної довжини ареалу, малої швидкості зростання популяції і спеціалізації екологічних місцеперебувань [243]. Крупніші тварини першими реагують на антропогенний вплив, і ця реакція має явно виражені функціональні наслідки для екосистеми в цілому [178].

Функціональні аспекти розмаїття тваринного населення в умовах степової зони України активно вивчаються працівниками Дніпропетровського національного університету [16; 72–77].

Таким чином, функціональний аспект вивчення біологічного розмаїття є актуальним напрямком сучасних досліджень. Виявлення механізмів впливу розмаїття на функціонування екосистем зосереджене на постановці експериментів, у яких штучно змінюються параметри розмаїття однієї частини екологічної системи (найчастіше, автотрофного блоку) і відслідковуються відповідні реакції іншої частини системи (гетеротрофний блок). Як міра функціонування екосистеми розглядаються такі емерджентні властивості системи як рівень накопичення речовини в біомасі або біологічній продукції. Як міру розмаїття екологічної системи часто використовують один або кілька індексів, без виявлення пріоритетного значення кожного з них. Робіт, де застосовується спектр індексів, що вже сам є впорядкованою системою, дуже мало. У роботах екоотоксикологічної спрямованості часто вивчається вплив токсикантів на організменому рівні зі спробою проєкції отриманих результатів на екосистемний рівень організації. Проблема оцінки функціональної ролі розмаїття в умовах забруднення середовища перебуває на перших етапах розробки.

1.2. РОЗВИТОК ҐРУНТОВОЇ ЗООЛОГІЇ У ДНІПРОПЕТРОВСЬКОМУ УНІВЕРСИТЕТІ

Розвиток ґрунтової зоології в Дніпропетровському університеті за останні шістьдесят років безпосередньо пов'язаний із діяльністю Комплексної експедиції ДНУ по вивченню лісів степової зони України.

Початок роботи експедиції співпав із виходом у світ роботи М. С. Гілярова «Особливості ґрунту як середовища існування та його значення в еволюції комах» [28] – теоретичного фундаменту ґрунтової зоології.

Ґрунтово-зоологічний загін – одна зі складових частин експедиції. Ідея комплексності та системності досліджень була й залишається основною при вивченні тваринного населення ґрунтів регіону. Протягом діяльності експедиції характер і напрям робіт із ґрунтової зоології змінювався відповідно до тенденцій у науці та завдань, що стояли перед дослідниками в галузі розвитку створеного О. Л. Бельгардом нового наукового напрямку – степового лісознавства. Відповідно до цього період розвитку ґрунтової зоології в Дніпропетровському університеті може бути розбитий на наступні етапи.

Перший етап у розвитку ґрунтово-зоологічних досліджень пов'язаний з ім'ям А. Г. Топчієва. Протягом 50–60 років основні зусилля були спрямовані на вивчення фауни ґрунтів природних і штучних лісових насаджень степової зони України і Молдавії. Були виявлені тенденції зміни фауністичного складу комплексів ґрунтової мезофауни залежно від типологічних особливостей лісової рослинності. Починаючи з 1949 року були проведені збори ґрунтових безхребетних у Комісарівському, Грушеватському, Велико-Михайлівському, Старо-Бердянському, Алтагирському, Велико-Анадольському, Березовському, Петровському і Рацинському лісових масивах. Про масштаби досліджень свідчить той факт, що з 1949 по 1956 рік зібрано близько 8000 ґрунтово-зоологічних проб розміром 1x1 м². Було встановлено, що в дубових і ясеневих насадженнях з підвищеним світловим станом на сухуватих позиціях без чагарникового підліску безхребетних тварин у підстилці і ґрунті набагато менше, ніж у такому ж насадженні, але при нормальному світловому стані. У ґрунтах більш важкого

механічного складу розмаїтість мезофауни вища, ніж у піщаних і супіщаних ґрунтах. Особливу увагу в цей період було приділено вивченню розподілу шкідників лісового господарства. Як місця концентрації шкідників виявлені ділянки, що контактують із просіками, узліссями, галявинами, прогалинами і зрідженими ділянками насаджень [100–103].

Новий напрямок ґрунтово-зоологічним роботам було надано в зв'язку з розробкою М.С. Гіляровим зоологічного методу діагностики ґрунтів [26]. Найяскравіше цей метод себе виявив для вирішення спірних питань діагностики ґрунтів. До такого роду ґрунтів із проблемним діагнозом відносять чорноземи лісові, котрі формуються під пологом лісової рослинності в байраках і на схилах правих берегів рік у степовій зоні. Правильна діагностика цих ґрунтових утворень могла бути проведена тільки після вирішення проблеми про підзолювальний вплив лісової рослинності на ґрунти. За допомогою класичних методів ґрунтознавства А. П. Травлєєв показав, що в умовах степової зони ліс не тільки не здійснює підзолювального впливу на ґрунт, а навпаки, викликає формування ґрунтів з поліпшеними агрономічними властивостями і лісорослинним ефектом, що діагностуються як чорноземи лісові [104]. Дані, отримані учасниками ґрунтово-зоологічного заgonу й інших підрозділів експедиції, дозволили підтвердити цей результат на основі ґрунтово-зоологічного методу діагностики. Свідчення правильності цих теоретичних положень і практичних результатів полягають у тому, що вони отримані при вивченні різних розмірних груп ґрунтових тварин. Це нанофауна [176–179], нанофауна і мікрофауна [106], мезофауна [81–90]. Можливість застосування спектрів життєвих форм тварин для індикації ґрунтових умов і діагностики ґрунтів показана О. Л. Бельгардом і А. П. Травлєєвим [9].

У зв'язку з утворенням Присамарського біосферного стаціонару ґрунтово-зоологічні роботи з кінця 60-х років набули нового напрямку. Найважливішим заданням стало вивчення біогеоценологічного профілю, у межах якого наведені основні типи лісів і ґрунтів степового Придніпров'я. Багаторічний моніторинг різних компонентів біогеоценозів, у тому числі і ґрунтової фауни, дозволив зібрати великий матеріал про стабільність і динаміку різних процесів, що визначають структуру, функції і стійкість екосис-

тем. Такий підхід дозволив розпочати розробку визначення функціональної ролі зооценозу у формуванні механізмів стійкості і специфіки екосистем.

У даний період досліджень був установлений взаємозв'язок структурних характеристик тваринного населення і деяких властивостей ґрунту. Показано, що на зміну біомаси ґрунтової мезофауни впливає вміст гумусу і рН ґрунтового розчину [82]. Вивчено значення показників біомаси ґрунтової мезофауни для індикації стійкості й оптимальності біологічного кругообігу в лісових біогеоценозах [87].

Розпочато великі дослідження впливу хребетних тварин на властивості ґрунту і хід ґрунтовірного процесу. Вивчено вплив рийної діяльності крота на зміну фізичних, хімічних і біоценотичних властивостей ґрунту. Показано, що кроти сприяють значному поліпшенню фізичних властивостей ґрунтів, переміщенню хімічних елементів у верхні горизонти ґрунтів, проникненню родючого шару в нижні горизонти, зменшенню розвитку ряду небезпечних шкідників і збільшенню кількості ґрунтових сапрофагів і корисних тварин [16]. Через те, що діяльність рийних комахоїдних ссавців виступає важливим фактором, що перетворює середовище, в лісовому біогеоценозі вивчалася залежність розподілу ґрунтових комахоїдних від типологічних особливостей лісів степової зони. У результаті цих досліджень стало ясно, що формування видового складу і чисельності ґрунтових комахоїдних залежить від сукупності факторів, що визначають типологічні особливості степового лісу. Основними з них є тип лісорослинних умов, світлова структура насаджень і характер лісової підстилки [16].

Вивчено взаємозв'язок активності хребетних тварин і структури тваринного населення ґрунтів. Так, діяльність сліпака істотно впливає на видовий склад, щільність і біомасу ґрунтових тварин. Значним чином поліпшуються екологічні умови для заселення ділянок корисними групами тварин і поліпшується в біогеоценотичному відношенні функціональний склад тварин [16].

Особливу увагу дослідників привернула найцікавіша група ґрунтових паразитичних нематод – мерметиди. За активною участю відомого фахівця в галузі ґрунтової зоології Олексія Федосійовича Пилипенка було вивчено видовий склад цих тварин у ґрунтах степової зони України, отримані дані про характеристики

кількості цієї групи тварин і їх ролі в регулюванні чисельності членистоногих, особливо шкідників лісового господарства [110].

У вісімдесяті роки для вивчення тваринного населення залучаються точні аналітичні методи, що дозволили встановити вміст ряду хімічних елементів в організмах ґрунтових тварин і роль педобіонтів у міграції цих речовин у біогеоценозі. Показано, що концентрація мікроелементів у тканинах дощових черв'яків обумовлена морфоекологічними особливостями окремих видів, з одного боку, і концентрацією мікроелементів у їжі – з іншого. Межі концентрації елементів визначаються їхніми функціональними особливостями в організмі тварин і залежать від ступеня адаптації певного виду до різних концентрацій хімічних речовин [90]. Оцінено роль двопарноногих багатоніжок у міграції мікроелементів у системі підстилка – ґрунт [88].

У зв'язку з проведенням робіт Комплексною експедицією з розробки наукових основ рекультивації земель, порушених гірничодобувною промисловістю, були виявлені тенденції формування комплексів ґрунтових безхребетних на експериментальних ділянках лісової рекультивації і зміни тваринного населення ґрунтів при інтенсивному антропогенному впливі.

Еколого-фізіологічні дослідження дозволили визначити деякі адаптивні механізми ґрунтових тварин, спрямовані для пристосування для існування в природних і антропогено-деструктивних місцеперебуваннях. Вивчається можливість використання педобіонтів для індикації трансформації екосистем промислової Наддніпряни.

На рубежі 80 і 90-х років відбулися значні соціально-політичні зміни в нашому суспільстві, що безпосередньо вплинуло на хід наукового процесу. Ці зміни мали неоднозначний характер. З одного боку, розірвалися чи послабилися багаторічні наукові зв'язки між фахівцями Радянського Союзу. Крім того, знизилось матеріальне забезпечення наукових розробок. Як результат, різко знижений обсяг досліджень, що вимагають певних матеріальних витрат, реактивів і устаткування. Це змусило поглибити традиційні еколого-фауністичні дослідження. Такій тенденції значною мірою сприяло активне впровадження в дослідницький процес комп'ютерного устаткування і сучасних технологій обробки інформації. Відбулося встановлення контакту з ученими багатьох

країн світу, а не тільки з країн соціалізму, як це було колись. Знайомство показало, що, незважаючи на низьку матеріальну забезпеченість наукових досліджень у нашій країні, значний науковий потенціал і традиції дозволяють із упевненістю дивитися в майбутнє.

Докучаєвське ґрунтознавство складає теоретичну базу раціонального використання, охорони і рекультивації земельних ресурсів. У цьому зв'язку особливої актуальності набувають питання генетичної класифікації і діагностики ґрунтів. Зоологічний метод є одним з найважливіших і перспективних напрямків діагностики [26]. Еколого-генетичний взаємозв'язок тваринного населення та ґрунтового покриву лежить в основі діагностичної значимості різних характеристик комплексів ґрунтових безхребетних. Важливим аспектом удосконалювання зоологічного методу є застосування і розвиток біоморфічного підходу для пізнання лісових біогеоценозів у степу, запропонованого О. Л. Бельгардом [9] і М. П. Акімовим [1; 2]. Вивчення тваринного населення ґрунтів дає великий матеріал, що відбиває різні сторони структурної і функціональної організації комплексів мезофауни. Їх аналіз та інтерпретація з метою виявлення найбільш інформативних показників для діагностики ґрунтів вимагають застосування різноманітних методів багатомірної статистики і використання обчислювальної техніки. Зоологічний метод діагностики ґрунтів перебуває в руслі неодокучаєвської парадигми в ґрунтознавстві [25; 50] і служить для розкриття процесійного блоку генезису ґрунтів [39].

Педобіонти є дуже динамічним структурним елементом едафотопу. Для з'ясування значення синекологічних характеристик тваринного населення з метою діагностики різних таксономічних категорій ґрунтового покриву необхідно вичленувати складову динаміки, що визначається факторами, які впливають на генезис і властивості ґрунтів. Динамічність мезофауни і чутливість до найменших флуктуацій середовища дозволяє виявляти зміни ґрунтоутворювальних процесів на ранніх стадіях розвитку, коли класичними методами діагностики виявити ці тенденції ще не можна. Ця особливість дуже важлива при індикації і діагностиці ґрунту та ґрунтових субстратів в умовах антропогенного впливу. У таких ситуаціях швидка діагностика повинна супроводжуватися

точністю. Розробка способів оцінки стану природних комплексів в умовах глобального характеру впливу людини на біосферу є найважливішим завданням ґрунтової зоології. Вирішення цієї проблеми вимагає комплексного підходу і спільних зусиль різних наукових напрямків і дисциплін [44; 46].

Характер динаміки угруповання в часі багато в чому визначається його екологічною структурою, яку варто розглядати як наслідок пристосування тваринного населення до умов середовища. Безхребетні тварини в умовах екологічного оптимуму виявляють високу стабільність чисельності і біомаси. При відхиленні умов середовища існування від оптимальних варіабельність тваринного населення ґрунтів збільшується.

Отримані матеріали дозволяють дати зоогеографічну характеристику мезофауні різних типів ґрунтів степового Придніпров'я. Фауна ґрунтів чорноземного ряду (звичайних і лісових чорноземів) у зоогеографічному відношенні характеризується рядом специфічних рис, що дозволяють чітко диференціювати цей тип ґрунтів. Середьоземноморські і європейські види складають характерне ядро фауни чорноземних ґрунтів. Лісові чорноземи можна діагностувати по відносно більш високому відсотку середньоєвропейських безхребетних і видів євразійського комплексу. Ґрунти заплавного генетичного ряду діагностуються по перевазі євросибірських і середньоєвропейських видів, на фоні низького відсотка південно- і східноєвропейських безхребетних і представників середньоземноморського комплексу. Для дереноборових ґрунтів асени специфічним є сполучення середньоземноморського і євразійського комплексів при низькій частці європейських видів [47].

Для точної зоологічної діагностики різних типів ґрунтів необхідно спиратися на аналіз комплексів видів. Більшість видів ґрунтових безхребетних не мають чіткої приуроченості до конкретного типу ґрунтів і досить поширені. Для типів ґрунтів специфічними є не окремі види, а їх комбінації, чи плеяди. Такі плеяди видів дозволяють досить точно діагностувати тип ґрунтоутворювального процесу. Подібність тваринного населення окремих ґрунтових типів є результатом взаємопроникнення видів і свідчить про генетичну єдність різних таксономічних категорій ґрунтового покриву.

Представники конкретної таксономічної групи ґрунтових безхребетних звичайно далеко виходять за межі одного типу ґрунтів і широко наведені в ґрунтах різноманітних біотопів. Кількість груп, чітко пов'язаних з одним типом ґрунтів, дуже мала. Це переважно мешканці зонального типу ґрунтів звичайного чорнозему. Основні розходження ґрунтових типів полягають не в якісній своєрідності групового складу, а в кількісних співвідношеннях. Ця обставина дає основу для математичного порівняння і виділення важливих для діагностики показників методами багатомірної статистики.

Аналіз співвідношення ценоморф і гігоморф розкриває важливі аспекти пристосування співтовариств ґрунтових безхребетних до умов існування. Трофічна структура ґрунтових безхребетних свідчить про пристосування комплексів тварин до конкретних умов і трофічних ресурсів. Цей аспект екологічної структури розкриває роль безхребетних у трансформації органічної речовини в ґрунтовому профілі і спрямованість основних потоків речовин. У цьому зв'язку діагностичне значення спектрів трофоморф і топоморф дуже велике. Кожному ґрунтовому типу можна поставити у відповідність певне співвідношення трофічних і топічних угруповань тварин, що на високому рівні вірогідності відрізняє кожен ґрунтову таксономічну категорію.

Багатомірний факторний аналіз дозволяє виділити основні діагностичні групи характеристик тваринного населення, установити їхню якісну і кількісну значимість для діагностики ґрунтів. Із систематичних груп ґрунтових безхребетних високу діагностичну значимість мають ті, мінливість яких визначається мінімальною кількістю факторів. До числа таких показників можна віднести сумарну чисельність, біомасу, кількість деяких трофоморф і топоморф, чисельність олігохет, молюсків, пластинчастовусих тощо. Інші параметри можуть розглядатися як додаткові і використовуватися для інтерпретації виділених факторів і уточнення діагностики.

Показники чисельності мезофауни ґрунтів ділянки лісової рекультивациі близькі до таких тваринного населення лісополіпшених і лісових чорноземів, однак, біомаса безхребетних штучних ґрунтів трохи нижча. Це вказує, з одного боку, на незакінчений процес формування тваринного населення насипних

едафотопів, а з іншого – на сприятливу тенденцію цього процесу. Під останнім розуміється формування стійкого ценозу, здатного існувати самостійно тривалий час.

Угруповання ґрунтових безхребетних характеризуються високими адаптивними можливостями для існування в умовах забруднення середовища існування відходами хімічного виробництва. Стійкість комплексів мезофауни відбивається в підтриманні ряду синекологічних показників на постійному рівні, близькому до рівня природних угруповань. Ця обставина дозволяє угрупованням ґрунтових безхребетних виконувати свої функції в біогеоценозі навіть при досить високому ступені забруднення навколишнього середовища. Висока варіабельність синекологічних показників і неоднозначна спрямованість змін внаслідок антропогенного впливу значно знижує важливість цих характеристик для ранньої діагностики й оцінки ступеня трансформації біогеоценозів, що протікає внаслідок забруднення навколишнього середовища [67; 89].

Біотестами забруднення навколишнього середовища можуть виступати деякі біохімічні показники дощових черв'яків. Методи багатомірної статистики дозволяють виділити основні фактори-напрямки варіабельності біохімічних ознак.

Були зроблені спроби на прикладі комплексів ґрунтових безхребетних перевірити теоретичні розробки для з'ясування питань про взаємозв'язок розмаїття екологічних систем та їх стійкості. Як результат цих досліджень був зроблений висновок, що зростання видового розмаїття угруповань ґрунтових тварин викликає зниження їх стійкості, тобто природні комплекси можуть існувати у формі ієрархічно структурованих утворень [43; 45].

1.3. ПОЗИТИВНИЙ І НЕГАТИВНИЙ ВПЛИВ ЕКОЛОГІЧНОГО ІНЖИНІРИНГУ: ПОРІВНЯННЯ ПАРАДИГМ

В останні роки як самостійний науковий напрямок в нашій країні активно розвивається функціональна зоологія [74]. Сама ідея важливості функціональних проявів існування живих організмів для формування специфіки навколишнього середовища не нова. Різного рівня узагальнення ми можемо знайти в багатьох

авторів, включаючи античних. Розуміння необхідності синтезу відомостей на основі теоретичних узагальнень виникло як у нас, так і серед вчених інших країн. Однак цей синтез відбувається в руслі дещо відмінних концептуальних напрямків. Розходження не є принциповими, а виникли внаслідок рівнобіжного розвитку процесу вивчення функціонування екосистем.

У лісовій екосистемі дерева виконують різні функції. Безумовно, живі і мертві тканини рослини поїдаються безліччю тварин і мікроорганізмів, дерево конкурує з іншими рослинами за світло, воду і живильні речовини. Однак функцій у дерева набагато більше, ніж забезпечення їжею і безпосереднє конкурування за ресурси [74]. Гілки, кора, коріння, поверхня живого і мертвого листя здатні захищати, давати місце для відпочинку і життя. Маленькі водойми, що утворюються в розвилках гілок дерев, повні різних форм живих організмів. Ґрунтові порожнини, утворені внаслідок зростання коренів, дають місце тваринам для життя і запасу їжі. Листя і гілки створюють тінь, зменшують вплив дощу і вітру, згладжують температурні коливання, збільшують вологість і створюють сприятливі умови для тварин у деревостані і ґрунті під деревом [74]. Ріст коренів сприяє аерації ґрунту, змінює його текстуру і впливає на швидкість інфільтрації. Мертве листя формує лісову підстилку, зменшуючи ерозійний вплив опадів, поліпшує дренаж, стабілізує тепловий і газовий режим, створює бар'єр для насіння, проростків, тварин і мікроорганізмів. Стовбур, гілки і листя можуть, упавши, з'явитися в лісовому струмку і створити дамбу, внаслідок чого утвориться водойма з живими організмами. Корені можуть обвиватися навколо каменів, стабілізуючи субстрат [74].

Безліч інших видів взаємодіють і впливають на довкілля в набагато більших межах, ніж це обмежено трофічними взаємодіями і прямою конкуренцією за ресурси. Різноманітні екологічні ефекти не є тільки трофічними. Багато рослин, тварин і мікроорганізмів призводять до екологічно істотних фізичних змін у своєму оточенні [74]. Дятел або грибок можуть робити отвори в дереві, якими надалі користуються інші види живих організмів [74]. Бобер з дерев робить дамбу, за якою утвориться водойма, у якій житимуть сотні видів. Усі ці ефекти пов'язані зі зміною середовища, що може мати як позитивні, так і негативні наслідки для видів, які жили в

середовищі до зміни або живуть після його зміни. Усі ці дії являють собою прояв діяльності живих організмів, яка перетворює середовище («physical ecosystem engineering») – фізичний інжиніринг екосистем. Визначення організмів, що здійснюють перетворювальний вплив на середовище («Physical ecosystem engineers») може бути наступним: «Організми, що прямо або побічно контролюють доступність ресурсів для інших організмів шляхом впливу на фізичні зміни стану біотичних і абіотичних матеріалів. Діяльність, що перетворює середовище, – це фізична модифікація, підтримка або створення місцеперебувань. Екологічний вплив інжинірингу на інші види виникає внаслідок змін фізичного стану ресурсів, що вони використовують» [74].

Екологічний інжиніринг можна зрозуміти краще, порівнявши його з іншими важливими екологічними процесами. Очевидно, що споживання живого або мертвого листа консументами або деструкторами, або пряме використання абіотичних ресурсів (світло, вода, живильні речовини) організмами не є інжинірингом. Незважаючи на те, що трофічні і конкурентні взаємодії можуть призвести до фізичних змін місцеперебувань, ці зміни не є обов'язковими і неминучими наслідками таких взаємодій, крім того, вони не є обов'язковими для виникнення інжинірингу. Відповідно, погодні явища й екологічний інжиніринг мають загальні риси, однак інжиніринг далеко не завжди є наслідком погодних явищ (наприклад, ріст дерев), і не всі погодні явища є екологічним інжинірингом (наприклад, ураган). Багато хто з «ключових видів» («keystone species») є агентами екологічного інжинірингу (наприклад, бобер), однак деякі інші «ключові види» (наприклад, морська видра) агентами екологічного інжинірингу не є. Деякі види, здатні перетворювати середовище, здійснюють значний вплив на інші види (ставки, що виникають внаслідок діяльності бобрів), у той час як дія інших може бути відносно тривіальною (слід тварини) [74].

Екологічний інжиніринг здійснює зміну середовища в двох напрямках. Автогенний екологічний інжиніринг безпосередньо трансформує середовище поблизу ендегенного процесу (зростання, розвиток), що змінює структуру самого агента інжинірингу, а сам агент залишається частиною середовища, яке змінюється. На противагу, алогенний екологічний інжиніринг змінює середови-

ще шляхом трансформації живої і неживої матерії з одного фізичного стану в інший, і сам агент інжинірингу не є необхідною постійною частиною структури (наприклад, бобер). Як рослини, так і тварини можуть бути агентами як автогенного, так і алогенного інжинірингу. Існує безліч прикладів, коли тварини діють як автогенні агенти (наприклад, корали), а рослини – як алогенні агенти екологічного інжинірингу (ефект пологую рослинного підросту, який не містить великих представників видів-едифікаторів). Древа часто здійснюють змішаний автогенно-алогенний вплив.

Зворотний зв'язок з екологічним інжинірингом виникає тоді, коли зміни середовища проживання у свою чергу впливають на агентів інжинірингу або позитивним, або негативним чином. Однак зворотного ефекту може і не бути. Наприклад, утворення водойм внаслідок перекивання течії струмків гілками дерев може не мати значного позитивного або негативного впливу на саме дерево. Ця дія може вплинути на інші види організмів. Таким чином, сам інжиніринг може впливати на агентів інжинірингу, або не впливати, у той час як трофічні або конкурентні зв'язки завжди впливають на учасників взаємодії.

Екологічний інжиніринг контролює доступність ресурсів для інших видів прямим або непрямим способом. Ресурси, використовувані іншими видами і контрольовані або модульовані при екологічному інжинірингу, можуть бути енергетичними, матеріальними, просторовими, харчовими організмами, або комбінацією цих ресурсів.

На перший погляд може здатися, що екологічний інжиніринг має значний позитивний вплив на багато видів організмів. Насамперед, якщо виникають нові місцеперебування, багато видів організмів одержують можливість для існування. У дійсності вплив екологічного інжинірингу на чисельність видів і їх кількість може змінюватися від незначного впливу до величезного, і не завжди цей вплив є позитивним. У багатьох випадках трансформація місцеперебувань достатня для елімінації ряду видів і того, щоб багато видів стали рідкісними. Тільки деякі види одержують переваги від змін [74].

Розглядаючи ситуацію в масштабах того місця, де екологічний інжиніринг відбувається, можна помітити, що зовсім немає

раціональних передумов для того, щоб із упевненістю припустити, як зміниться видове багатство місцеперебування – збільшиться, зменшиться або залишиться без змін. Завжди складно припускати, який з видів стане більш звичайним або більш рідкісним внаслідок активності впливів, які перетворюють середовище. Результат залежатиме від величини і типу змін, що відбуваються, від ресурсів, що контролюються, від числа видів, які залежать від цих ресурсів і меж, необхідних для підтримки стійкості в новому місцеперебуванні.

З іншого боку, якщо часовий і просторовий масштаби включають проміжки більші, ніж час і місце, що охоплюють процес екологічного інжинірингу, то виникає зовсім інша картина. На ландшафтному рівні збільшується кількість типів місцеперебувань і ресурсів для різних видів. Отже, при досить великому масштабі, що охоплює немодифіковані місцеперебування, модифіковані під дією екологічного інжинірингу місцеперебування і території з високою щільністю активних видів, здатних здійснювати діяльність, яка перетворює середовище, ефект екологічного інжинірингу завжди збільшуватиме регіональне видове багатство шляхом збільшення різноманіття біотопів [74].

Gurney W. S. C. і Lawton J. H. [74] сформулювали варіацію простої і дуже загальної диференціальної моделі у формі Лоткі – Вольтера для популяційної динаміки агентів екосистемного інжинірингу. У цьому сімействі моделей агенти інжинірингу (алогенного й автогенного) повинні фізично модифікувати місцеперебування для того, щоб вижити. У найпростішому випадку агенти екологічного інжинірингу працюють самостійно. В іншій версії моделі вони повинні співробітничати з іншими видами для успішної трансформації місцеперебування. Ключовою особливістю обох версій моделі є те, яке місцеперебування, що трансформується, руйнується і в кінцевому рахунку стає невідповідним для життя популяції-агента екологічного інжинірингу. Потрібен період відновлення перед тим, як деградоване місцеперебування повернеться у вихідний незайманий стан і знову стане придатним для повторної колонізації і використання агентами інжинірингу. Третя модель розглядає наслідки для популяційної динаміки залежно від часу активності екологічного інжинірингу. Виникає цікавий результат,

який свідчить про те, що інформації про окремо узятото виду – агента екологічного інжинірингу – недостатньо для повної параметризації будь-якої версії моделі. Незважаючи на те, що розглянуті моделі досить прості і не відбивають усього різноманіття взаємодій у дійсності, вони дають ряд цікавих узагальнень, що можуть бути перевірені в польових умовах. Наприклад, там, де популяції агентів екологічного інжинірингу не кооперують у значному масштабі і де розподіл часу існування місцеперебування в деградованому стані є досить широким (дуже мінлива швидкість відновлення в різних точках ландшафту), рівновага місцеперебування-агент завжди є локально стійкою. Тому можна констатувати, що багато агентів екологічного інжинірингу створюють досить стабільні і передбачувані умови.

Необхідними умовами того, що діяльність, яка перетворює середовище, є чинником нестабільності, є наступні: (1) сильно кооперують види, що використовують місцеперебування, які існують малий час, або місцеперебування, що повільно відновлюються; або (2) місцеперебування, у якому розподіл часу відновлення з деградованого стану змінюється дуже мало (тобто дисперсія часу відновлення мала порівняно з середнім часом відновлення). Наприклад, короїди *Dendroctonus* періодично дають спалахи чисельності і при загибелі хазяїнів – хвойних рослин – на значних територіях, зі значним ефектом для інших видів [74].

Багато видів впливають на навколишнє середовище, але не кожен із цих впливів має важливі (позитивні або негативні) екологічні наслідки. Деякі агенти екологічного інжинірингу здійснюють тривіальний ефект, точно так, як деякі трофічні взаємодії мають тривіальні наслідки для популяційної динаміки і деякі міжвидові конкурентні взаємодії є дуже слабкими. У роботі [74] зазначені шість факторів, що визначають масштаб впливу агентів екологічного інжинірингу: 1) час життя окремого організму, що відноситься до популяції агентів інжинірингу; 2) щільність популяції; 3) локальний і регіональний просторовий розподіл популяції; 4) тривалість часу, протягом якого популяція утримувалась у місцеперебуванні; 5) тип і швидкість формування конструкцій, артефактів, або впливів і їх тривалість під час відсутності агентів інжинірингу; 6) кількість і тип ресурсів, що прямим або непрямым чином контролюються, спосіб, яким вони

контролюються, і кількість інших організмів, що залежать від цих ресурсів. Фактори 1–5 можуть бути легко обмірювані для багатьох видів–учасників екологічного інжинірингу. Виявлення фактора 6 – більш складне завдання, але його вирішення допомагає зрозуміти саму суть впливу, який перетворює середовище. Порівняння природних місцеперебувань в умовах впливу, який перетворює середовище, і без нього (зі штучною маніпуляцією навколишнім середовищем під час відсутності учасників екологічного інжинірингу) може бути досить корисним. У трофічних взаємодіях, що є частиною прямого потоку енергії і речовини, необхідною умовою є участь у харчовому ланцюзі. Через те, що закони термодинаміки не дозволяють енергії і речовині перебувати більше ніж в одному місці одночасно, при трофічних взаємодіях організм повинен, з одного боку, одержувати користь (позитивна дія), а з іншого – нести витрати (негативна дія). Щодо екологічного інжинірингу, однак, важко визначити, яка попередня умова визначає участь у «ланцюзі інжинірингу». Можна також стверджувати, що категорія принципів, що використовується для розуміння трофічної динаміки в харчових ланцюгах і теорії екосистем, не має великого значення в розумінні інжинірингу. Трофічні відносини повинні підтверджувати принципи потоку речовини і збереження енергії. Спожита маса, за винятком витрат, складає приріст маси консументом. Інжиніринг не підтверджує цей принцип балансу. Трофічні взаємодії також повинні відповідати стехіометричним вимогам. Хижак має елементарний склад своєї жертви, за винятком елементарного складу своїх відходів. У випадку екологічного інжинірингу ця вимога не виконується. Можливо, що фундаментальна причина того, що енергія, маса і стехіометрія мають мале значення для розуміння екологічного інжинірингу, полягає в тому, що агенти інжинірингу не повинні бути частиною енергетичного і речовинного потоку серед трофічно взаємозалежних організмів. Вони контролюють ці потоки, але не є їх учасниками.

У різних екосистемах значимість екологічного інжинірингу не однакова – в одних вона вища, в інших нижча. Прогнозування типу екосистем, де інжиніринг грає найбільш важливу роль, складає як предмет фундаментального інтересу, так і велике прагматичне значення для охорони і керування. Тривалий ріст і

персистентність домінуючих організмів протягом тривалого періоду часу повинні змінити системи, до яких входить багато інших видів, залежно від автогенного утворення площі поверхні для життєвого простору й алогенної модуляції ресурсів, контрольованої цими структурами. Ліси, сфагнумові болота, коралові рифи мають безліч кількісно подібних ефектів екологічного інжинірингу. Присутність рослин впливає на фізичну структуру і, отже, на функціонування екосистем [74].

1.4. ВЗАЄМОДІЯ ҐРУНТОВИХ ТВАРИН ІЗ СЕРЕДОВИЩЕМ ПРОЖИВАННЯ

1.4.1. Мешканці ґрунту та їх розмірні групи

У ґрунті спостерігається широке різноманіття тварин, що відрізняються за розмірами, живленням, місцем, яке вони займають у ґрунтовому профілі, ступенем зв'язку з ґрунтом та іншими екологічними властивостями. За ступенем зв'язку з ґрунтом можна розрізнити три основні групи: 1) геобіонти – мешкають у ґрунті все життя; 2) геофіли – певна частина життєвого циклу обов'язково здійснюється у ґрунті; 3) геоксени – випадкові мешканці ґрунту, або користуються ґрунтом тільки як сховищем.

Для зручності вивчення в ґрунтовій зоології прийнята розмірна класифікація тварин, за якою окремі групи відрізняються способами використання середовища [26; 28].

Мікроскопічні одноклітинні організми об'єднано під загальною назвою «еумікрофауна» або «нанофауна». Термін «мікрофауна» означає розмірну групу, до якої належать мікроартроподи – кліщі та колемболи, а також деякі черви – нематоди та енхітреїди. Великі ґрунтові безхребетні відносяться до мезофауни, а хребетні – до макрофауни (або мегафауна). Таким чином, розрізняють нанофауну (тварини розміром до 0,2 мм), мікрофауну (0,1–2 мм), мезофауну (від кількох міліметрів до кількох сантиметрів) та макрофауну (великі форми безхребетних та всі ґрунтові хребетні тварини). Розмірна класифікація має екологічний зміст. Ґрунт – складна трифазна полідисперсна система, яка складається з твердої, рідинної та газової фаз. Залежно від розмі-

рів тіла тварини це середовище сприймається та використовується по-різному як місце існування.

Багато тварин (коловертки, найпростіші, тихохідки, гастротрихи та нематоди) мешкають в найтонших плівках води на твердих частках ґрунту (так звані геогідробіонти). Це малі форми педобіонтів фізіологічно водних тварин. У вологіших ґрунтах або при більш вологій погоді вони мають змогу активно пересуватися в краплях води, а в сухих ґрунтах прилипають до ґрунтових часток завдяки силам поверхневого тяжіння. Вони мають сплюснену та подовжену форму тіла, всі вони дуже малі, часто в десяток разів менші за близьких їм мешканців прісних вод. Ці форми дихають киснем, розчиненим у воді. До дефіциту вологи пристосовуються за допомогою формування цист або коконів.

Іншу частину тваринного населення ґрунту утворюють мешканці повітряного середовища ґрунту. Вони дихають киснем з повітря. До цих, так званих геотатобіонтів, відносять більшість комах, павукоподібних, ракоподібних, багатоніжок, моллюсків, стоніг, рептилій, амфібій та ссавців, що мешкають у ґрунті.

Одна з частин цієї групи ґрунтових тварин має розміри менші, ніж відстань між частками ґрунту. Це кліщі, симфіли, протури, колемболи та деякі групи вищих комах. Вони пересуваються в порожнинах та у ходах між частками ґрунту, як по якому завгодно іншому твердому субстрату. Від дотику до капілярної води вони захищені покривом, що не змочується. У випадку заповнення ходів водою ці тварини опиняються у повітряному міхурцеві.

1.4.2. Просторово-часові екосистеми ґрунтових організмів

Різноманіття використання ґрунтовими тваринами середовища дозволяє виділити три просторово-часові екосистеми, пов'язані між собою тільки потоком органічної речовини та киснем, що виробляють вищі рослини та водорості. Концепція просторово-часових екосистем ґрунтових організмів була розроблена в працях Д. О. Криволуцького та А. Д. Покаржевського [58].

Перша просторово-часова екосистема – це бактеріально-водоростево-протозойна екосистема, чи екосистема одноклітинних, хоч у її межах діють і багатоклітинні організми, такі як ротаторії, нематоди та тардигради. Ця екосистема

відповідає нанофауні. Екологічний час поміж окремими стадіями сукцесій в такій просторово-часовій екосистемі налічує від декількох годин до місяця. Час повного біологічного кругообігу (час, за який через біомасу проходить кількість речовини, що дорівнює кількості речовини в біомасі) становить від години до доби [58].

Друга просторово-часова екосистема – фунгіально-мікроартроподна, або екосистема малих багатоклітинних, таких як кліщі, колемболи, нематоди, енхітреїди, хоч у ній можуть існувати ювенільні стадії деяких великих членистоногих та черв'яків. Вона відповідає розмірному угрупованню мікрофауни. Екологічний час цієї екосистеми коливається від кількох діб до кількох місяців, а час повного біологічного кругообігу – від доби до місяця [58].

Третя екосистема – люмбрицидно-рослинна – існує в межах біогеоценозу. Екологічний час становить від місяців до десятків років, а час повного екологічного кругообігу займає такий же період [58].

Екосистеми нижчого розмірного рівня розвиваються та існують усередині екосистеми вищого розмірного рівня. Тому строкатість та плямистість розподілу видів малих тварин у біогеоценозі є відображенням розподілу екосистем меншого розмірного рівня усередині нього.

1.4.3. Пристосування тварин до пересування у ґрунті

Умови пересування в ґрунті настільки своєрідні, що призвели до утворення спеціальних пристосувань у багатьох мешканців цього середовища. Адаптації до пересування та типи пересування ґрунтових тварин, розроблені М. С. Гіляровим [28], наведені в табл. 1.

Ґрунт є трифазною системою: між твердими частками та їх конгломератами (структурними окремостями) є порожнини, зайняті повітрям та плівками води. Крім того, ґрунт має більші порожнини – сліди коренів, тріщини, ходи, вже зроблені крупнішими тваринами. Завдяки цим структурним особливостям ґрунту пересування в ньому тварин можливе або за допомогою використання вже існуючих свердловин, порожнин та ходів, або за допомогою активного прокладання у ґрунті ходів, як у твердому субстраті.

Для малих за розмірами організмів, менших порівняно з розмірами існуючих у ґрунті свердловин, пересування по них у ґрунті

принципово не відрізняється від пересування по поверхні твердого субстрату. Тому в таких тварин (кліщі, ногохвістки, нематоди, тихохідки тощо) немає специфічних пристосувань до пересування в ґрунті. Зі збільшенням розмірів тіла у тварин з'являється необхідність у формуванні спеціальних адаптацій до пересування.

Таблиця 1

Адаптації до пересування та типи пересування ґрунтових тварин [28]

Тип пересування	Різновид	Адаптації	Представники
За допомогою використання наявної шаруватості ґрунту без активного прокладання ходів	Розміри тіла менші, ніж розміри свердловин	Специфічних адаптацій немає	Acari, Collembola, личинки Carabidae, Staphilinidae, Neuroptera та ін.
	Розміри тіла рівні або трохи більші за розмір свердловин	Черв'якоподібна форма тіла, зростання кількості сегментів, зміцнення покривів	Myriapoda, Cardiophorus, Therevidae
Активне прокладання свердловин та ходів	Пересування зі зміною товщини тіла	Фіксувальні утворення на кінці або вздовж всього тіла	Lumbricidae, Tipulidae
	Без зміни товщини тіла	Опорні органи на каудальному кінці тіла, хітинізований покрив, циліндричне тіло	Elateridae, Tenebrionidae, Alleculidae, Carabus, Calosoma
	С-подібно зігнуті личинки	М'які складчасті покриви, твердо хітинізована головна капсула	Scarabaeidae, Curculionidae, Cerambicidae

Личинки комах, що використовують існуючу шаруватість ґрунту, мають переважно камподоєподібну форму тіла. Вона дуже поширена серед личинок жуків та сітчастокрилих. Головним

локомоторним органом таких личинок є кінцівки, пристосовані до пересування по поверхні твердого субстрату. Камподоєподібна форма є пристосуванням до швидкого пересування по звивистих ходах більших, ніж ширина тіла тварини. Це дуже важливо, тому що личинки, які мають таку форму тіла, є переважно хижаками. Їм необхідно швидко переслідувати здобич без витрат часу на прокладання ходів.

Проміжним типом пересування між активним прокладанням ходів та пересуванням по свердловинах, що вже існують, є активне прокладання власного ходу шляхом розсування часток ґрунту вже існуючого ходу трохи меншого діаметра завдяки зміні товщини тіла. За таким принципом пересуваються у ґрунті дощові черви та ґрунтові личинки довгоніжок (Tipulidae). За твариною, що пересувається, залишається хід, по якому її можуть наздогнати хижаки. Крім того, ходи таких тварин добре аеруються, тому можуть швидко змінювати вологість повітря, що міститься у ході. Тварини користуються вже існуючими в ґрунті ходами і в необхідних випадках їх розширюють. Тому при використанні цього типу пересування лімітуючими факторами є тривалість зберігання в ґрунті порожнин відповідного діаметра та потреба в незначній протидії при їх розширенні. Ці умови призводять до того, що дощові черви, личинки типулід та інші тварини з таким типом пересування переважно мешкають у вологих ґрунтах важкого механічного складу.

Більш екологічно досконалим є пересування шляхом подрібнення ґрунту переднім кінцем тіла, згрібання ґрунту назад та затулення ним ходу позаду тварини, що пересувається.

Протягом онтогенезу пристосування до руху в ґрунті змінюються. Твердість покривів є важливою адаптацією до специфіки пересування. Вона також варіює впродовж розвитку ґрунтової тварини. Максимальна твердість тергіта личинок дротянок дорівнює 0,81–0,89 кг/м², а стерніта – 0,53–0,73 кг/м². Найбільшу твердість тіла мають личинки старшого віку, що ведуть активне життя та мають більший розмір.

1.4.4. Тварини та ґрунтове повітря

Дихання завжди здійснюється у водному середовищі – цей принцип викликає цілий ряд труднощів, що потребують для їх усунення формування комплексу адаптацій у наземних тварин, в

тому числі і ґрунтових мешканців [26; 28]. Умови дихання потребують тонких покриттів дихальної поверхні, яка легко висихає на повітрі. Загроза загибелі від висихання може бути виключена завдяки розвитку пристосувань, що зберігають вологу в тілі тварини. Тому найкраще пристосовані до умов існування на суші ті групи тварин, які мають найбільш досконалі органи захисту від висихання та у яких розвинулись внутрішні дихальні порожнини. До них належать вищі хордові та комахи.

Швидкість випарування води з поверхні залежить від кількох факторів: вологості повітря, що оточує поверхню, та температури середовища. Інтенсивність цього процесу тим вища, чим вища температура та менша вологість. При наявності руху повітря над поверхнею процес випарування прискорюється. Повітря в ґрунті завжди насичене водою. Тільки в аридних умовах у верхніх горизонтах ґрунту рівень насиченості повітря водою може знижуватися. Це значно поліпшує можливості дихання в ґрунті порівняно з відкритим простором завдяки запобіганню витрат води.

Кількість повітря в ґрунті залежить від його шаруватості та вологості. У важких за механічним складом та вологих ґрунтах кількість повітря менша, ніж у легких та сухих. За кількістю кисню ґрунтове повітря мало відрізняється від атмосферного. Таке становище має місце завдяки постійному обміну газами між ґрунтом та атмосферою, що характеризується повітропроникними властивостями ґрунту. Останні також визначаються вологістю та гранулометричним складом.

На поновлення повітря в ґрунті впливають атмосферний тиск та коливання температури на поверхні землі. Вночі при охолодженні поверхні ґрунту відбувається поглинання повітря атмосфери, вдень процес має зворотний напрямок: ґрунт віддає повітря при нагріванні.

Найважливішим фактором поновлення повітря в ґрунті є дифузія. Швидкість дифузії обумовлена парціальним тиском газу в суміші. Тому ґрунтове повітря більше насичене водою та CO_2 порівняно з атмосферою, а кількість кисню майже однакова.

Можливість дихання киснем при найменших витратах води під час дихання робить умови газообміну в ґрунті ніби проміжними між тими, що існують у водному середовищі, з одного боку, та атмосферою – з іншого.

Процес обміну та дифузії газів у водному та повітряному середовищі суттєво відрізняється. Умови постачання киснем кращі в атмосферному середовищі, а виведення вуглекислого газу – у водному. Буферні властивості води, яка в природних умовах є завжди розчином багатьох солей, спричиняють зв'язування оксиду вуглецю в інші хімічні сполуки, тому насичення води цією речовиною не відбувається. При цьому різниця парціальних тисків CO_2 у воді та рідинах тіла тварини перебуває на постійному рівні.

Товщина шару рідини, який завжди вкриває дихальну поверхню, є лімітуючим фактором, що впливає на активність газообміну. У воді цей шар дуже тоненький, а в наземних умовах він досить товстий. При постійній високій насиченості ґрунтового повітря водою мешканці ґрунту можуть мати мінімальну товщину шару рідини, що вкриває поверхню органа дихання.

Шкірний епітелій, що має контакт з навколишнім середовищем, може виконувати функцію органа дихання. У багатьох тварин він є єдиним органом, завдяки якому виконується газообмін. Великий вміст кисню в ґрунтовому повітрі порівняно з водою іноді забезпечує мешканцям ґрунту повну компенсацію потреб у газообміні шкірним диханням навіть у тих випадках, коли в водному середовищі у близьких форм крім шкіри для дихання використовуються спеціалізовані органи (зябра).

Спеціалізовані органи дихання відсутні у нематод і олігохет, у яких дихальну функцію несе вся поверхня тіла. Шкірне дихання найефективніше в ґрунті. При мешканні на відкритій поверхні ефективність шкірного дихання зменшується, бо шкіра повинна бути покрита товщим шаром слизу, що охороняє організм від висихання.

У водному середовищі концентрація кисню значно менша, ніж на суші. Тому швидкість дифузії газів у воді значно менша, хоч вона і здійснюється через тонкий шар слизу дихальної поверхні водних тварин. Таким чином, шкірне дихання найбільш ефективне в ґрунтовому середовищі порівняно як з водним середовищем, так і сушею. Тому серед мешканців ґрунту зустрічаються найкрупніші з наземних безхребетних, що позбавлені спеціалізованих органів дихання. Наприклад, дощові черви, розміри яких досягають декількох метрів.

У олігохет є добре розвинена циркуляційна система і кров містить дихальний пігмент (розчинений гемоглобін). Це може роз-

глядатися як пристосування до підвищення ефективності газообміну через шкіру.

Відсутність загрози висихання при мешканні в ґрунті робить можливим існування в ньому тварин, у яких покриви порівняно легко пропускають воду та гази. Проникність покривів для води, що визначає високу чутливість ґрунтових тварин до висихання, визначає і їх проникність до газів. Існування тільки за рахунок шкірного дихання можливе для обмеженого кола тварин. Це залежить від розмірів тіла та інтенсивності метаболізму.

Зі збільшенням розмірів тіла відносна поверхня тіла, через яку, власне, і здійснюється газообмін у багатьох ґрунтових тварин, зменшується. Для малих організмів (розміром менше 1 мм) достатньо простої дифузії для газообміну. Але якщо тканини на глибині тіла знаходяться від поверхні більше ніж на 0,5 мм, то необхідна якась додаткова транспортна система, крім тих випадків, коли інтенсивність метаболізму дуже низька.

Для типово наземних груп ґрунтових безхребетних – комах та багатоніжок – властиве дихання за допомогою трахей. Але найбільш примітивні та малі форми комах, що мешкають у ґрунті та екологічно подібних субстратах, позбавлені трахей і дихають усією поверхнею тіла.

Ґрунтові тварини, що мають трахейну систему, не позбавлені можливості газообміну через покриви. Обмін газами з середовищем можливий не тільки через вологу поверхню тіла черв'яків, і через сухі покриви личинок комах або інших артродод.

У випадку, коли погіршується структурованість ґрунтів, або коли пори зайняті водою, газовий режим ґрунту може значно погіршитися. Брак кисню є лімітуючим фактором, що обмежує проникнення тварин у глибину ґрунту. Зміна співвідношення води та повітря в порах викликає міграції педобіонтів. При зменшенні кількості кисню в ґрунті відбувається переміщення тварин у його верхні шари.

Адаптація до нестачі кисню та надлишку CO_2 є дуже важливим пристосуванням до життя в ґрунті. Педобіонти повинні швидко переключитися з аеробного до анаеробного типів метаболізму. Тому важливою запасною речовиною ґрунтових тварин є глікоген.

1.4.5. Роль безхребетних тварин у формуванні складу ґрунтового повітря

Важлива особливість ґрунту як середовища, де відбувається дихання тварин, є в його складному та різко мінливому в коротких межах часу газовому режимі. Для ґрунтових тварин у середовищі мешкання відмічені значні коливання парціального тиску кисню, нерідко з його дефіцитом. Для цього середовища властиве збільшення (мінімум у 10 разів порівняно з атмосферними умовами) вмісту діоксиду вуглецю. По профілю ґрунту завжди утворюється градієнт кисню, що зменшується, та діоксиду вуглецю, що збільшується. Розміри коливань концентрацій цих основних газів, що беруть участь у газообміні, залежать від типу ґрунту та сезону року. Газовий режим ґрунту може різко змінюватися під впливом природних чи антропогенних чинників. Так, при затопленні ґрунту чи під час замерзання вологи в його верхньому шарі в нижчих шарах можуть створюватись умови дефіциту кисню та залишку оксиду вуглецю [28].

У ґрунті можна відрізнити місця мешкання на поверхні пор аерації та усередині зволжених агрегатів, що містять затиснуте повітря. Мешканці пор аерації, тобто тих пор, що мають контакт з атмосферним повітрям, повинні бути віднесені до аеробних організмів, а продукти їх життєдіяльності повинні легко виноситися в атмосферу при газообміні ґрунту. Велике значення для утворення складу ґрунтового повітря має мікробіальна флора. Сумісна діяльність зооценозу та мікроценозу, а також система адаптацій цих живих організмів до спільного життя в ґрунтовому середовищі визначають склад повітря в ґрунті. Формування анаеробних зон у ґрунті визначається зволоженням та присутністю органічної речовини. Мікробне дихання викликає швидке використання розчиненого кисню, а перенесення газу проміж його бульбашками та розчином обмежує загальну швидкість процесу. Тому продукти анаеробного обміну дуже повільно виносяться до атмосфери, бо спочатку вони мігрують до пор аерації. Ґрунтові безхребетні споживають з ґрунтового повітря кисень та виділяють в нього вуглекислий газ та інші газоподібні продукти обміну: аміак, водень, леткі органічні сполуки [20].

Об'єм ґрунтового повітря умовно дорівнює об'єму пор аерації та відрізняється в ґрунтах певних типів. Цей параметр також сильно залежить від температури та вологості ґрунту. Наприклад, об'єм ґрунтового повітря дерново-підзолистого ґрунту приблизно дорівнює 42% від об'єму ґрунту, для чорнозему – 20%, для каштанових ґрунтів – 30%. Найбільш сприятливий склад ґрунтового повітря, що може спостерігатися в верхньому шарі ґрунту при добрій аерації, становить: кисень – 20%, вуглекислий газ – 0,3%. У дерново-підзолистих ґрунтах безхребетні споживають від 2,3 до 6,1% від запасу кисню в ґрунті. У чорноземі безхребетні потребують понад 18% кисню, що є в ґрунті. У каштановому ґрунті безхребетні потребують значно менше кисню – тільки 0,54%. Таким чином, безхребетні, як фактор, що обумовлює формування градієнта кисню в ґрунтовому профілі, виконують дуже важливу роль. У дерново-підзолистому ґрунті при вдиханні кисню за добу вони можуть зменшити його концентрацію в ґрунтовому повітрі на 0,5–1,2%. В чорноземі частка участі безхребетних в утворенні кисневого градієнта значно більша, ніж у дерново-підзолистому ґрунті: тварини за добу можуть зменшити вміст кисню в ґрунтовому повітрі 10-сантиметрового верхнього шару на 3,7%. Різниця спостерігається внаслідок рийної діяльності ґрунтових тварин, що викликає поліпшення аерації ґрунту. Під час дихання безхребетні вносять у ґрунт значну кількість вуглекислого газу. Цей внесок може перевершувати запас вуглекислого газу, що стійко існує в ґрунтовому повітрі при умовах хорошої аерації в ґрунті, в 3–10 разів. Продукція вуглекислого газу ґрунтовими безхребетними в тундрі становить 0,088–0,372 кг/га.год, північній тайзі – 0,386 кг/га.год, в ялиннику середньої смуги Росії – 0,125–0,332 кг/га.год, діброві на чорноземі лісовому – 0,485 кг/га.год. (рис. 2) [20].

1.4.6. Пристосування до дефіциту вологості

ґрунт є більш сприятливим середовищем порівняно з наземними екосистемами відносно умов вологості [26; 28]. Насиченість ґрунтового повітря водяним паром знижує вірогідність висихання та втрати води тваринами. Це дозволяє очікувати відсутності пристосувань до захисту від висихання май-

же так, як вони відсутні і у власне водних організмів. На відкритому повітрі ґрунтові безхребетні гинуть дуже швидко. Швидкість висихання та загибелі в багатьох випадках залежить від розмірів тіла; у великих організмів вона менша. Це має місце тому, що витрати води відбуваються у багатьох ґрунтових тварин не тільки через трахейну систему, якщо вона є, а й через усю поверхню тіла. Тому висока проникність кутикули і чутливість личинок багатьох комах, що мешкають в ґрунті, до вже не великого дефіциту вологості демонструє, що значний розвиток кутикули цих тварин не може розглядатися як пристосування до висихання. Ця особливість виникла як адаптація до умов пересування в ґрунтовому середовищі.

У деяких випадках вологість ґрунтового повітря може знижуватися за межі оптимуму ґрунтових тварин. Тому може створюватися загроза загибелі тварин від висихання. Пристосування до захисту від висихання у ґрунтових тварин дуже різноманітні і можуть бути поділені на наступні категорії: 1) морфологічні; 2) фізіологічні; 3) екологічні [28].

До морфологічних пристосувань до дефіциту води можна віднести структуру покривів, наявність непроникної кутикули, що зменшує випарування вологи, та будову органів дихання.

До фізіологічних пристосувань до захисту від висихання належать зв'язування води в організмі гідрофільними колоїдами, реабсорбція води нижніми відділами мальпігієвих судин. До них же слід віднести пристосування до відновлення запасу води в організмі. Цей процес може відбуватися за рахунок вологи, що міститься в їжі та виділяється під час метаболізму. В цьому відношенні дуже важливою запасною речовиною є жири. Наприклад, у ґрунтових нематод родин *Cephalobidae* та *Dorylaimidae* жири присутні протягом усього року, в той час коли глікоген знайдено тільки в ті пори року, коли навколишня температура була низькою. При низьких температурах жирні кислоти не можуть бути джерелом енергії внаслідок порушення ферментативних реакцій. В цей час глікоген виступає як альтернативне енергетичне джерело. Коли температура підвищується і вірогідність висихання зростає, ефективність жирового обміну відновлюється [65].

До екологічних пристосувань можна віднести всі елементи поведінки, що забезпечують тваринам перебування в сприятливих умовах з точки зору захисту від висихання. Вертикальна міграція в пошуках оптимального режиму вологості є досить простим та поширеним пристосуванням у ґрунтових тварин.

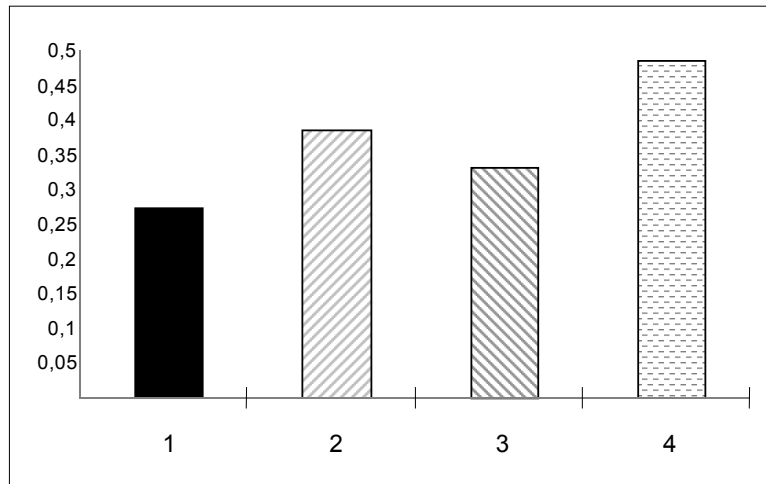


Рис. 2. Продуктування вуглекислого газу ґрунтовими безхребетними в різних фізико-географічних зонах [20].

Умовні позначки: 1 – тундра; 2 – ялиничок чагарниково-зеленомоховий у північній тайзі; 3 – ялиничок кислично-зеленомоховий в середній смузі Росії; 4 – дільова на чорноземі лісовому в лісостеповій зоні. Продукцію наведено в кг CO₂/га-год.

Найбільш поширені вертикальні міграції на відкритих ділянках, що позбавлені лісової рослинності. Ступінь горизонтальної диференціації рослинного покриву степових або лугових екосистем незначна. Горизонтальні міграції мають короткочасний період. У лісових екосистемах безхребетні мають змогу знайти різні умови існування в межах одного шару підстилки або ґрунту. Наприклад, скупчення листового опаду може бути резервом води.

Тому міграції в горизонтальному напрямку можуть мати важливе адаптивне значення до дефіциту води.

При зменшенні вологості ґрунтового повітря можуть відбуватися зміни трофічного режиму ґрунтових мешканців. В умовах засухи багато з сапрофагів (багатоніжки, стоноги, личинки комах) можуть живитися живими тканинами рослин, багатих на воду. Зміна сапрофагії на фітофагію є однією з адаптацій до засухи [28].

Прокладення ходів безхребетних у багатьох випадках пов'язане зі збільшенням щільності ґрунту, з якого утворюються стінки ходу. Крім того, іноді на стінки наноситься секрет, що цементує хід. Все це викликає ізоляцію ходу і підвищення вологості повітря в ньому майже до 100%, що захищає мешканців ґрунту від випару води з поверхні тіла.

1.4.7. Функціональна розмаїтість ґрунтової фауни

Питання функціонального різноманіття ґрунтової фауни детально були дослідженні Д. О. Криволуцьким, з праць якого в цьому розділі наведені основні положення.

При характеристиці функціонального різноманіття фауни ґрунту Д. О. Криволуцький першорядне значення надавав таким процесам, як організація трофічних ланцюгів, оцінка продуктивності за енергетичними та хімічними параметрами у кожній трофічній ланці [58], визначення кормових раціонів тварин у природному реальному середовищі, перенесення і баланс елементів у харчових ланцюгах [59]. Для цих цілей велике значення має кількісне визначення трофічних взаємодій між тваринами і мікроорганізмами. Експериментально доведено, що накопичення екотоксикантів, особливо важких металів і радіонуклідів, ґрунтовою мікрофауною і рядом груп мезофауни відбувається через трофічні взаємодії з грибами і мікрофлорою, а основною ланкою – нагромаджувачем – найчастіше виявляються гриби.

Вивільнення азоту і фосфору з опаду і споживання їх коренями рослин залежить насамперед від співвідношення процесів мінералізації й іммобілізації. Ґрунтові тварини в лісах помірної зони, очевидно, не беруть прямої участі в цих процесах, а значно

впливають на рівень чистої мінералізації завдяки взаємодії з грибним і бактеріальним населенням. Ступінь цього впливу розрізняється як кількісно, так і якісно між основними групами ґрунтових тварин [58].

Мінералізація й іммобілізація біогенів – два нерозривно пов'язаних процеси, що незмінно беруть участь у розкладанні, у той час як катаболізм забезпечує енергію і поживні речовини, необхідні для підтримки, росту і розмноження сапротрофних організмів. Баланс між цими процесами (чиста мінералізація) визначає рівень постачання вищих рослин поживними речовинами і безпосередньо пов'язаний із доступністю того чи іншого елемента для організмів (грибів, бактерій і тварин), втягнених у розкладання органічного матеріалу. У визначенні кругообігу біогенів і екотоксикантів постійно доводиться мати на увазі взаємодію фауни і мікрофлори [58].

Мікробна біомаса і рівень дихання перевищують ці показники ґрунтової фауни на 1–2 порядки величин. Часто здається, що значення фауни (за винятком термітів і рійних дощових червів) у ґрунтових процесах незначне. За останні роки, однак, усе більше визнається, що рівні мікробної активності – це сумарний ефект явищ, що відбуваються в мозаїчних, дуже варіабельних у просторі і часі біотопах підстилки, ґрунту і ризосфери. При подібному підході фауна, мабуть, впливає на ґрунтові процеси і побічно – сприяючи утворенню мікробіотопів (роздрібнення підстилки завдяки рійній діяльності, агрегація екскрементів), і прямо – живлячись грибами і бактеріями [58].

В експериментах з використанням лабораторних мікрокосмів, що містять проростки дерев, опад, ґрунт, багатоніжки і мікробний компонент, було показано, що тварини відіграють істотну роль у переміщенні ^{137}Cs з підстилки в рослини. Подібні результати отримані також для K і Mg . Додавання багатоніжок чи равликів до листового опаду, що розкладається, і поїдання ними мікрофлори знижувало мікробіальну іммобілізацію ^{137}Cs від 36 до 10,8% первісного вмісту в опаді. Закріплення N , P і K у мікробній біомасі було найвищим влітку і восени і низьким – навесні, у період максимального росту коренів. Переміщення поживних речовин у меншу за обсягом біомасу фауни в цей період було найвищим. Але надлишки поживних речовин стосовно потреб сапротрофів не

неслися потоками ґрунтових вод, а посилено використовувалися коренями рослин. Ґрунтова фауна була представлена переважно мікрофагами і споживала 86% грибної продукції на цій ділянці [58].

Мікроартроподи живляться селективно грибами, і гнітюча дія такого виїдання може бути більш помітною, ніж для тварин, що живляться опадом.

Мокриці і багатоніжки можуть підсилювати мікробне дихання, але їх трофічна активність понад оптимальний рівень гнітить мікробну діяльність і спричиняє у результаті великі зрушення у співвідношенні грибних і бактеріальних популяцій. Цей ефект, очевидно, пов'язаний з чутливістю грибних таломів до порушення їх цілісності і сприятливих умов у кишечнику сапротрофів для бактеріального росту [58].

Натрій і калій звичайно містяться в надлишку порівняно з потребами сапротрофів. Ці елементи присутні переважно у вигляді неорганічних іонів і швидко вилуговуються з опаду, що розкладається.

У лабораторних умовах рівень мікробної іммобілізації калію може досягати 80% [91].

Увесь азот і сірка, деяка кількість кальцію і більша частина фосфору, які присутні в органічних сполуках залишків рослин і тварин, мобілізуються завдяки ферментативній активності. Наявність доступного азоту і фосфору лімітує вторинну продуктивність у ґрунті, точно так само, як вони лімітують первинну продуктивність у більшості природних наземних екосистем. Ці елементи дуже ефективно вилучаються із середовища мікроорганізмами і зберігаються в їхніх клітинах [58].

У ході розкладання органіки відношення $\text{C}:\text{N}$ знижуються і мікробна біомаса являє собою їхню комору. Теоретично азот не мобілізується доти, поки відношення $\text{C}:\text{N}$ запасного комплексу не наблизиться до такого мікробних тканин (близько 10/20:1 залежно від виду й умов росту); подібні принципи лежать в основі вивільнення й інших поживних речовин, зв'язаних у мікробних тілах. У кислих органічних ґрунтах, таких, як під вересовими пустищами, у тундрі, хвойних лісах і гумусі типу мор під листяними лісами, співвідношення $\text{C}:\text{N}$ в органічній речовині ґрунту може значно перевищувати граничну величину, при якій відбувається мінералізація азоту. Наступним процесом у круго-

обігу поживних речовин є вивільнення азоту з мікробних тканин, що відбувається під впливом абіотичних факторів (таких, як заморожування – відтавання і зволоження – висихання), що мають місце в ґрунтах, підданих різким коливанням температури. Однак в умовах помірних зон більше значення мають біотичні процеси, хоча мікробний лізис і автоліз безсумнівно роблять свій внесок у кругообіг бактеріальних і грибних тканин [91].

Ґрунтова фауна може впливати на доступність неорганічного азоту трьома шляхами: посиленням мінералізації вуглецю, і, отже, зниженням співвідношення C:N в опаді; стимуляцією утворення мікробної біомаси чи її зменшенням; екскрецією азотних з'єднань [91].

Таким чином, ґрунтові тварини можуть підсилювати чи пригнічувати мікробну активність, по-різному впливати на бактеріальні і грибні популяції і прямо чи побічно впливати на надходження поживних речовин. Ці явища були спочатку продемонстровані в експериментах з опадом, але вони можуть бути віднесені і до природних умов, тому що біологічні процеси, включаючи мікоризну активність, пов'язані головним чином з верхнім, 5-сантиметровим шаром органічних ґрунтів. Вплив ґрунтових тварин на мікробні популяції і надходження поживних речовин можуть бути віднесені за рахунок діяльності головних функціональних груп фауни і структурних особливостей їхніх місцеперебувань – ґрунту і підстилки [91].

Специфіка харчової активності мікрофауни (найпростіших і нематод), яка має малі розміри і короткий час існування генерацій, а також швидка реакція на зміни бактеріальної біомаси сприяють регуляції бактеріальних популяцій. Останні в мінеральних ґрунтах насамперед витримують енергетичні обмеження і мають середній час генерацій скоріше порядку діб, а не годин. Трофічна активність фауни може привести до тимчасового зрушення рівноваги між мінералізацією і грибною іммобілізацією, унаслідок чого мінеральний азот стає доступним кореням рослин [58].

Мікрофауна не робить істотного внеску в початкові процеси роздільнення підстилки в лісових ґрунтах, до того ж, більшість колембол і кліщів не здатні прокладати ходи у ґрунті самостійно. Тому структура ґрунтових і підстилкових горизонтів впливає на доступність грибних гіф як джерела їжі.

Структура поверхневих шарів органічних ґрунтів [91] змінює швидкість росту населення мікроартропод і впливає на мобілізацію поживних речовин за допомогою виїдання, проходження через кишечник і виділення; в експериментах вилуговування амонію підвищувалося. Трофічна активність мезофауни змінює характер цих взаємин завдяки здрибнюванню опаду, змінюючи фізичні умови росту грибів, а також баланс між грибами і бактеріальними популяціями [58].

У польових і лабораторних експериментах, де тим чи іншим способом видалялися ґрунтові тварини (дефаунізація ґрунтів), було показано, що вдвічі скорочується швидкість розкладання опаду, інтенсивність ґрунтового дихання, деградує система прокладених тваринами галерей і ходів у ґрунті, змінюється механічний склад і водотривкість ґрунтів [91].

Ґрунт являє собою складну трифазну систему, населену великою кількістю груп організмів. Трифазність і пов'язані з нею порозність і агрегатний склад дають можливість одночасного існування і активності в ній різних груп організмів, іноді протилежних за вимогами до умов середовища. Так, для мікроорганізмів навіть окрема структурна гранула ґрунту забезпечує одночасну активність аеробних (на поверхні гранули) і анаеробних (усередині) груп організмів. Цей аспект комплексів ґрунтових екосистем був докладно описаний Д. С. Коулманом [91], що запропонував ідею «педа» – організацію мікрочастинок непорушеного ґрунту в агрегати більшого розміру, що у мікроморфології ґрунтів є елементарною діагностувальною ґрунтовою структурою. У «педі» здійснюється взаємодія материнської породи, коренів і корневих виділень, сорбованих на ґрунті мікроорганізмів, мікоризи, ґрунтових тварин, що живляться мікрофлорою, ґрунтового гумусу, тварин – споживачів коренів і гіфів грибів. Тут розвиваються ідеї «об'єданого угруповання» мікронаселення ґрунтів, а також «швидких» циклів мінерального живлення рослин, регульованих ґрунтовою мікрофлорою, що збігається і з уявленнями про роль «мікробної ланки» у перетвореннях органічних речовин і енергії в ґрунтах [58; 91].

Уявлення про три основні функціональні групи трофічного ланцюга – продуценти (рослини), консументи (тварини) і редуценти (мікроорганізми), що склалися в науці на самому початку XIX

століття, дуже умовне. Усі три групи є і продуцентами, оскільки створюють біологічну продукцію з особливим, тільки їм властивим хімічним складом, і консументами, тобто в більшому чи меншому ступені споживають з'єднання, створені іншими організмами, і, нарешті, усі вони редуценти, тому що якусь частину складних органічних сполук мінералізують у процесі обміну речовин.

Застосування балансового методу при вивченні міграції елементів через популяції тварин визначило період від якісного розуміння процесів до кількісного. Таким шляхом були виділені потоки найважливіших біогенних елементів і їх з'єднань через популяції, що дозволило визначити елементи і з'єднання, які лімітують популяції тварин, а, отже, і кругообіг інших елементів [58; 91]. Саме аналіз балансів за кругообігами окремих елементів (особливо основних біогенів – N, P, K) змусив звернути особливу увагу на роль мікроорганізмів у функціонуванні трофічних ланцюгів. При цьому недостатньо оцінюється не їх роль як деструкторів органіки, а роль у продукуванні використовуваних тваринами білка та амінокислот, їхнє функціональне значення як продуцентів.

У даний час у фізіології живлення склалися нові уявлення про переробку їжі тваринами і процеси її асиміляції. Д. О. Криволуцьким [58] відзначено, що в класичній теорії живлення було розроблено і обґрунтовано балансовий підхід до цього питання, що дозволило оцінити значення різних кормових речовин для підтримки постійного складу і життєдіяльності організму тварин, то в новій теорії живлення А. М. Уголев підкреслює значення мікробного компонента в травленні і необхідність так званих баластових речовин. Справедливо було помічено, що жуйні тварини, яких відносять до фітофагів, власне кажучи, є мікробо- чи протозооїдними тваринами. Більше того, А. М. Уголев висунув припущення про те, що вищі організми являють собою надорганізми, тому що мікрофлора – це обов'язковий компонент угруповань макроорганізм – мікроорганізм і є еволюційно закріпленою формою існування більшості багатоклітинних організмів [58].

У фізіології живлення, починаючи з робіт Ю. Лібіха в першій половині XIX століття, розрізняли пластичні речовини, що витрачаються на ріст і відновлення структурних тканин організ-

му та енергетичні компоненти – речовини-енергоносії, що використовуються на задоволення енергетичних витрат. Таким чином, потоки речовини й енергії по трофічних ланцюгах – це завжди потоки речовин, у тому числі й енергоносіїв.

У дослідженні функціонування трофічних ланцюгів, продуктивності диких тварин, трофічної структури угруповань протягом тривалого часу переважав «енергетичний» підхід, при якому потік енергії став розглядатися окремо від аналізу енергоносіїв, а еквівалентом конструктивних з'єднань стала розглядатися в першу чергу теплота, виділювана при їх згорянні. Продукція живої речовини оцінювалася тільки за теплопродукцією його горіння.

На певному етапі розвитку екології це було кроком уперед, оскільки енергетичний підхід до екології трофічних ланцюгів, обґрунтований Елтоном і Ліндеманою, дозволив абстрагуватися від конкретних популяцій і угруповань і перейти до їх порівняння, використовуючи енергію як універсальний показник. Але, абсолютизуючи енергію як основну характеристику трофічних ланцюгів і відірвавши її від речовинних носіїв, екологи в багатьох випадках не змогли перейти до розуміння факторів, що визначають розподіл біомас на різних трофічних рівнях [58].

Вивчення міграції найважливіших біогенів (азоту, фосфору і їх з'єднань), а фактично – елементів, що визначають створення «конструктивних» структур організмів у трофічних ланцюгах, і використання балансового методу дозволило перейти до з'ясування механізмів, що обумовлюють трофічну структуру екосистем. Дослідження ролі тварин у біогенній міграції елементів показали, що азот і його з'єднання (білки, амінокислоти), як і фосфор, є елементами, що визначають трофічну структуру угруповань тварин. Розглядаючи баланс елементів і різних з'єднань у популяціях сапрофагів (макросапрофагів) при живленні тільки рослинними залишками і поглинанням ґрунту, дійшли висновку, що сапрофаги – дощові черви, диплоподи, мокриці, личинки комах, моллюски – повинні використовувати як джерела азоту і фосфору не тільки рослинні залишки чи органічну речовину ґрунту, а й інші види їжі. Очевидно, дефіцит незамінних амінокислот ґрунтового сапрофаги можуть задовольняти за рахунок мікроорганізмів травного тракту подібно жуйним чи термітам. Окремим випадком

використання мікроорганізмів травного тракту як джерела незамінних амінокислот є копрофагія, характерна для багатьох тварин. Подібне пристосування добре відоме для гризунів-фітофагів і зайцеподібних; ці тварини поїдають власні «м'які фекалії», багаті мікробіальним білком [58].

При вивченні міграції речовин у ґрунті великого значення набуває аналіз трофічних ланцюгів у ряді рослинна органіка – аеробні гриби і мікроорганізми – тварини мікофаги і мікробофаги, оскільки цей блок екосистеми дуже стійкий у часі й у просторі, дуже специфічний за характером корму тварин і відособлений у відношенні мікробоценозу, що забезпечує твердофазну ферментацію рослинних матеріалів в аеробних умовах [58].

Загальноприйнята концептуальна модель трофічних ланцюгів в угрупованнях тварин складається з трьох – чотирьох ланок. У «пасовищному» трофічному ланцюзі це продуценти (зелені частини рослин), консументи I порядку чи споживачі живих тканин рослин, консументи II порядку – споживачі консументів I порядку (чи хижакі I порядку), консументи III порядку і т. д. Наприкінці ланцюга містяться паразити чи суперпаразити тварин. Паразити рослин відносяться до консументів I порядку. У «детритному» харчовому ланцюгу початкова ланка – збірна. У ньому наведені і рослинний опад, і мікроорганізми, і навіть найпростіші, що використовують перші два види корму. У наступній ланці (на наступному трофічному рівні) містяться детритофаги, що споживають у тому чи іншому ступені всі ці джерела їжі. На третьому трофічному рівні – хижакі I порядку, потім – хижакі II порядку тощо.

Ю. Одум запропонував схему детритного трофічного ланцюга і таким чином підкреслив ключову роль детритофагів – цієї змішаної групи, яку при моделюванні потоку енергії (як він вважав) можна розглядати як деякий «чорний ящик», оскільки врахувати частку енергії від різних джерел їжі в той час було методично важко. У концептуальній моделі Хіла і Макліна [58] споживачі мікроорганізмів відділені від детритофагів і перебувають на тому ж трофічному рівні, що і хижакі I порядку. Інші концептуальні моделі і схеми відрізняються від цих лише незначними варіаціями. Істотно, що в цих схемах і відповідних дослідженнях інтерес викликало перетворення і засвоєння вуглеводів на перших трофічних рівнях, оскільки дослідники і «пасовищних» трофічних ланцюгів виходили

тільки з енергетичних уявлень на трофічну структуру, потік енергії і міграцію речовин-енергоносіїв в угрупованнях тварин. Недоліки енергетичної моделі трофічних взаємин в екосистемі викликали серйозну критику концепції трофічних рівнів і заперечення її значення для моделювання процесів у екосистемах.

Фактично ці концептуальні моделі не враховували останні досягнення у фізіології живлення і класичну теорію живлення, тобто необхідність балансу пластичних речовин і енергії в популяціях тварин. У результаті аналізу потоків елементів і сполук в угрупованнях ґрунтових тварин, їх балансу в популяціях, особливостей живлення була запропонована концептуальна модель, яка включає мікробіальну ланку в трофічних ланцюгах між субстратом живлення (рослинними тканинами – мертвими чи живими) і консументами – споживачами рослинних тканин [91]. Таким чином, трофічний ланцюг на розглянутому відрізку складається з трьох гетеротрофних рівнів: субстрат – мікроорганізми – фітоконсументи – зоококонсументи. Ця концептуальна модель враховує не тільки амінокислотне (білкове) живлення тварин, відносно якого фітофаги і фітосапрофаги (первинні і вторинні руйнівники) є споживачами мікроорганізмів чи хижакими, й те, що шляхи одержання організмом енергії й елементів (з'єднань) виявляються роз'єднаними. Якщо амінокислоти і білки, як основний конструктивний матеріал організму, фітоконсументи одержують від мікроорганізмів травного тракту, то основні енергоносії, функцію яких несуть цукри і ліпіди, тварини можуть одержати безпосередньо з поглиненого субстрату. Однак частину енергоносіїв тварини одержують при перетравленні мікроорганізмів і внаслідок діяльності мікроорганізмів. У фітосапрофагів, фітофагів і почасти в споживачів мікроорганізмів целюлозорозкладальні мікроорганізми травного тракту руйнують клітковину до простих цукрів. Саме недолік субстрату для целюлозорозкладальних мікроорганізмів у травному тракті великих фітосапрофагів визначає низьку біомасу популяцій великих сапрофагів в агроекосистемах. Лише так звані детритофаги, здатні використовувати ґрунтові мікроорганізми як джерело білка й амінокислот, а продукти розпаду ґрунтової органічної речовини – як джерело енергоносіїв, здатні жити у вкрай несприятливих умо-

вах ґрунтового пару. Цікаво, що й в агроекосистемах мікроорганізми також часто відчують недолік у трофічному субстраті [58].

Ряд елементів пов'язаний із ґрунтовими мінералами чи ґрунтовими органічними частками, а їх вміст у рослинному субстраті відносно малий (натрій, мідь, кремній, фосфор, хлор). Тому літофагія, чи поглинання ґрунту, дуже поширена серед великих ґрунтових сапрофагів і фітофагів та рослиноїдних хребетних. Мікроорганізми травного тракту можуть сприяти переходу елементів у рухливі з'єднання чи захоплювати їх своєю біомасою. Отже, для ряду елементів існують два чи навіть три шляхи надходження в організм фітоконсументів: безпосередньо з корму, з неорганічних з'єднань поглиненого ґрунту і через популяції мікроорганізмів травного тракту. Необхідність целюлози як компонента харчування для дощових черв'яків підтверджена недавно, причому черви віддають перевагу целюлозі, інкульованій мікроорганізмами. Ураженій мікроорганізмами клітковині опадів надають перевагу й інші великі безхребетні, наприклад мокриці.

На відміну від рослиноїдних хребетних і, очевидно, безхребетних, що використовують у їжу живі рослинні тканини, у безхребетних, які поглинають мертві рослинні залишки, мікроорганізми, що бурхливо розмножуються в травному тракті [55], не є обов'язково симбіотичними. Терміти і ряд комах, що розкладають деревину, скоріше становлять виняток серед «сапрофагів». У ряді рослиноїдних тварин симбіонти містяться у вакуолях спеціальних клітин – міцетоцитів, наприклад у попелиць, і синтезують амінокислоти, стероли, вітаміни для організму тварини.

У певні періоди росту і розвитку багато видів рослиноїдних тварин зазнають різкої нестачі білкових кормів, імовірно всього, певних незамінних амінокислот чи вітамінів, якими вони не можуть постачатися мікроорганізми, симбіотичними чи несимбіотичними. Те ж саме відбувається і при переущільненні популяції тварин. Тому канібалізм, зоофагію і некрофагію варто вважати звичайним явищем у популяціях тварин. Така «вторинна зоофагія» також дозволяє покрити потреби в незамінних амінокислотах і білках у критичні періоди життя тварин, хоча в звичайні періоди диплоподи задовольняють потреби в білку за рахунок копрофагії. Споживання як власних екскрементів, так і

екскрементів інших видів здійснюється тваринами для використання мікробіального білка.

Необхідно відзначити, що не тільки відмінності в міграції по ланцюгах з'єднань, що містять азот і енергоносії, виявляються при аналізі хімічного елементного складу різних ланок трофічного ланцюга. При великій подібності основного макроелементного складу всіх організмів виявляються розходження в концентрації мікроелементів, що іноді досягають кількох порядків. При цьому тварини і мікроорганізми значну частину мікроелементів можуть споживати не з субстрату першої ланки трофічного ланцюга (органічних сполук рослин), а з води чи мінеральних з'єднань ґрунту і гірських порід. Тому баланс мікроелементів у кожній ланці трофічного ланцюга, зокрема мікроорганізмів і тварин, складається з надходжень не тільки з їжею, що містить енергоносії.

Вивчення балансів біогенних елементів в окремих ланках трофічних ланцюгів у наземних екосистемах виявило ключову роль мікроорганізмів у накопиченні і визначенні шляхів біогенної міграції в екосистемах найважливіших елементів мінерального живлення (азоту, фосфору, калію) для рослин і тварин. Якщо для рослин мікроорганізми визначають доступність азоту і фосфору, очевидно, у мінеральній формі (хоча не виключене і поглинання цих елементів в органічній формі – амінокислоти, органічні фосфати), то тваринам мікроорганізми поставляють повноцінний білок, який ті не можуть одержати від рослин, та фосфор, основна маса якого в доступній для тварин формі міститься в мікробіальній біомасі.

Ці дані свідчать, що недостатньо класифікувати трофічні ланцюги за характером використовуюваного енергоносія, тобто поділяти їх на «пасовищні» і «детритні», оскільки функціонально вони не розрізняються. В обох випадках рослинна органіка (жива чи мертва) спочатку розкладається мікроорганізмами, а потім уже використовується тваринами. Не завжди можна строго розділяти «пасовищні» і «детритні» ланцюги і за ознакою місцезнаходження мікробів, що розкладають органіку усередині чи поза організмом тварини. «Внутрішні» трофічні ланцюги властиві багатьом тваринам-детритофагам. А для типових представників «пасовищних» ланцюгів, наприклад копитних і гризу-

нів, цілком звичайне використання біомаси грибів – похідного «детритного» трофічного ланцюга.

Цілком можливо класифікувати трофічні ланцюги не за типом використання енергетичного матеріалу, а за характером руху пластичних з'єднань (азоту, амінокислот, білків). Питання це вимагає окремого, самостійного розгляду, але деякі типи найбільш очевидні: перший – трофічний ланцюг, де мікробна ланка існує у вигляді «внутрішнього» трофічного ланцюга (у жуйних чи в деяких комах-кисилофагів з «бродильними камерами» у травному тракті); другий – мікроби розкладають органіку і нарощують свою білкову біомасу у відкритому середовищі, а тварини споживають чи самих мікробів (що звичайно для мікрофауни), чи напівперероблений рослинний субстрат разом з мікроорганізмами. Наприклад, описано трофічні ланцюги з одних мікробів і тварин (тобто без живої і без мертвої органіки вищих рослин) на дні океанів, де на чисто мікробному живленні утворені цілі біоценози з молюсків, актиній, коралів, крабів і риб. Нарешті, існує кілька варіантів трофічних ланцюгів, де в процесі продукування білкової маси беруть участь вищі рослини, а в її деструкції (у різних співвідношеннях) – мікроби, гриби, тварини.

1.4.8. Зоомікробіологічні ґрунтові комплекси

Концепція зоомікробіологічних ґрунтових комплексів була запропонована І. В. Стебаєвим [97]. У роботах цього дослідника було показано, що в передньому відділі кишкового тракту сапрофагів та фітофагів відбувається інтенсивний розвиток в першу чергу звичайної ґрунтової мікрофлори, що також супроводжується розвитком і специфічної кишкової флори. У сапрофагів має місце скорочення кількості грибів та збільшення кількості бактерій. Подальший розвиток цієї тенденції спостерігається в екскрементах тварин. При перетравленні рослинних решток відбувається форсування мікробіологічної сукцесії, яка звичайна для ґрунтів та підстилок. Специфіка розвитку мікрофлори в кишковому тракті фітофагів пов'язана з інтенсивним розвитком целюлозорозкладальних бактерій.

Зоомікробіологічний ґрунтовий комплекс (ЗМК) – це особливий функціональний блок біогеоценозу, що має симбіотичну природу як наслідок взаємодії ґрунтових мікроорганізмів та тварин. Регулярний пасаж частки популяцій вільноживучих мікроорганізмів через тіла та екскременти тварин є важливою умовою підтримання популяцій мікроорганізмів у ландшафті [97].

Функціонування ЗМК визначається шістьма ланками (рис. 3). Вони перетворюють ту частину біологічного потоку речовин, що проходить через ЗМК в найбільш форсованій та керованій механізмами регуляції.

1. Ланка управління кругообігом за допомогою пошуку найбільш ефективного для мінералізації об'єкта у фітомасі або мортмасі. Рух тварин в межах рослинних асоціацій не випадковий та хаотичний. Часто вони переміщуються в напрямку певних видів рослин. Вибірковість поїдання та перетравлення заснована на фізіологічній сумісності організму консумента та редуцента, а також придатності останнього до підтримання життєдіяльності тварин.

2. Ланка управління за допомогою розвитку синергічних зоомікробіотичних процесів при переробці живої та мертвої рослинної маси. Має місце фізіологічна ефективність засвоєння тільки малої частки корму, що поглинається безхребетними. Це проявляється в асиміляції тваринами переважно речовин, що легко засвоюються. Захват залишкових кількостей їжі становить основу розвитку мікроорганізмів. Цьому сприяє порушення целюлозних оболонок рослинних тканин щелепами тварин, що відкриває доступ мікроорганізмів до сполук азоту, які екрановані целюлозою.

Достатній спектр ґрунтових мікроорганізмів разом з їжею отримують безхребетні – сапрофаги та фітофаги. Так створюються умови для початку функціонування особливої мікробіологічної гілки процесів розкладання та мінералізації фітомаси.

Сукцесійні зміни нормальної мікрофлори в процесі переробки кормової маси в кишковому тракті характеризуються збільшенням кількості флюоресцентів, пектинорозкладальних форм та, особливо, підвищенням співвідношення між кількістю мікроорганізмів, що розвиваються на КАА та МПА. Це співвідношення може розумітися як коефіцієнт мінералізації (КМ).

Фітофаги призводять до збудження та активної реалізації мікробіотичної сукцесії, що звичайно відбувається в підстилці та

грунті, але в цих середовищах вона займає довгий час. Сапрофаги наближають сукцесію до фінальних стадій, але вже до тих, що звичайні в самому ґрунті. Тварини сприяють швидкому закінченню звичайної мікробіологічної сукцесії, що відбувається в профілі ґрунту.

3. Ланка управління кругообігом за допомогою корекції розвитку мікрофлори з боку популяційних та групових фак-

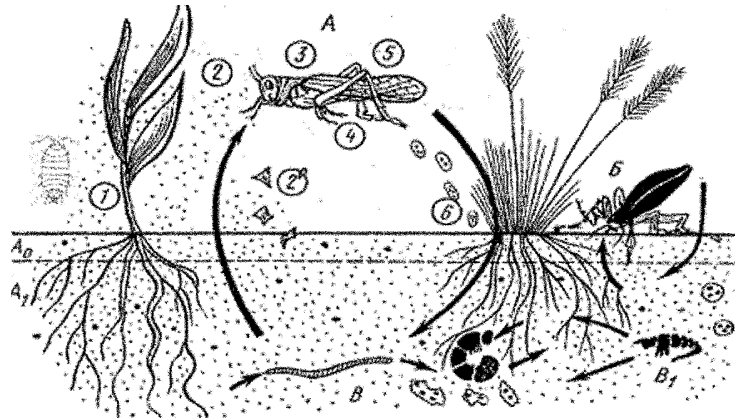


Рис. 3. Схема функціонування основних компонентів зоомікробіотичного комплексу (ЗМК) в степу. За І. В. Стебасвим [97] з доповненнями: А – саранові; Б – жуки-чоротілки; В – кільчасті черв'яки, мокриці та личинки комах; В₁ – ногохвістки; А₀ та А₁ – горизонти ґрунтового профілю; 1–6 – ланки функціонування ЗМК.

торів. На активність ЗМК впливає статева структура популяцій тварин. Різні статеві та вікові групи тварин відрізняються за особливостями своєї екології. Тому часто спостерігається, що їх кишковий тракт різною мірою заселений мікрофлорою. Це обов'язково впливає на особливості ЗМК. Екологічний стан популяції є важливим чинником, що керує ЗМК. Чим вища чисельність безхребетних, тим вища загальна кількість мікроорганізмів в екскрементах тварин.

4. Ланка управління кругообігом завдяки підвищенню ефективності засвоєння рослинами кінцевих продуктів

діяльності ЗМК здійснюється за допомогою синтезу в екскрементах біологічно активних речовин типу біотину, що стимулюють ріст та проростання рослин.

5. Ланка управління за допомогою корекції місця потрапляння екскрементів у ґрунт. Властивості екскрементів тварин через певний час зникають. Склад мікрофлори з часом після дефекації наближається до того, який є в навколишньому ґрунті. Тому важливим є місцезнаходження екскрецій. Діяльність фітофагів пов'язана з дерниною рослин, тому їх екскреції концентруються саме там. Вертикальні міграції великих сапрофагів забезпечують інокуляцію активної мікрофлори до глибоких шарів ґрунту. В ґрунті, який позбавлений личинок комах чи інших безхребетних, мікробна активність дуже знижується.

Таким чином, гранули екскрементів, багаті на мікрофлору, органігени та біостимулятори росту рослин, безпосередньо спрямовуються тваринами до кореневих шийок рослин. Це, в свою чергу, повинно підвищувати ефективність відновлення біомаси рослин та активізувати приріст продукції.

6. Ланка управління строками потрапляння рослинного опадів у ґрунт. Рослинний опад потрапляє на ґрунт періодично в кінці вегетаційного періоду. Живлення мертвим опадом та підстилкою або живими тканинами рослин протягом вегетаційного періоду можна розглядати як зміну та корекцію строків потрапляння в ґрунт речовин, що містяться в рослинах. Ці речовини потрапляють у ґрунт тоді, коли вони найбільше потрібні вегетуючим рослинам, а умови найбільш сприятливі до розкладу та перетворення мертвих решток.

Зоомікробіологічний ґрунтовий комплекс – це продукт довгої коеволюції рослин, тварин та мікроорганізмів. Він забезпечує кооперацію цих організмів у використанні ресурсу, а також прискорене відновлення кругообігу органігенів та вертикальної міграції речовин у біогеоценозах.

Розділ 2. ФУНКЦІОНАЛЬНІ КОМПОНЕНТИ ТВАРИННОГО НАСЕЛЕННЯ ҐРУНТІВ

2.1. ДОЩОВІ ЧЕРВИ

Анеліди колонізували морські, прісноводні і наземні місцеперебування. Понад 3500 видів так званих дощових черв'яків живуть у ґрунті. Найбільше вивченою і поширеною є родина Lumbricidae, представники якої особливо численні у Палеарктиці. Сільськогосподарська діяльність і промислове виробництво мали драматичні наслідки для цих тварин. Багато хто з великих видів (представники яких перевищують розміри 18–25 см) були витиснуті з сільськогосподарських і промислових територій і збереглися в рідких природних біогеоценозах. Дощові черви традиційно розглядаються як зручний біоіндикатор ґрунтової родючості. Ще Тапага у 1644 р. відзначав, що присутність птахів, наприклад, сорок і ворон на полі, які приваблюються безхребетними тваринами, здебільшого дощовими черв'яками, що витягаються на поверхню ґрунту при оранці, є гарним показником родючості ґрунту (цит. за Paoletti [301]).

Дощові черви являють важливий компонент тваринного населення різних екосистем помірних широт. У степовій зоні основна розмаїтість цієї групи тварин зосереджена в азональних та інтразональних угрупованнях. Степові угруповання бідні відносно кількості видів і досить нечисленні. Розмаїтість лісових, лугових і болотних угруповань відбивається в закономірностях зміни фауністичної й екологічної структури тваринного населення ґрунтів цих біогеоценозів, у тому числі і дощових черв'яків.

Азональні лісові угруповання в степу наведені різними типами лісу, класифікація яких запропонована О. Л. Бельгардом [10; 12]. У зв'язку зі зміною лісорослинних умов в роботі [41] розглядаються особливості комплексів дощових черв'яків.

Донедавна дощових черв'яків розглядали як групу екологічно однорідну, розділяючи усі відомі види переважно по їх відношенню до вологості ґрунту. Були зроблені спроби виділити, але не цілком удало, екологічні групи видів дощових черв'яків залежно тільки від їх приуроченості до певного ґрунтового ярусу [80]. Виявлені пізніше розходження в харчуванні різних видів

Lumbricidae [80] дали підставу розділити їх на «гумусоутворювачів», що харчуються рослинним матеріалом, який мало розкладений, і «гумусоспоживачів», які харчуються ґрунтовим перегноем, включаються в процеси переробки рослинних залишків на більш пізніх стадіях їх розкладання. У ході подальшого вивчення цієї групи безхребетних з'ясувалося, що існуючі екологічні розходження між видами і формами можуть бути поставлені у відповідність з деякими анатомо-морфологічними і фізіологічними розходженнями, що мають явно пристосувальний характер.

2.1.1. Морфоекологічні групи дощових черв'яків, пов'язані з харчуванням

Усі Lumbricidae – сапрофаги. При цьому одні з них, наприклад *Lumbricus terrestris*, здатні харчуватися рослинними залишками, які слабо розкладені, і навіть іноді зеленими частинами трав'янистих рослин, інші, як *Allolobophora caliginosa*, відносяться до «вторинних гумусоутворювачів» (за термінологією Дунгера (цит. за Т. С. Перель [80]), застосованою ним до інших систематичних груп безхребетних), тому що вони можуть використовувати в їжу лише в значній мірі перероблений рослинний матеріал [80]. Люмбрициди, що харчуються перегноем, який міститься в ґрунті, значно енергійніше перемішують і рихлять ґрунт порівняно з видами, для яких основним джерелом їжі є відмерлі рослинні залишки, які ще не зазнали деструкції.

Дощові черви, що використовують ґрунтовий перегній, не пігментовані або дуже слабо пігментовані і мають циліндричну форму тіла. Головна лопать в них погано відмежована, епілобична (відкрита) або проепілобична. Вони менш рухливі, ніж черви, що харчуються рослинними залишками, і мають нерідко більш примітивний пучкуватий тип розташування м'язових волокон у подовжній мускулатурі стінки тіла [78, 80].

Як пристосування до максимального використання органічних речовин, що утримуються в мінеральних шарах ґрунту, у ряду видів, що харчуються, заковтуючи ґрунт із диспергованими в ньому дрібними частками органічних залишків, відбувається збільшення усмоктувальної поверхні кишечника за рахунок збільшення поверхні тифлозолю (подовжнього жолобоподібного впинання дорсальної стінки кишечника в порожнину середньої кишки).

У цьому випадку на вентральній поверхні тифлозолю утворюються декілька (до 5) великих подовжніх складок, у той час як у більшості видів Lumbricidae тифлозоли на поперечному зрізі округлі або мають тільки вертикальну складчастість на латеральних поверхнях або двороздільні.

У видів, що використовують опад і подібні рослинні залишки, які розкладаються, тобто їжу, більш багату органічними речовинами, тифлозоли, навпаки, нерідко дуже маленькі, зовсім позбавлені складчастості – як подовжньої, так і вертикальної.

У видів, що використовують у їжу переважно рослинні залишки, які мало розкладені, форма кишечника чоткоподібна, а не циліндрична [78]. Вважається, що при чоткоподібній формі кишечника полегшується просування уздовж травної трубки харчової маси, що у цих видів має більш густу консистенцію, тому що містить менше мінеральних часток.

Однак розходження в пристосувальних ознаках між двома розглянутими групами люмбрицид, що відрізняються за характером використовуваної їжі, не вичерпуються особливостями будови травної системи. У ценозах, не порушених господарською діяльністю людини, значні кількості відмерлих надземних частин рослин скупчуються на поверхні ґрунту. У зв'язку з цим здатність використовувати в їжу рослинні залишки, які мало розкладені, корелює у відповідних видів дощових черв'яків з наявністю адаптивних ознак, пов'язаних зі здатністю до виходу на поверхню. Вони мають інтенсивну пурпурову або буру пігментацію, сплюснений хвостовий кінець тіла і, нерідко, також більш рухливу, цілком відмежовану від першого сегмента (закриту епілобічну, або танілобічну), головну лопать, за допомогою якої здатні підтягувати до отвору ходу шматочки їжі. Ці форми звичайно більш рухливі і, за рідкісним винятком, мають більш досконалий (перистий) тип розташування м'язових волокон у подовжній мускулатурі стінки тіла. Вони також швидше, ніж ті види, що постійно живуть у ґрунті, реагують на подразнення. Обмінні процеси, судячи за кількістю вживаного кисню на одиницю ваги, у черв'яків, що харчуються рослинними залишками, йдуть помітно інтенсивніше, ніж у видів, що належать до «вторинних гумусоутворювачів» [78].

Таким чином, у зв'язку з розходженнями в характері використовуваної їжі серед дощових черв'яків можуть бути виділені два морфоекологічних типи, тому що ці розходження супроводжу-

ються низкою адаптивних ознак. При цьому черви, які належать до типу тих, що харчуються на поверхні неперегнілими рослинними залишками, мають комплекс більш прогресивних ознак порівняно з формами, що живляться ґрунтовим перегноєм.

2.1.2. Морфоекологічні групи дощових черв'яків, пов'язані з вертикальним розподілом у ґрунті

При поділі Lumbricidae на екологічні групи, базуючись на особливостях вертикального розподілу в ґрунті, необхідно врахувати, що вихід на поверхню і вхід у глиб ґрунту обумовлені різними факторами. Виходять на поверхню ґрунту, але не обов'язково живуть там постійно черви, здатні використовувати в їжу відмерлі надземні частини рослин. Відхід у глиб ґрунту – реакція на несприятливі гідротермічні умови. Це не було враховано при спробах розділити Lumbricidae на екологічні групи за їх вертикальним розподілом у ґрунті. Так, В. К. Балугев [8] усі види, в яких є пурпурова пігментація, у тому числі і *Lumbricus terrestris*, який проникає в ґрунт на велику глибину, відносить до «верхньоюрусних» видів. Види з бурою пігментацією (у тому числі вид *Allolobophora longus*, який живиться на поверхні, але мігрує глибоко в ґрунт при несприятливих умовах) віднесені ним до «середньоюрусних», а непігментовані види *A. caliginosa*, *A. rosea*, названі «нижньоюрусними», незважаючи на те, що вони в активному стані тримаються в гумусовому горизонті, а діпаузують на відносно невеликій глибині. Згодом Вільке [78, 80] запропонував більш логічний екологічний поділ Lumbricidae, виділивши в одну групу види, які мешкають на поверхні ґрунту, в іншу – тих, що живуть у гумусовому горизонті ґрунту (яких він поділяє у свою чергу на тих, що мігрують усередину ґрунту під час діпаузи і на тих, що не діпаузують та живуть у постійно вологих ґрунтах), і в окрему групу об'єднавши великі види, що прокладають у ґрунті глибокі ходи.

Схема, запропонована Вільке, була прийнята багатьма дослідниками [149]. Буше дає лише більш докладну характеристику виділених Вільке форм, назвавши їх *epigees*, *aneciques* і *endogees* і відмовившись від поділу «внутріґрунтових» черв'яків (*endogees*) на дві групи. Види, об'єднані в перші дві групи, належать до типу черв'яків, що харчуються на поверхні ґрунту, третя група «внут-

рігрунтових» черв'яків – до типу люмбрицид, що харчуються ґрунтовим перегноєм. Однак із результатів лабораторних і польових спостережень видно, що поділ першого морфоекологічного типу за ознакою вертикального розподілу в ґрунті на дві групи є помилкою. Крім великих видів черв'яків-норників («apesciques», за Буше), що мають постійні глибокі ходи, які вони рідко залишають, тому що, харчуючись і спаровуючись на поверхні ґрунту, висувають з ходу тільки передній кінець тіла, і видів, що мешкають на поверхні (підстилкових), є третя група – ґрунтово-підстилкових видів, яку всі згадані вище автори неправильно поєднують з формами, які мешкають на поверхні. На відміну від тих, що мешкають на поверхні, такі види, як *L. tubellus*, тримаються переважно в мінеральному шарі ґрунту, як це показують лабораторні спостереження і результати пошарових обліків при розкопках. Представляючи, як і норники, групу видів, що живуть у мінеральній частині ґрунту, вони, однак, рідко проникають у ґрунт глибше 20–30 см і вимагають інших умов зволоження. Норники краще переносять періодичне пересихання ґрунтів, але можуть жити лише в добре дренажному ґрунті. Ґрунтово-підстилкові види більш вологолюбні, краще миряться з перезволоженням, населяючи навіть заболочені ґрунти.

Норники і ґрунтово-підстилкові люмбрициди можуть розглядатися як групи, які заміщують одна одну, тому що крайні умови зволоження, у яких представники тієї або іншої з них можна зустріти, надто розрізняються за режимом вологості. Так, норники можуть жити в районах з середземноморським кліматом, а ґрунтово-підстилкові форми заходять далеко на північ, населяючи заболочені ґрунти тайги. Морфологічні відмінності ґрунтово-підстилкових черв'яків і норників зводяться в основному до розходжень у розмірах і забарвленні, яке у норників звичайно добре виражене лише в передпрасковій частині, а в ґрунтово-підстилкових форм розподіляється більш рівномірно. У тих форм, які мешкають на поверхні, крім розмірних відмінностей, є ряд особливостей організації, що відрізняють їх від двох інших груп розглянутого типу. Такі види мають значно тоншу кутикулу, ніж черви, що живуть у мінеральній частині ґрунту. Товщина кутикули в них складає 67% від товщини епітелію, а в *L. tubellus* і *L. terrestris*

– 11–12%. Хлорогогенна тканина в поверхневих форм одношарова, на відміну від багатошарової в дощових черв'яків, що ведуть інший спосіб життя. Особливості будови тифлозолю й інших частин кишечника, властиві черв'якам, що використовують у їжу рослинний матеріал, який мало розкладений, виражені в поверхневих форм найчіткіше. Більш важко розділити за характером вертикального розподілу в ґрунті форми, що харчуються ґрунтовим перегноєм. Природно, що усі вони активні в гумусовому горизонті, де міститься основний запас органічних речовин, що надходять у ґрунт, зокрема, у вигляді коренів, які відмирають. Відомо, однак, що такі черви проникають і в нижні ґрунтові шари, сприяючи поглибленню гумусового горизонту і утворюючи свої ходи, чим збільшують шпаруватість ґрунту. Певною мірою це відбувається й у період активної діяльності черв'яків, але значно глибше гумусового горизонту більшість з них іде лише за несприятливих сезонних умов. Улітку, при висиханні верхніх шарів ґрунту, і восени, при настанні холодів, вони мігрують на глибину 60–90 см, де згортаються усередині побудованих з копролітів земляних капсул і впадають у стан діапаузи. Здатність до діапаузи пов'язана з низкою фізіологічних адаптацій: здатністю накопичувати велику кількість запасних речовин (глікогену) у хлорогогенній тканині, значним підвищенням вмісту гемоглобіну в крові під час діапаузи [78; 80].

Не усі види черв'яків можуть діапаузувати [8]. Цієї здатності немає в багатьох видів, що харчуються на поверхні ґрунту. При несприятливих умовах вологості вони перестають харчуватися і закупаються ходи [8], але не інкапсулюються. Але і серед представників мешканців мінерального шару ґрунту є види, у яких ця здатність є, хоч і погано виражена. Так, черви виду *Octolasion lacteum* переходять у стан діапаузи пізніше, ніж інші види, і утворюють більш пухкі клубки, причому вони споруджують земляні капсули значно повільніше. Цей вид гірше, ніж багато інших, власне ґрунтових черв'яків, пристосований до періодичного пересихання верхніх ґрунтових шарів і зустрічається переважно в місцях з постійно вологим ґрунтом. Навпаки, перезволоження *Octolasion lacteum* переносить краще, ніж інші дуже поширені ґрунтові види, тому що має деякі пристосувальні ознаки (густа підшкірна мережа кровоносних судин, високий вміст гемоглобіну в крові [19]), що дозволяють черв'якам цього виду населяти перенасичені вологою та погано аеровані ґрунти.

Існують розходження термостійкості коконів підстилкових і ґрунтових видів дощових черв'яків. У цілому, термостійкість коконів залежить від ступеня дегідратації: чим він вищий, тим вища морозовитривалість. Так, підстилкові види *Dendrobaena octaedra*, *Dendrodrilus rubidus tenuis* і *Dendrodrilus rubidus* здатні переносити набагато нижчі температури, ніж такі види, як *Aporrectodea caliginosa* і *Allolobophora chlorotica*. Найбільш холодостійким є *Dendrobaena octaedra*, кокони якого зберігають життєздатність при температурі – 8°C протягом 3 місяців і при –13,5°C протягом двох місяців [19].

Серед власне ґрунтових форм можна виділити також групу видів черв'яків великих розмірів, що глибоко проникають у ґрунт і утворюють постійні глибокі ходи, як норники, але живляться, на відміну від них, у гумусовому горизонті. Такі види (*Allolobophora* (*Svetlovia*) *kaznakovi*, *A. (S) sokolovi* і ін.) поширені в Середній Азії в ґрунтах підгірних рівнин і нижніх частин схилів. У таких місцевостях, де лесові ґрунти швидко висихають, наявність постійних ходів, що ідуть на глибину 1–1,5 м, дозволяє черв'якам швидко мігрувати всередину і там інкапсулюватися. При сільськогосподарському освоєнні ґрунтів ці види зникають [78; 80].

Таким чином, власне ґрунтові форми за характером вертикального розподілу в ґрунті також можна розділити на три групи, до яких може бути застосована термінологія, запропонована В. К. Балувєвим [8], але дещо іншого змісту: 1) верхньоярусні черви постійно живуть у гумусовому горизонті; 2) середньоярусні проникають у більш глибокі шари (до 40–60 см, рідко глибше) тільки при несприятливих гідротермічних умовах; 3) нижньоярусні мають постійні глибокі (до 1–1,5 м і глибше) ходи.

2.1.3. Підгрупи амфібіотичних форм

Багато видів Lumbricidae можуть тривалий час перебувати у сильно перезволоженому і навіть у затопленому ґрунті [78, 80] і лише в деяких з них життєвий цикл пов'язаний з водним середовищем. До таких амфібіотичних люмбрицид належить *Allolobophora dubiosa*. Показано, що ці черви досягають статевої зрілості тільки в ґрунті, покритому шаром води. У затоплений водою ґрунт відкладаються яйцеві кокони. Те ж можна спостерігати й у *Eiseniella tetraedra*. Амфібіотичні види здатні харчувати-

ся під водою, або переробляючи перегній, що міститься в ґрунті, як це описано для *A. dubiosa*, або використовуючи рослинні залишки, що накопичуються на дні в прибережній частині водойм, як, наприклад, *Eiseniella tetraedra*. Ці види, однак, якийсь час можуть існувати й у ґрунті, не залитому водою. У *A. dubiosa* відзначена навіть здатність у посушливий період діапаузувати на глибині 60–90 см. Амфібіотичні види мають деякі пристосувальні ознаки, пов'язані зі здатністю жити під шаром води. У них розширений чотиригранний або тригранний хвостовий кінець тіла, коливальні рухи якого в товщі води полегшують газообмін, як це відомо і для таких типово водних олігохет, як трубочники. Перераховані особливості біології і деякі особливості будови дають підставу для розгляду амфібіотичних видів як специфічної підгрупи у межах відповідних груп типів пристосувань [78; 80].

2.1.4. Вплив факторів зовнішнього середовища на розподіл дощових черв'яків

Одним із найважливіших факторів, що визначають розподіл дощових черв'яків, є вологість ґрунту. Механізм цього впливу вивчався в роботі [175]. У завдання дослідження входило з'ясувати, що саме визначає вплив на розподіл дощових черв'яків: кількість вологи, що міститься в ґрунті, або ж її вологоємність. Удалося встановити, що граничною величиною, після якої дощовий черв'як *Aporrectodea rosea* реагує на сухість ґрунту і намагається уникнути її, є 300 КПа. Реакція на сухість у цього виду визначається усмоктувальною силою ґрунту і не залежить безпосередньо від кількості води в ґрунті. Для дощового черв'яка *A. trapezoides* встановлено, що гранична величина сприйняття сухості залежить від механічного складу ґрунту і змінюється в межах від 15 до 300 КПа відповідно від легких піщаних до глинистих ґрунтів.

На основі даних, отриманих в Австралії в межах території, що характеризується середземноморським кліматом, був проведений множинний регресійний аналіз взаємозв'язку загальної щільності населення дощових черв'яків і їх біомаси з різними фізичними і хімічними властивостями ґрунту. Він показав у цілому слабе відношення між цими параметрами (значимий коефіцієнт кореляції

перебував у межах 0,53–0,1), особливо для біомаси. Відносно сильний позитивний зв'язок відзначений між загальною щільністю дощових черв'яків і ґрунтовим рН, вологістю і стабільністю ґрунтових агрегатів. Цей зв'язок найбільшою мірою з усіх досліджених видів характерний для дощового черв'яка *A. caliginosa*. Для дощового черв'яка *L. tubellus* виявлений позитивний зв'язок щільності розподілу з кількістю органічного вуглецю в ґрунті і негативний зв'язок з кількістю в ньому калію. Виявлено позитивний зв'язок між річною кількістю опадів і кількістю дощових черв'яків. При зміні цього показника від 300 до 1100 мм у рік коефіцієнт кореляції з щільністю дощових черв'яків склав 0,35 [282].

2.1.5. Вплив дощових черв'яків на розподіл ґрунтових тварин

У деяких роботах ґрунтови ходи дощових черв'яків розглядаються як мікропомешкання, якому надають перевагу мікроартроподи без виділення привабливих позитивних факторів [134; 249]. Важливим впливом рийної діяльності черв'яків є ефект на ґрунтову структуру [336]. Ґрунтови колемболи дуже чутливі до щільності ґрунту і зменшення шпаруватості викликає зменшення кількості цих тварин. Тому крупніші колемболи більш чисельні в тих місцях, де вища щільність дощових черв'яків [250; 267]. Позитивний вплив дощових черв'яків на мікроартропод обумовлений збільшенням утримання води в ґрунті [250], або дренажу [202]. Показано, що розподіл одного з видів колембол *Heteromurus nitidus* у градієнті ґрунтового рН контролюється присутністю дощових черв'яків. Даний вид колембол уникає кислих ґрунтів і віддає перевагу нейтральним і слаболужним, а дощові черви виступають як фактор, що сприяє зниженню кислотності. Це стимулює зростання чисельності колембол [335]. Деякі види бактерій, включаючи актиноміцетів, більш чисельні у свіжих копролітах, ніж у навколишньому ґрунті, що може приваблювати мікроартропод [271]. У лабораторних умовах встановлено, що нори дощових черв'яків *Aporrectodea caliginosa* і *Lumbricus terrestris* приваблюють колембол *Folsomia candida*. У польових умовах перевагу колемболами нір дощових черв'яків відзначено

тільки в тих випадках, коли ґрунт сильно утрамбований транспортом [399].

Досить сильно впливають дощові черви на структуру угруповань ґрунтових нематод. При присутності дощових черв'яків спостерігається значне зростання популяцій нематод, що харчуються мікрофлорою при різкому скороченні фітопатогенних форм [349].

За відсутності дощових черв'яків в експериментальних умовах значне зростання популяції грибів інгібує розвиток фауни найпростіших і бактерій. Крім того, спостерігається явище диференціальної чисельності мікроорганізмів у різних розмірних агрегатах ґрунту. Під діяльністю дощових черв'яків досягається баланс між різними компонентами живого населення ґрунтів, відзначається зростання популяції найпростіших і нематод, знижуються розходження метаболічного потенціалу бактерій у різних фракціях ґрунту [349].

Дощові черви *Lumbricus terrestris* в умовах мікрокосму сприяють збільшенню щільності ґрунтових найпростіших у 3–19 разів і зростанню виділення вуглекислого газу. Як одне з пояснень інтенсифікації мікробіальної активності і збільшення чисельності найпростіших висувається гіпотеза про стимулювальний вплив екскрецій дощових черв'яків [144]. Просторовий розподіл дощового черв'яка *Aporrectodea caliginosa* (Savigny) корелює з чисельністю ґрунтових амеб. Як доказ харчування дощових черв'яків найпростішими є той факт, що молоді представники зазначеного виду в умовах присутності в ґрунті амеб зростають удвічі швидше, ніж без найпростіших. У копролітах дощового черв'яка *Octolasion lacteum* міститься набагато менше фізіологічно активних найпростіших, ніж у навколишньому ґрунті [147].

Вміст у копролітах дощового черв'яка *Lumbricus terrestris* вуглецю, азоту, відношення C/N, мікробіальна біомаса, рівень респірації набагато вищі, ніж у навколишньому ґрунті. Виявлено, що чисельність кліщів *Gamasina* і *Uropodina*, а також нематод у копролітах набагато вища, ніж у ґрунті, у той час як орібатидні кліщі *Brachychthonidae*, *Orpiidae*, *Poronota* надають перевагу навколишньому ґрунті. Загальна щільність комплексу колембол мало відрізнялася в ґрунті і копролітах дощових черв'яків. Однак деякі види цих тварин надають перевагу або ґрунту, або копролітам. Велика щільність таких видів, як *Isotoma violacea*,

Folsomia quadrioculata, *F. manolachei*, *Onychiurus furcifer* і *Stenaphorurella denisi* спостерігається в копролітах, тоді як щільність *Lepidocyrtus lanuginosus* значно вища в ґрунті [266]. Копролітам – щонайменше тимчасово – надають перевагу багато тварин, які їх використовують як мікромісцеперебування, або рефугіуми. Вони можуть розглядатися як здатні сприяти формуванню різноманіття ґрунтових безхребетних.

2.1.6. Вплив дощових черв'яків на властивості ґрунту і мікрофлору

Ґрунтові безхребетні активно змінюють ґрунтову структуру, розміри ґрунтових часток і просторовий розподіл рослинної підстилки, виступаючи як діяльна екосистемна група («ecosystem engineers») [225]. Зоогенна просторова гетерогенність ґрунтового профілю робить свій внесок у підтримку високого різноманіття ґрунтових організмів і впливає на біогеохімічну циркуляцію речовин [124; 125; 135]. Харчування, екскреторна діяльність і риття нір дощовими черв'яками сильно змінює ґрунтову структуру, мікробіальні угруповання і динаміку хімічних процесів. Ефект дощових черв'яків на ґрунтові процеси розрізняється між екологічними групами і видами дощових черв'яків. Дощові черви *Lumbricus terrestris* та інші норники можуть розглядатися як одні з найбільш функціонально діяльних ґрунтових тварин помірної зони. Bouche [149] визначив зону товщиною 2 мм поблизу нір дощових черв'яків як дрилосферу. Однак реальний простір, який зазнає впливу дощових черв'яків, може бути як меншим, так і більшим зазначеної межі. Пізніше термін «дрилосфера» був використаний у більш широкому розумінні як частина ґрунту, що зазнає впливу будь-якого виду діяльності дощових черв'яків, включаючи екскреторну [145; 240]. У сучасних роботах зустрічається тлумачення зазначеного терміну як простір, що безпосередньо контактує зі стінкою ґрунтового ходу дощового черв'яка [240]. Ці автори провели роботу з вивчення мікробіального дихання і біомаси, рівня поживних речовин у норах дощового черв'яка *Lumbricus terrestris*.

У табл. 2 показана зміна властивостей ґрунту залежно від віддалення від стінки ходу дощового черв'яка. У світлозабарвлених ґрунтах у липовому і дубовому лісах ходи дощових черв'яків виділяються темним офарбленням. Товщина забарвленої смуги на

глибині 5–10 см змінюється від 0 до 15 мм. Ходи черв'яків заповнені здебільшого екскрементами цих тварин, або рідше можна в них знайти фрагменти рослинної підстилки. В усіх біотопах вміст органічного вуглецю й азоту був значно вищим у дрилосфері (на відстані 2 мм від ходу нори). Ґрунт на відстані 10 мм мав проміжні характеристики порівняно з навколишнім

Таблиця 2

Ґрунтові властивості на відстані 2, 10 і 50 мм від стінки нори дощового черв'яка *Lumbricus terrestris* у липовому, дубовому і буковому лісах. Зразки відібрані в червні і жовтні [240].

Властивості ґрунту	Відстань від ходу нори					
	Червень			Жовтень		
	2 мм	10 мм	50 мм	2 мм	10 мм	50 мм
Липовий ліс						
C (%)	7,12	3,13	2,02	5,66	2,79	2,16
N (%)	0,37	0,22	0,17	0,31	0,22	0,18
C/N	19,45	14,25	12,29	18,42	12,75	12,02
pH (CaCl ₂)	5,58	4,88	4,40	5,07	4,60	4,42
Вологість (%)	53,90	33,61	30,58	42,81	31,38	29,35
Дубовий ліс						
C (%)	5,49	3,14	2,34	5,39	2,91	2,42
N (%)	0,36	0,30	0,24	0,36	0,27	0,24
C/N	15,30	10,35	9,67	14,86	10,91	10,17
pH (CaCl ₂)	5,11	4,73	4,47	5,10	4,65	4,44
Вологість (%)	59,75	40,37	34,35	56,61	38,72	35,29
Буковий ліс						
C (%)	13,22	7,51	6,36	11,30	7,62	6,29
N (%)	0,73	0,56	0,50	0,69	0,57	0,52
C/N	18,10	13,47	12,78	16,37	13,25	12,17
pH (CaCl ₂)	5,87	5,40	4,93	6,49	6,34	5,90
Вологість (%)	103,6	62,44	54,06	105,9	72,61	62,93

грунтом. В усіх біотопах зростання кількості азоту в стінці ходу було трохи менше, ніж вуглецю, унаслідок чого відношення C/N сильно зростає поблизу нори черв'яків. Спостерігається також зростання рН ґрунту та вологість у дрилосфері.

Дихання мікрофлори зростає в дрилосфері дощових черв'яків у 3,7-9,2 рази. Зміна мікробіальної біомаси зазнає тієї ж закономірності.

Кількість нір дощових черв'яків залежить від чисельності дощових черв'яків і засобу обробки ґрунту, якщо така є, і може досягати декількох сотень на квадратний метр [245]. У біотопах з високою щільністю населення дощових черв'яків об'єм нір може скласти істотну частину загального порового простору ґрунту і забезпечувати важливий шлях для руху води і повітря в ґрунті [245; 380]. Наприклад, на пасовищі, де переважали дощові черви-норники, об'єм нір склав 5 л, а площа поверхні нір $4,9 \text{ м}^2/\text{м}^2$ [329]. Екскременти дощових черв'яків містяться в їхніх норах, за рахунок чого відбувається збагачення стінок нір органічними речовинами. Збільшений вміст органічної речовини і мінеральних поживних речовин у дрилосфері стимулює зростання коренів рослин [196].

У стінках нір дощових черв'яків відбувається збільшення кількості вуглецю й азоту порівняно з навколишнім ґрунтом [196]. Кількість органічного вуглецю може зростати в 1,8–3,5 рази у дрилосфері. Зростання рН у дрилосфері можна частково пояснити накопиченням рослинних залишків, що мають більше рН, ніж навколишній ґрунт [329]. Крім того, виділення дощових черв'яків у вигляді мукусу можуть також сприяти зростанню рН ґрунту [344].

Дощові черви впливають на ґрунтову мікрофлору. Одним із найважливіших механізмів впливу олігохет на мікроорганізми є перенесення останніх по ґрунтовому профілю. Експериментальні дані показали, що рийна діяльність дощових черв'яків сприяє проникненню бактерій з поверхні ґрунту в його більш глибокі горизонти [372].

Уміст травного тракту дощових черв'яків надає різні умови для існування порівняно з навколишнім ґрунтом. У кишечнику формуються умови, сприятливі як для аеробних, так і анаеробних мікроорганізмів, у той час як у ґрунті частіше умови сприятливі для аеробних мікробів [229].

Для вивчення впливу дощових черв'яків на різні властивості ґрунтів, протікання ґрунтоутворювальних процесів і динаміку мікробіальної активності широко використовуються польові і лабораторні експерименти. Лабораторні експерименти проводяться в мікрокосмах – ємностях, у яких моделюються умови природних екосистем або їх компонентів.

Лабораторний експеримент із використанням мікрокосмів і радіоактивної мітки у вигляді важкого азоту дозволив з'ясувати характер впливу дощового черв'яка *Lumbricus terrestris* на динаміку азоту в ґрунті. Дощові черви споживали 13 мг сухої речовини рослинної підстилки на 1 м сирової ваги черв'яка за добу. Швидкість звільнення азоту за присутності дощових черв'яків зростала втричі. Потік азоту через біомасу тварин склав 0,13 мг азоту на 1 м^2 на добу. Розрахунок швидкості потоку азоту через популяцію цих дощових черв'яків показав, що 10% запасу азоту в популяції обновляється в протягом 85 діб [318]. Біомаса мікробіального вуглецю знижується в дрилосфері дощового черв'яка *Lumbricus terrestris* на 34–82%, а швидкість мінералізації вуглецю зростає в 2,3–7,5 рази порівняно з ґрунтом. Крім того, у норах черв'яків чисельність нематод зростає в 3,7–6,5 рази, а рівень неорганічного азоту збільшується на 21–78% [195].

Дощові черви значною мірою збільшують кількість нітрат-іона й амонію в ґрунті, які можуть бути екстраговані. При цьому скорочується кількість азоту, що міститься в біомасі ґрунтових мікроорганізмів. Очевидно, черви збільшують кількість форм азоту, які можуть бути екстраговані, шляхом споживання мікробіальної біомаси, збільшенням швидкості обороту і мінералізації [145]. Однак вплив дощових черв'яків на біомасу ґрунтових мікроорганізмів фіксується не завжди. Так, Willems та ін. [402] не вдалося виявити змін кількості в ґрунті NH_4^+ , який може бути екстрагований, і біомаси мікроорганізмів за присутності дощових черв'яків *Lumbricus terrestris* і *Aporrectodea tuberculata*. Ці черви призводили до зростання концентрації іона NO_3^- та інтенсифікації процесів мінералізації азоту в ґрунті. За оцінкою цих авторів, зазначені види дощових черв'яків із щільністю 5 екз./см^3 можуть мінералізувати близько 90 кг/га азоту в рік. У цілому екскрементам дощових черв'яків властиве насичення азо-

том порівняно з навколишнім ґрунтом. Джерелом азоту є споживані черв'яками рослинні залишки. [303].

Присутність дощових черв'яків *L. rubellus* і *E. fetida* збільшувала інтенсивність ґрунтового метаболізму і доступність азоту в умовах експерименту незалежно від температури (15° і 22,5°С) і виду рослинних залишків як джерела поживних речовин. На фоні збагачення ґрунту азотом і зростання виділення вуглекислого газу під дією дощових черв'яків відбувається зменшення біомаси мікроорганізмів [332].

Дощові черви є динамічними учасниками ґрунтових екосистем. Вони споживають органічні залишки і полегшують перерозподіл органічної речовини по ґрунтовому профілю [262; 337; 408]. Існує безліч досліджень, у яких показано вплив дощових черв'яків на потік поживних речовин у ґрунті. Виявлено, що копроліти дощових черв'яків містять підвищену кількість NH_4 , NO_3 , Mg, K і P щодо навколишнього ґрунту [200; 255; 304; 369]. Мікробіальна трансформація азоту, пов'язана з норами дощових черв'яків, спричиняє зростання нітрифікації і денітрифікації.

У дрилосфері дощового черв'яка *Lumbricus terrestris* відзначений підвищений вміст нітратів порівняно з навколишнім ґрунтом [303].

Варто розрізнати процеси збагачення ґрунту поживними речовинами (Nutrient-enrichment processes – NEP), пов'язані з механічним залученням органічної речовини в ґрунт, і процеси, пов'язані з пасажем органіки через кишечник черв'яків (gut-associated processes – GAP). Перший комплекс процесів (NEP) відповідальний за збільшення кількості мікроорганізмів, що відзначається в умовах присутності дощових черв'яків у ґрунті. Пасаж органіки через кишечник (GAP-процеси), наприклад у *Lumbricus terrestris*, може викликати зниження метаболічної активності в екскреціях. Це виявляється у зменшенні виділення копролітами вуглекислого газу порівняно з навколишнім ґрунтом. Така тенденція може розглядатися як сприятлива для накопичення в ґрунті мікробіальної біомаси і для структурних перебудов мікробіального комплексу у бік переваги так званих K-стратегів [170].

Пасаж ґрунту через кишечник дощового черв'яка *Lumbricus rubellus* не викликає достовірного збільшення маси органічного вуглецю в ґрунті. Швидкість проходження їжі через кишечник склала 6–8 годин. Однак було відмічено збільшення швидкості

виділення вуглекислого газу в ґрунті, що пройшов через кишечник, а також зростання чисельності бактерій, вміст вологи і розчинного органічного вуглецю [166].

Вплив дощових черв'яків на процеси міграції вуглецю в ґрунті вивчений експериментально. В експерименті задіяні два види любрицид – ґрунтово-підстилковий *Lumbricus rubellus* і власнеґрунтовий *Aporrectodea caliginosa*. Міткою ґрунтового вуглецю служив вуглець ^{14}C , а ізотоп, що міститься в підстилці, ^{13}C . Діяльність обох видів на статистично значимому рівні збільшувала потік вуглецю через ґрунтову екосистему. Ця тенденція взаємозалежна зі зменшенням біомаси мікрофлори у верхніх ґрунтових горизонтах і підстилці. Діяльність *Aporrectodea caliginosa* викликає також зменшення біомаси і ґрунтової мікрофлори [408].

Добова екскреція азоту дощовими черв'яками *Lumbricus terrestris* і *Allolobophora caliginosa*, що харчуються листами ільма, складає 268,8 і 87,5 мкг N/г живої ваги черв'яка відповідно [295].

Гриби і дощові черви є важливими членами ґрунтового угруповання і їхні взаємодії значно впливають на мікробіальні процеси в ґрунті. Дощові черви можуть впливати на гриби безліччю способів, включаючи зміну фізичних і хімічних властивостей навколишнього середовища [383]. Гриби є важливим компонентом дієти дощових черв'яків [167; 181]. Було показано, що дощові черви віддають перевагу харчовим субстратам колонізованих певними видами грибів, а гриби ушкоджуються при пасажі через травний тракт дощових черв'яків.

Механічна діяльність дощових черв'яків, пов'язана з пересуванням у ґрунтовому профілі, поліпшує умови повітрообміну, зволоження, міграції поживних речовин. Так, популяція дощового черв'яка *Aporrectodea caliginosa* щільністю 100 екз./м² здатна проробити 1058 км на 1 га поверхні ґрунту протягом одного тижня і втягнути в механічний оборот близько 7,9 тонни ґрунту [162]. Цей вид здатний продукувати на добу близько 362 мг сухої ваги копролітів на 1 г сирової ваги черв'яків при температурі 5°С і до 2353 мг при температурі 15°С. Для ювенільних стадій *Lumbricus terrestris* цей показник складає 242 мг при температурі 5°С і 713 мг при 10°С. Уміст кишечника складає 6,7–15,5% від сирової ваги тварини в *Aporrectodea caliginosa* і 9,7–14,7% у *Lumbricus terrestris*. Популяції цих видів щільністю 346–471 екз./м² із середньою біо-

масою 56,9–61,2 г/м² можуть продукувати близько 18–22 кг/м² копролітів у рік. Біологічна продукція може варіювати від 81,7 до 218,5 г/м². Швидкість повернення азоту в ґрунт у зв'язку зі смертністю тварин складає 1,5–3,9 г/м² [165].

Вивчення дрилосфери дощових черв'яків, які спільно мешкають, – *Lumbricus terrestris* L. і *Aporrectodea caliginosa* Sav. – показало, що довжина нір цих тварин складає 180 і 1260 м/м² на глибинах 80 і 30 см відповідно. Коренями рослин зайняті 18 і 60% нір на глибинах 15 і 80 см відповідно [315].

Відома роль дощових черв'яків у формуванні стабільних ґрунтових агрегатів. Дослідження, проведені в Каліфорнії, показали, що в діброві віком 41 рік під дією дощових черв'яків сформувався зоогенний горизонт *A* потужністю 7 см, що складається майже цілком з копролітів. Горизонт містить близько 90% водостабільних агрегатів, а вміст органічного вуглецю перебуває на рівні 35 г/кг. Характерна дуже висока насиченість профілю гіфами грибів. У хвойному насадженні того ж віку, де щільність дощових черв'яків набагато нижча, горизонт *A*, потужністю близько 1 см і цілком позбавлений копролітів, містить 78% водостабільних агрегатів і 12,9 г/кг органічного вуглецю [197]. Ґрунтові агрегати, що пройшли через кишечник дощових черв'яків, збільшують свою механічну міцність і водостабільність. При цьому міцність на розрив агрегатів, що утримуються в копролітах, тим вища, чим більший вміст глини і карбонатів у навколишньому ґрунті. Механічні процеси в кишечнику дощових черв'яків дестабілізують ґрунтові агрегати, а біохімічні процеси виступають як їх антагоністи і ведуть до стабілізації [344].

2.1.7. Біохімічні зміни дощових черв'яків в умовах забруднення ґрунту

Молекулярні маркери біологічних ефектів токсикантів на організм (біомаркери) можуть бути використані як діагностичні і прогностичні тести ранньої детекції й оцінки забруднення навколишнього середовища, особливо при низьких концентраціях токсикантів і у випадках забруднення складними сумішами поллютантів [343]. Дощові черви в ґрунтах помірної зони складають 60–80% загальної біомаси ґрунтової фауни [344; 345], що робить їх одним з підходя-

щих об'єктів для біоіндикації впливу токсикантів на навколишнє середовище [359; 362].

Поліциклічні ароматичні вуглеводні (ПАВ), включаючи бензо(а)пірен, є дуже поширеними токсикантами навколишнього середовища і часто можуть бути знайдені в досить високих концентраціях у межах антропогенних територій.

Метаболізм ПАВ включає перетворення цих гідрофобних ксенобіотиків у більш полярні речовини. Перша стадія цього процесу (функціоналізація) складається з включення специфічної функціональної групи в молекулу вуглеводню, що повинна буде трансформуватися в ході наступного метаболізму в другій фазі (кон'югації). У деяких випадках після протікання першої фази метаболізму можуть виникати речовини більш токсичні, ніж вихідні [169]. ПАВ піддаються перетворенням у двох головних напрямках: електронна оксидація і монооксигенізація [157]. У першому випадку утворюються радикальні катіони, а в другому – оксигенізовані метаболіти. Монооксигенізація пов'язана з системою оксидаз зі змішаною функцією. До їх числа належать цитохроми P450 і b5.

Радикальні катіони можуть бути здатними ковалентно зв'язуватися з нуклеофільними групами клітинних макромолекул, таких як білки. Радикальні катіони й оксигенізовані метаболіти можуть індукувати пошкодження мембран, наприклад, шляхом ініціювання пероксидатації ліпідів [161]. Клітини і тканини захищають себе від цих реактивних кисневих елементів за допомогою ферментів, наприклад, каталази, і молекул невеликої молекулярної ваги, таких як глутатіон, що діють як антиоксиданти. Каталаза відновлює воднепероксиди. Глутатіон відіграє ключову роль у захисті клітин від окисних процесів і ксенобіотиків завдяки тому, що він є субстратом для глутатіон-пероксидази і сприяє регенерації аскорбінової кислоти і токоферолу.

Вивчення впливу бензо(а)пірену в різних концентраціях і протягом різного часу на біохімічні показники дощового черв'яка *Eisenia fetida andrei* дозволило з'ясувати механізм дії поліциклічних ароматичних вуглеводів і визначити можливості для використання біохімічної відповіді черв'яків як біомаркера для моніторингу забруднених ґрунтів і для сублетальних тестів якості ґрунту в лабораторії [333]. Уже при відносно невеликих концентраціях токсиканта (бли-

зько 50 мкг/кг) були відзначені біохімічні зміни ферментів, пов'язаних з цитохромом P450.

2.1.8. Співвідношення між присутністю важких металів у ґрунті і їх концентрацією у тканинах дощових черв'яків

Дощові черви є важливим компонентом ґрунтової біомаси і відіграють важливу роль у підтримці структури і родючості ґрунту. Процеси, пов'язані з діяльністю дощових черв'яків, такі, як дренаж, аерація, залучення органічних речовин у мінеральні ґрунтові горизонти і їх розкладання, мають велике значення для поліпшення властивостей ґрунту і його якості. Крім того, дощові черви є важливим компонентом наземних харчових ланцюгів і можуть складати істотну частину раціону птахів, дрібних ссавців, рептилій та інших тварин. У зв'язку з цими властивостями вони часто використовуються як індикаторні організми для оцінки потенційного впливу хімічних сполук на ґрунтові організми і на інші групи наземних тварин, пов'язані з ґрунтом трофічними зв'язками. Розроблено стандартизований тест для кількісної оцінки впливу хімічних речовин на черв'яків [199].

Для з'ясування закономірностей накопичення важких металів дощовими черв'яками велике значення мають фактори якісних особливостей субстрату, в якому тварини живуть, і тривалості експозиції. Різні ґрунтові властивості сильно модулюють доступність важких металів живим організмам і в такий спосіб впливають на біоаккумуляцію цих хімічних елементів.

Лабораторне екотоксикологічне тестування ґрунту за допомогою дощових черв'яків звичайно проводиться протягом відносно короткого проміжку часу – близько трьох тижнів. Однак для деяких елементів, наприклад кадмію, характерна досить повільна кінетика надходження, тому процес біоаккумуляції може продовжуватися протягом усього життєвого циклу організму (понад декілька місяців) [352]. Стаціонарний стан є кращою умовою для інтерпретації результатів тестування й екстраполяції лабораторних даних на польові умови. Концентрації токсикантів у тканинах у стаціонарному стані можуть значно перевищувати ті, що отримані в умовах короткочасного експерименту.

Таким чином, біодоступність токсичних речовин варто розглядати як динамічний процес. Динамічний підхід включає дві різні фази: фізико-хімічну десорбцію з поверхні ґрунтових часток і фізіологічне надходження токсичних речовин в організм тварини [278]. Фізіологічна фаза є видоспецифічною. Кількість накопиченого токсиканта в організмі може бути його мірою біодоступності. Будучи поглиненим, токсикант може перебувати в біологічно активному або неактивному стані. Біологічно активна частина кількості важких металів, яка надійшла, може брати участь у важливих метаболічних процесах. Використання даних про накопичення токсичних речовин у живому організмі знижує невизначеність у процедурі оцінки ризику, пов'язаного з забрудненням навколишнього середовища.

Умови навколишнього середовища і видоспецифічні шляхи надходження токсичних речовин відіграють провідну роль у біодоступності важких металів і визначають стаціонарний стан. Крім того, умови навколишнього середовища впливають на виживаність і благополуччя ґрунтових організмів.

Динамічні зміни вмісту важких металів в організмі дощових черв'яків можуть бути описані за допомогою однокомпаратментної моделі. Вона припускає, що швидкість зміни концентрації важкого металу в організмі тварини залежить від концентрації металу в ґрунті і від його концентрації в тілі. Тобто, організм розглядається як один компартмент, відносно ізольований від навколишнього середовища, з яким відбувається обмін важкими металами. Математично модель виглядає так:

$$\frac{dC_w}{dt} = k_1(x)C_x - k_2C_w,$$

де t – час, C_w – концентрація металу в тілі черв'яка, C_x – концентрація металу в середовищі, $k_1(x)$ – константа швидкості надходження металу в організм черв'яка, k_2 – константа швидкості виведення металу з організму тварини. Як міра концентрації металу в середовищі може виступати його валова кількість у ґрунті, концентрація його в ґрунтовому розчині, екстрагована кількість або іонна активність металу в ґрунтовому розчині. Рішення цього рівняння має вигляд:

$$C_w(t) = C_w(0)e^{-k_2t} + \frac{k_1(x)C_x}{k_2}(1 - e^{-k_2t}),$$

де $C_w(0)$ – початкова концентрація металу в організмі.

Концентрація важкого металу в тілі дощового черв'яка в стаціонарному стані може бути виражена в такий спосіб:

$$C_w(ss) = \frac{k_1(x)C_x}{k_2},$$

де $C_w(ss)$ – концентрація металу в стаціонарному стані. Коефіцієнт біоаккумуляції (bioaccumulation factor – $BXAF$) у стаціонарному стані може бути виражений у такий спосіб:

$$BXAF = \frac{C_w(ss)}{C_x}.$$

Відповідно до передбачуваного середовища, у якому відбувається накопичення металів, коефіцієнт біоаккумуляції може розраховуватися стосовно наступних параметрів:

- валовий вміст у ґрунті — $BSAF$ (S — ґрунт, C_x — валовий вміст металу в ґрунті);
- вміст металу в ґрунтового розчині;
- екстрагована кількість металу;
- іонна сила металу в ґрунтового розчині.

Зміни концентрації важкого металу в тілі дощового черв'яка в стаціонарному стані, $BXAF$ і константа швидкості надходження металу в організм можуть бути наведені у вигляді рівняння множинної регресії як функції від властивостей ґрунту. Ця функція має вигляд:

$$\log(Y) = a \log(A) + b \log(B) + c,$$

де Y – $C_w(ss)$, $BXAF$, $k_1(x)$, k_2 , A , B , — різні ґрунтові властивості, a , b , c – коефіцієнти регресії.

Якщо помістити дощового черв'яка з ґрунту з низьким вмістом важких металів у ґрунт із підвищеним вмістом, то матиме місце їх накопичення в організмі тварини. Динаміка процесу накопичення може відбуватися за двома різними типами. Для першого типу динаміки характерна дуже низька швидкість виведення металу з організму черв'яка. У цьому випадку спостерігається

монотонне збільшення концентрації протягом досить тривалого періоду часу (до 60 днів) до моменту досягнення стаціонарної рівноваги між швидкістю надходження металу і швидкістю його виведення з організму. Для другого типу динаміки характерне досягнення стаціонарного стану за дуже короткий часу (1–3 дні), після чого концентрація металу в тілі тварини практично не змінюється. Тип динаміки 2 може спостерігатися для таких металів, як Cu , Cr , Ni і Zn [361]. Незважаючи на широке варіювання ґрунтових властивостей і вмісту в них зазначених елементів, стаціонарні концентрації важких металів у дощових черв'яках відзначаються досить високою сталістю. Так, згідно з проведеними у Данії дослідженнями, у дощового черв'яка *Eisenia fetida*, проби якого відібрані з 20 ґрунтів, концентрація металів Cr , Cu , Ni і Zn варіювала в 13, 6, 3 і 5 разів, у той час як валовий вміст цих елементів у ґрунтах змінювався в 63, 102, 90 і 594 рази відповідно [305]. У цьому ж дослідженні показано, що концентрації Cr і Cu прямо залежать від вмісту цих елементів у ґрунті. Для Ni такої залежності установити не вдалося. У цьому відношенні цинк займає проміжне положення – до рівня вмісту його в ґрунті 3 ммоль/кг залежності між вмістом у навколишнім середовищі й у тілі черв'яка цього металу немає. Вище зазначеного рівня спостерігається лінійна залежність між логарифмічно трансформованими даними. Був установлений характер зв'язку між деякими параметрами накопичення важких металів і властивостями ґрунтів. З усіх досліджених металів тільки для швидкості надходження свинцю удалося виявити зв'язок із ґрунтовим рН і вмістом у ґрунті глини. Швидкість надходження свинцю тим вища, чим вище рН і чим менше в ґрунті міститься глинистих фракцій. Для миш'яку, свинцю і кадмію рН ґрунтового розчину є найбільш важливим фактором, що визначає коефіцієнт їх накопичення в тілі дощових черв'яків. Крім того, на накопичення металів впливає вміст глини й органічної речовини в ґрунті.

Подібні дослідження проведені щодо динаміки накопичення важких металів у дощового черв'яка *Lumbricus rubellus* [305]. Простежено зміни концентрації деяких елементів протягом 90 днів у тварин, пересаджених з відносно чистих біотопів у ґрунт із підвищеним вмістом токсикантів. Чисті біотопи, з яких відібрані експериментальні тварини, відрізнялися рН ґрунтового розчину. Для кадмію і свинцю встановлене монотонне збільшення концентрації в тілі дощових черв'яків, і вже після 60–70 днів екс-

перименту не було статистично значимих відмінностей між представниками різних популяцій. Подібна динаміка відзначена і для цинку, що відрізняє дані, отримані для *Lumbricus rubellus* [305], від результатів експериментів з *Eisenia fetida* [361].

Відомо, що рН ґрунтового розчину і вміст у ґрунті кальцію є важливими факторами, що визначають швидкість надходження важких металів в організм ґрунтових тварин. Для вивчення їх безпосереднього впливу без ґрунтової абсорбції дощові черви *Lumbricus rubellus* були піддані впливові свинцю і кадмію безпосередньо у водних розчинах при різних рівнях рН і хлориду кальцію. Надходження обох металів позитивно корельоване з рН. Кальцій знижує швидкість надходження кадмію, але не має істотного впливу на свинець [232].

Організм тварини може протистояти токсичному впливові важких металів одним з наступних способів [235; 316]: включення механізмів, що регулюють надходження металів в організм; активізація зв'язувальної та іммобілізуючих здібностей; збільшення швидкості екскреції.

Критеріями адаптації тварини до умов надлишкового вмісту важких металів у середовищі існування є: виживання в умовах присутності токсичних концентрацій металів; зміна життєвого циклу у бік скорочення його тривалості і збільшення репродуктивних зусиль; зміни метаболізму важких металів [150]. Адаптовані до надлишкового вмісту важких металів у середовищі тварини відомі для ряду груп наземних безхребетних [316].

Генетично різних металорезистентних популяцій дощових черв'яків ще не виявлено, однак знахідки такого роду досить ймовірні. Відомо, що дощові черви є важливим компонентом ґрунтової фауни навіть в умовах надлишкового насичення ґрунтів металами, і їх розподіл визначається частіше не підвищеною кількістю цих токсикантів, а природними властивостями ґрунтів [316]. Найбільшою мірою адаптаційні явища зафіксовані стосовно кадмію. Культивування дощових черв'яків *Lumbricus rubellus*, відібраних з різних місць з неоднаковим рівнем вмісту металів у ґрунті, протягом 90 днів у подібних умовах, виявило розходження рівноважного вмісту кадмію в представників різних популяцій і не виявило таких для цинку і міді [316]. Для дощового черв'яка *Dendrobaena octaedra* показано, що резистентність до цинку і міді

навіть при високих концентраціях їх у ґрунті досить слабка, а резистентність до кадмію висока, навіть при невеликих його концентраціях у ґрунті [140]. Дослідження впливу цинку на ряд параметрів дощового черв'яка *Lumbricus rubellus* – виживаність, зміни ваги тіла і продукції коконів, концентрація цинку в організмі тварини, не виявило адаптивних розходжень у черв'яків з різних за ступенем забруднення цим металом ґрунтів. Це свідчить про те, що толерантність до цинку мало ймовірно може виступати як фактор, що визначає розподіл черв'яків *Lumbricus rubellus* у забруднених регіонах [140]. Вивчення впливу забруднення ґрунту важкими металами на ті ж параметри дощового черв'яка *E. fetida* показало, що найбільш чутливими до токсичного впливу виявилися зростання і швидкість статевого дозрівання. З усієї сукупності металів (кадмій, цинк, мідь, свинець), що містилися у вивчених місцях перебування у токсичних кількостях, на думку авторів, найбільше значення має цинк [316].

В організмі дощових черв'яків кадмій зв'язується збагаченим цистеїном білком металотіонеїном, який індукується кадмієм [140]. Цинк і мідь мають значно меншу здатність індукувати експресію гена, що контролює синтез металотіонеїну. Розходження накопичення таких металів, як кальцій, цинк, свинець і кадмій двома видами дощових черв'яків – *D. rubida* і *L. rubellus*, що живуть в однакових умовах, пов'язують з видовою специфікою перерозподілу металів у клітинних органелах. Дощовий черв'як *L. rubellus* показав велику здатність накопичувати кальцій і цинк, а *D. rubida* – свинець і кадмій. Присутність кальцію, кислотність ґрунту і загальний рівень вмісту металів значно впливають на їх накопичення черв'яками. Кальцій, свинець і цинк виявлені в тісному зв'язку з фосфором у хлорагосомах, а кадмій – у кадмосомах, багатих сіркою [285]. Аналогічні результати отримані М. Р. Ireland і К. S. Richards [223]. Крім того, було встановлено, що в хлорагоцитах, де відбувається накопичення важких металів, відбувається зменшення кількості альфа-глікогену зі зростанням концентрації важких металів.

Вивчення накопичення міді дощовим черв'яком *Lumbricus rubellus* показало, що тільки високі рівні вологості ґрунту (близько 45%) впливають на накопичення цього металу черв'яками. 56 днів по тому експерименту, коли тварини були поміщені в ґрунт із

більш високим вмістом міді, не було встановлене досягнення стаціонарного рівня міді в черв'яків [270]. Звичайно важкі метали як токсиканти надходять у ґрунт у вигляді складних сумішей, тому питання про їх спільний вплив досить важливе. Однак високі концентрації кадмію і свинцю не впливають на рівень вмісту міді в дощового черв'яка *D. veneta* [270]. Спільний вплив кадмію, свинцю і міді має антагоністичний вплив на швидкість продукції коконів дощовим черв'яком *Aporrectodea caliginosa* [230].

Дощові черви поглинають важкі метали, у тому числі і свинець, через травний канал (аліментарним шляхом) і через стінку тіла. Це спричиняє значне зростання концентрації свинцю в епітеліальних клітинах стінки тіла, особливо залозистих і клітинах травної системи. Висока концентрація свинцю в ґрунті у формі PbO_2 не сприяє збільшенню свинцю в організмі черв'яка *Eisenia fetida*. Гістохімічні дані свідчать про те, що найінтенсивніша акумуляція свинцю відбувається при концентрації PbO_2 0–4 мг/кг [400].

2.1.9. Вплив важких металів на дощових черв'яків

Свинець, що міститься у вихлопних газах автомобільного транспорту, впливає на вміст гемоглобіну в дощових черв'яків. Дослідження, проведені в м. Краків, показали, що в дощового черв'яка *Lumbricus terrestris* найменша концентрація гемоглобіну в крові спостерігалася у тварин, відібраних у межах міської території в безпосередній близькості від магістралі з інтенсивним автомобільним транспортом. У цьому випадку при рівні накопичення свинцю 12,3 мг/г вміст гемоглобіну складав 2,19 г/100 мол, у той час як у тварин із природних біотопів зі слідовими кількостями свинцю вміст гемоглобіну був 3,18 г/100 мол. Вплив забруднення на видовий склад комплексів дощових черв'яків, чисельність і біомасу, вагу окремих статевозрілих особин зафіксовано не було [331].

Вивчення впливу нікелю на дощового черв'яка *Eisenia veneta* показало, що при концентрації металу в ґрунті вище 85 мг/кг спостерігається зниження репродукції черв'яка, вище 255 мг/кг спостерігається значне зростання смертності, у той час як значних змін ваги статевозрілих тварин і коконів не спостерігалось при рівні забруднення навіть вище 700 мг/кг [347].

У роботі [139] був вивчений ефект свинцю на дощового черв'яка *Dendrobaena rubida* в умовах різної кислотності ґрунту. Після

чотирьох місяців експозиції при рН 4,5 кількість коконів, відкладених одним черв'яком, кількість виводків з одного кокона, відсоток коконів, що дав виводок, були зменшені на 75, 100 і 100% відповідно при концентрації свинцю в ґрунті 500 мг/г, у той час як при концентрації 100 мг/г не спостерігалось ніякого ефекту. При рН 5,5 і 6,5 свинець не впливав у випробуваних концентраціях на обмірювані параметри в дощових черв'яків. Spurgeon and Hopkin [363] вивчали вплив свинцю (у формі нітрату) на виживання, зростання, продукцію коконів і життєздатність коконів дощового черв'яка *Eisenia fetida* у штучному OECD-ґрунті (OECD – Organization for Economic Cooperation and Development – організація, під егідою якої встановлений стандарт проведення екотоксикологічних досліджень). Мінімальне значення EC_{50} у 1629 мг/г було відмічене для продукції коконів. У дослідженні Spurgeon et al. [364] дорослі дощові черви *Eisenia fetida* утримувалися в забрудненому штучному ґрунті (рН 6,3) протягом 8 тижнів з метою вивчення впливу свинцю (у формі нітрату) на виживання і зростання дощових черв'яків. Обчислене значення LC_{50} склало 3760 мг/г, а EC_{50} для продукції коконів – 1940 мг/г. В експерименті, що тривав 14 днів, LC_{50} нітрату свинцю була встановлена 5941 мг/г [297]. При вивченні впливу свинцю (у формі ацетату) на дощового черв'яка *Eisenia fetida* було встановлено, що найбільш чутливим параметром була продукція коконів. В експерименті, що тривав 8 тижнів, концентрація свинцю 4000 мг/г призводила до скорочення на 50% продукції коконів, у той час як концентрація 2000 мг/г не мала ефекту. В досліді, що тривав 20 тижнів, концентрація свинцю 5000 мг/г викликала зниження продукції коконів до 28%, у той час як концентрація 1000 мг/г не мала ефекту [265].

Вплив нікелю (доданий у кінський гній у формі ацетату) на дощового черв'яка *Eisenia fetida* було вивчено в роботі [265]. Установлено, що найбільш чутливим параметром є продукція коконів. В експерименті, що тривав 8 тижнів, концентрація нікелю 300 мг/г спричинила зниження на 41% продукції коконів, у той час при концентрації 200 мг/г впливу не було відзначено. Після експозиції 20 тижнів (200 мг/г нікелю) продукція коконів знизилась на 23%, а концентрація 100 мг/г не вплинула. Показник LC_{50} для нікелю в дощового черв'яка *Eisenia fetida* після експозиції 14 діб визначений 757 мг/г [297]. У дослідженні для визначення

ефекту нікелю на дощового черв'яка *Lumbricus rubellus* був використаний піщаний ґрунт (рН 7,3, 8% органічної речовини). Після 12 тижнів експозиції концентрація нікелю 1000 мкг/г спричинила зниження на 31% виживаності тварин, а концентрація 150 мкг/г не вплинула на черв'яків [257].

На основі вивчення впливу важких металів на дощових черв'яків екологічно значима концентрація для нікелю встановлена в 200 мкг/г, а для свинцю – 500 мкг/г [182].

Велика чутливість ендемічного дощового черв'яка *A. g. rosea* до забруднення ґрунту важкими металами порівняно з епігейними формами відзначена і при вивченні впливу викидів мідеплавильних виробництв Уралу на населення дощових черв'яків [22]. У роботі показано, що перегин кривої доза–ефект (чисельність дощових черв'яків) має місце при перевищенні рівня забруднення фонових значень у 2–3 рази. При перевищенні фонового рівня вмісту металів у 3–5 разів чисельність дощових черв'яків знижується до одиничних знахідок, або вони зникають зовсім. У роботі з вивчення впливу точкового джерела забруднення ґрунту важкими металами в південно-західній Англії [359] показано, що дощовий черв'як *A. g. rosea* має підвищену чутливість до токсичного впливу. Однак у групу чутливих видів крім ендемічного дощового черв'яка *A. g. rosea* увійшли епігейний *Allolobophora chlorotica* і норник *Aporrectodea caliginosa*. Таким чином, поведінкові особливості й екологічна стратегія видів навряд чи можуть пояснити різну чутливість видів дощових черв'яків до впливу важких металів. Однак, існує загальна для зазначених видів фізіологічна особливість. «Чутливі» дощові черви *A. g. rosea*, *Allolobophora chlorotica* і *Aporrectodea caliginosa* мають знижену активність секреції вапняних залоз порівняно з «толерантними» *Lumbricus terrestris*, *Lumbricus rubellus* *Lumbricus castaneus* [284; 285; 286; 287; 310]. Відомо, що кальцій пов'язаний з процесами детоксикації в дощових черв'яків через хлороагенну тканину [123; 186; 284; 289; 318]. Таким чином, у видів дощових черв'яків з низьким рівнем метаболізму кальцію швидкість елімінації важких металів може бути нижчою, що впливає на різну чутливість тварин до токсичного впливу.

Необхідно відзначити, що токсичний ефект важких металів в умовах реального забруднення підсилюється зниженням рН унаслідок кислотних опадів [139; 258].

2.1.10. Еколого-фауністична характеристика дощових черв'яків степового Придніпров'я

Нижче наведений опис екологічних і морфологічних особливостей дощових черв'яків, виявлених у межах степового Придніпров'я, а також тих видів, спостереження яких дуже ймовірне. Характеристика люмбрицид наведена відповідно до роботи [41].

1. *Aporrectodea calliginosa calliginosa* (Savigny, 1826). Дуже поширений космополітний вид. Типова (диплоїдна) форма властива для підзони змішаних і широколистяних лісів, де чисельність цього виду сягає найвищого рівня і він належить до масових видів дощових черв'яків. У лісостепу зустрічається в лісах, що виростають по схилах балок і на річкових терасах. За здатність заселяти орні землі названий «орним черв'яком». На території Харківської області є домінуючим і населяє практично всі біотопи. Найбільшої чисельності досягає у вологих ґрунтах, під пологом деревної рослинності [92]. Довжина 60–160 мм, ширина 4–7 мм. Кількість сегментів 104–248. Непігментований. Тіло в післяпоясній частині дещо сплюснене. Головна лопать епілобічна. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 9/10, рідше 8/9. Щетинки сильно зближені попарно. Щетинки пучка *ab* на 9-11 сегментах і на декількох (частіше трьох) сегментах поясу на папілах. Чоловічі статеві отвори оточені залозистими полями, що виходять за межі 15-го сегмента. Пояс з 27-го по 34-й або 35-й сегмент. Пубертатні валики у вигляді двох горбків на 31–33-му сегментах, що торкаються один одного. Сім'яних пухирців 4 пари, у 9–12-му сегментах. Дві пари сім'яприймачів відкриваються в міжсегментній борозенці 9/10, 10/11 на лінії щетинок *cd*. Розташування м'язових волокон перистого типу. *Aporrectodea calliginosa trapezoides* (Duges, 1826) – як і типова форма виду, космополіт. Розмножується партеногенетично й утворює поліплоїдні раси. Поширений на Російській рівнині в основному до півдня від лісової зони. У лісостепу може зустрічатися як на лугах, так і під пологом плакорних дібров. Найчастіше зустріча-

ється в заплавах рік (у ґрунті лугів і під лісовою рослинністю). Від типової форми відрізняється наявністю бурої пігментації, а також прямими, рівними валиками.

2. *Aporrectodea rosea* (Savigny, 1826). Космополітний вид, у межах Російської рівнини найпоширеніший у підзоні змішаних і широколистяних лісів і лісостепу. Північніше проникає переважно по заплавах рік. Належить до деяких видів дощових черв'яків, здатних жити в ґрунтах плакорного степу. Найбільше поширені партеногенетичні поліплоїдні популяції виду. Амфіміктична форма виявлена тільки на чорноморському узбережжі Північно-Західного Кавказу. Найсприятливішою глибиною в стані активної життєдіяльності є шар ґрунту 0–20 см із вологістю 14–26% і температурою 3,6–21,8°C. Щонайменше один раз на рік може робити міграції всередину ґрунту на 80 см, що передує діапаузі [239]. Довжина черв'яка 35–150 мм, ширина 3–6 мм. Кількість сегментів 71–170. Непігментований. Тіло циліндричне. Головна лопать епілобічна. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 4/5. Щетинки сильно зближені попарно. Щетинки пучка *ab* на папілах. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті оточені добре вираженими залозистими полями. Поясок з 24–25-го, рідше з 26-го по 31–32-й або 33-й сегмент. Пубертатні валики з 29 по 31, рідше з 30 по 31 сегмент. Сім'яних пухирців 4, рідше 2 або 3 пари. Дві пари сім'яприймачів відкриваються в міжсегментні борозенки 9/10, 10/11 у середині спинної лінії, рідше відсутні. Розташування м'язових волокон перехідного типу.

3. *Aporrectodea longa* (Ude, 1826). Зустрічається переважно на освоєних ґрунтах, а також у заплавах рік, але лише поблизу населених пунктів. Довжина 120–160 мм, ширина 6–8 мм. Кількість сегментів 160–200. Пігментація бура, покриви іризують. Хвостовий кінець тіла розширений і сплющений. Головна лопать епілобічна. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 12/13. Щетинки сильно зближені попарно. Щетинки пучка *ab* в області 9–11-го і 31–34-го сегментів на папілах. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті оточені добре вираженими залозистими полями. Поясок з 27–28-го по 35-й сегмент. Пубертатні валики на 32–34-му сегментах.

4. *Aporrectodea dubiosa* (Orley, 1880). Амфібіотичний вид, що живе на рівнинах, по берегах рік і замкнутих водойм. Ці черв'яки

здатні досягати статевої зрілості тільки в ґрунті, покритому шаром води. У воді відбувається відкладення яйцевих коконів. Довжина 92–240 мм, ширина 5–10 мм. Кількість сегментів 121–303. Забарвлення від зеленувато-бурого до зеленувато-чорного. Головна лопать епілобічна, закрита. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 4/5. Щетинки сильно зближені попарно. Щетинки пучка *ab* в області 10-го і іноді 11-го сегментів, а також в області поясу на папілах. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті оточені добре вираженими залозистими полями, що виходять на сусідні сегменти. Пояс з 37–38-го по 46, 47, 48-й сегмент. Пубертатні валики на 43, 44–47, 48-му сегментах. Подовжня мускулатура пучкуватого типу.

5. *Aporrectodea jassyensis* (Michaelsen, 1891). Зустрічається на півдні Російської рівнини і на Кавказі. У рівнинних районах знайдено порівняно невелике число екземплярів у заплавах рік і по дну глибоких ярів, що відкриваються в річкові долини. Виявлений у перегнійно-торф'яних ґрунтах заплавного лісу в Ізюмському районі [51], у 5 км на схід Харкова на березі ставка, розташованого у вибалку серед полів. У сильно вологому глинистому ґрунті біля краю води чисельність його склала 19 екз./м². У Луганській області виявлений у вологому глинистому ґрунті на березі струмка, що протікає по дну степового яру [372]. Довжина 54–95 мм, ширина 3–5 мм. Кількість сегментів 100–133. Пігментація відсутня. Тіло циліндричної форми з характерним ніби відрубаним хвостовим кінцем. Головна лопать епілобічна. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 4/5. Щетинки сильно зближені попарно. Щетинки пучка *ab* в області 10–13-го сегментів, а також в області поясу на папілах. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті оточені добре вираженими залозистими полями, що виходять на сусідні сегменти. Пояс з 29 (рідше 28-го) по 35-й сегмент. Пубертатні валики на 32–34-му сегментах. Подовжня мускулатура перистого типу.

6. *Allolobophora chlorotica* (Savigny, 1826). Гігрофіл, космополітний вид, що легко розселяється. Довжина 30–85 мм, ширина 4–5 мм. Кількість сегментів 98–126. Пігментація зелена або відсутня. Форма тіла циліндрична. Головна лопать епілобічна, відкрита. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 4/5. Щетинки сильно зближені попарно. Чоловічі статеві отво-

ри на 15-му сегменті оточені залозистими полями, що виходять за межі сегмента. Пояс з 29 по 37-й сегмент. Пубертатні горбки у вигляді присосків на 31, 33 і 35-му сегментах.

7. *Allolobophora leoni Michaelsen, 1891*. Ендемічний вид, знайдений у рівнинних лісостепових і степових районах України. Зустрічається переважно по ярах, балках і уздовж рік. Довжина 65–130 мм, ширина 5–8 мм. Кількість сегментів 148–180. Пігментація відсутня. Форма тіла циліндрична, за поясом сплюснена. Головна лопать проепілобічна. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 4/5. Щетинки сильно зближені попарно. Щетинки пучка *ab* в області 11–13 і 27–29-го сегментів на папілах. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті оточені залозистими полями, що не виходять за межі сегмента. Пояс з 25, 26-го по 34-й сегмент. Пубертатні горбки на 30–32-му сегментах, стикаються підшвами на 31-му сегменті.

8. *Eiseniella tetraedra tetraedra (Savigny, 1826)*. Партеногенетичний поліплоїдний вид. Розташування чоловічих статевих отворів може варіювати (вони відкриваються на 13-му або, рідше, на 14-му сегменті). Космополіт, амфібіонт, що зустрічається по берегах водойм і в ґрунтах проточного типу заболочування. Довжина 20–70 мм, ширина 2–4 мм. Кількість сегментів 70–100. Пігментація жовтувато-бура. Тіло за поясом чотиригранне. Головна лопать епілобічна, відкрита. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 4/5. Щетинки сильно зближені попарно. Щетинки пучка *ab* в області 11–13 і 27–29-го сегментів на папілах. Чоловічі статеві отвори оточені залозистими полями, що не виходять за межі сегмента. Пояс з 22–23-го по 26–27-й сегмент. Пубертатні валики з 23 по 25–26-й сегмент.

9. *Eisenia fetida (Savigny, 1896)*. Космополіт. Зустрічається в гниючих компостах, багатому перегноєм ґрунті. У природних умовах живе в лісостеповій і степовій зонах. У лісах населяє гниючу деревину, зустрічається також у скупченнях рослинних залишків по дну ярів і берегах струмків і рік. Довжина 40–130 мм, ширина 2–4 мм. Кількість сегментів 80–120. Пурпурова пігментація у вигляді широких поперечних смуг, розділених більш вузькими непігментованими ділянками покривів. Головна лопать епілобічна. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 4/5. Щетинки сильно зближені попарно. Щетинки 12-го сег-

мента й в області поясу на папілах. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті оточені добре розвинутими залозистими полями. Пояс з 26–27-го по 31–32-й сегмент. Пубертатні валики з 28 (рідше з 29) по 30–31-й сегмент, почасти можуть заходити на 27-й сегмент. Подовжня мускулатура перехідного типу.

10. *Eisenia nordenskioldi nordenskioldi (Eisen, 1879)*. У степовій зоні цей вид на плакорах не знайдений, але звичайний у байраках і заплавах рік. Основний ареал виду займає азіатську частину Росії. На півночі досягає Льодовитого океану. Є поліплоїдом, представлений щонайменше двома, а можливо, трьома поліплоїдними формами [79]. Довжина 60–150 мм, ширина 4–8 мм. Кількість сегментів 80–130. Пігментація темно-пурпурова, на бічних сторонах 9–11-го сегментів не виражена, внаслідок чого тут є характерні білі плями. Головна лопать епілобічна. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 4/5. Щетинки сильно зближені попарно. Щетинки пучка *ab* в області поясу на папілах. Чоловічі статеві отвори оточені слабкорозвинутими залозистими полями, що не виходять за межі 15-го сегмента. Пояс з 27 по 33-й сегмент. Пубертатні валики з 29 по 31-й сегмент, попереду чітко відмежовані міжсегментною борозенкою 28/29, позаду поступово зовсім зникають, нерідко займаючи 31-й сегмент не повністю, а лише до половини. Подовжня мускулатура перистого типу.

11. *Eisenia gordejefi Michaelsen, 1899*. Ендемічний реліктовий вид, відомий за деякими знахідками, зробленими на південному сході Російської рівнини. На території України відомий із Приазов'я [51]. У Харківській області зустрічається на неораних ділянках суходільного луку в долині ріки Оріль із середньою щільністю в місцях знахідок 51–64 екз./м² [372]. Довжина 70–125 мм, ширина 4,5–5,5 мм. Кількість сегментів 99–210. Головна лопать епілобічна. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки *s* або 4/5. Щетинки сильно зближені попарно. Щетинки пучка *cd* 11 і *ab* з 23 по 37, 38-й сегмент на папілах. Чоловічі статеві отвори оточені слабо розвинутими залозистими полями, що не виходять за межі 15-го сегмента. Пояс з 23, 24 по 34, 35-й сегмент. Пубертатні валики з 27, 28 по 31-й сегмент. Подовжня мускулатура перехідного типу.

12. *Eisenia balatonica (Pop, 1943)*. Поширений у Східній Європі, на півдні Російської рівнини, на півдні Сибіру і у Північ-

ному Казахстані. Крайня точка поширення виду на захід розташована в межах Угорщини, звідки цей вид був описаний по зборах з оз. Балатон. Довжина 40–102 мм, ширина 3–5 мм. Кількість сегментів 83–122. Пігментація бура, на бічних сторонах 9–11-го сегментів світлі плями. Хвостовий кінець темний, іноді майже чорний. Тіло в передній частині циліндричне, за поясом чотиригранне. Головна лопать епілобічна. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 4/5. Щетинки сильно зближені попарно. Щетинки *ab* 16, 22, 23 і з 25, 26 по 29, 30-й сегмент на папілах. Чоловічі статеві отвори оточені залозистими полями, що виходять за межі 15-го сегмента. Пояс з 24, 25 по 30-й сегмент. Пубертатні валики займають 27 і 28-й сегменти, частково можуть заходити на сусідні сегменти. Подовжня мускулатура перехідного типу. Амфібіотичний вид.

13. *Eisenia intermedia* (Michaelsen, 1901). Ендемік, що живе на Середньому і Південному Уралі й у Приураллі. Знайдено, крім того, у ряді пунктів, розташованих на південному сході Російської рівнини. Виявлений у заплаві Сіверського Дінця. Довжина 70–130 мм, ширина 5–6 мм. Кількість сегментів 124–177. Пігментація жовтувато-бура. Головна лопать епілобічна. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 5/6, рідше 4/5. Щетинки сильно зближені попарно. Щетинки *ab* 8–12-го сегментів або деякі з них на папілах. Папіли розвинені також в області поясу. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті без залозистих полів. Пояс з 22, 23-го по 30-й сегмент. Пубертатні валики з 25 по 29-й сегменти. Подовжня мускулатура перистого типу.

14. *Eisenia uralensis* Malevich, 1950. Вид уральського походження, крім Уралу і Приуралля, зустрічається на сході Російської рівнини. На відміну від більшості інших дощових черв'яків, здатний населяти солонцюваті чорноземи з рН від 7,1 до 7,3. Довжина 50–110 мм, ширина 4–5 мм. Кількість сегментів 96–143. Пігментація відсутня. Тіло за поясом злегка плоске. Головна лопать епілобічна, відкрита. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 4/5. Щетинки сильно зближені попарно. Щетинки *ab* і *cd* 9–11 і *ab* 26–34, 35-го сегментів на папілах. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті оточені добре розвинутими залозистими полями. Пояс з 26, 27-го по 33, 34-й сегмент. Пубертатні валики з 30-го по 32-й сегменти. Подовжня мускулатура перехідного типу.

15. *Dendrobaena veneta* (Rosa, 1896). Належить до числа видів, дуже поширених у Середземномор'ї. Відомий із півдня Франції, із Північної Італії, країн Балканського півострова, Туреччини і Передньої Азії. Звичайний в Україні на півдні Кримського півострова. Запропонований як агент для вермікомпостування. У цьому відношенні кращий для обробки вологих компостних мас. Зона оптимуму для дорослих черв'яків міститься в межах 67–84% вологості ґрунту при температурі 15°C. Максимальна швидкість продукції коконів відзначена при вологості 73–80%. Для ювенільних стадій найбільш сприятливі умови вологості 75%. Однак репродуктивний потенціал цього виду набагато нижчий, ніж інших компостних черв'яків. Довжина 50–95 мм, ширина 4–7 мм. Кількість сегментів 125–140. Пігментація темно-пурпурова з фіолетовим відтінком у вигляді широких поперечних смуг, розділених вузькими ділянками покривів, позбавлених пігментації. Головна лопать епілобічна. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 5/6. Щетинки не зближені. Щетинки *a* і *b* 28–32-го сегментів на папілах. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті оточені добре розвинутими залозистими полями, що заходять на сусідні сегменти. Пояс з 26, 27-го по 33-й сегмент. Пубертатні валики на 30 і 31-му сегментах. Подовжня мускулатура пучкового типу.

16. *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826). Космополіт. Населяє лісову підстилку і є одним з деяких видів дощових черв'яків, що зустрічаються в тайгових лісах і тундрі. Є одним з найбільш холодостійких видів дощових черв'яків, кокони якого зберігають життєздатність при температурі –8°C протягом 3 місяців і при –13,5°C протягом 2 місяців [209]. На Російській рівнині зустрічається повсюдно. У лісостепу належить до числа видів, що населяють плакорні лісові ценози. У степовій зоні знайдений у байрачних лісах і заплавах рік. Довжина 25–40 мм, ширина 2–4 мм. Кількість сегментів 80–100. Пігментація від темно-червоної до фіолетової. Тіло за поясом чотиригранне. Головна лопать епілобічна, відкрита. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 4/5. Щетинки не зближені. Залозисті поля навколо чоловічих статевих отворів не виходять за межі 15-го сегмента. Пояс з 29 по 33-й (рідко по 34-й) сегмент. Пубертатні валики з 31 по 33-й сегмент. Подовжня мускулатура перистого типу.

17. *Dendrobaena schmidti tellermanica Perel, 1966*. Номінальна форма виду є кримсько-кавказьким ендеміком. На відміну від номінальної форми, цей підвид має розірваний ареал і поширений у нагірних дібровах правобережжя Хопра, на Калачській височині і на південно-східних схилах Середньоруської височини. Довжина 40–69 мм, ширина 3–4 мм. Кількість сегментів 83–146. Покриви не пігментовані. Папіли розвинені на 16-му сегменті навколо щетинок *a* і *b*, на 25–28, 29-му сегментах навколо щетинок *a* і на 30, 31-му сегментах невеликі круглі папіли навколо щетинок *b*. Головна лопать епілобічна. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 5/6. Щетинки не зближені. Залозисті поля навколо чоловічих статевих отворів виходять за межі 15-го сегмента. Пояс з 25 по 32-й сегмент. Пубертатні валики на 30–31-му сегментах, частково заходять на сусідні сегменти. Подовжня мускулатура перистого типу.

18. *Dendrobaena mariupolienis mariupolienis (Wyssotzky, 1893)*. Кримсько-кавказький ендемік. Відомий з рівнинних районів Передкавказзя і Приазов'я. Довжина 75–170 мм, ширина 4–8 мм. Кількість сегментів 103–209. Забарвлення буре, іноді з червонуватим відтінком. Хвостовий кінець тіла сплюснений. Папіли навколо щетинок *a* і *b* можуть бути розвинені на сегментах 25–27 і 33-му, а також навколо щетинок *b* на 15-му сегменті. Головна лопать епілобічна, закрита. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 5/6. Щетинки не зближені. Залозисті поля навколо чоловічих статевих отворів виходять за межі 15-го сегмента. Пояс з 25 по 32-й сегмент. Пубертатні валики на 30–32-му сегментах, частково заходять на сусідні сегменти. Подовжня мускулатура перистого типу.

19. *Dendrodriulus rubidus (Eisen, 1874)*. Дуже поширений космополітний вид. Представлений чотирма морфологічними формами: *rubidus*, *subrubicundus*, *tenuis* і *norvegicus*. Остання є ендеміком, поширеним у Норвегії, тобто на території, що не піддалася заледенінню в останній гляціальний період [209]. Вид населяє гниючу деревину і лісову підстилку. Розмножується партеногенетично. Поліплоїд, представлений декількома поліплоїдними формами [377]. Довжина 15–55 мм, ширина 2–3 мм. Кількість сегментів 75–110. Пігментація блідо-червона. Форма тіла циліндрична. Головна лопать епілобічна, закрита. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 5/6. Щетинки слабо зближені попарно. Залозисті поля навколо чоловічих статевих

отворів не виходять за межі 15-го сегмента. Пояс з 25, 26, 27-го по 30, 31, 32-й сегменти. Пубертатні валики слабо виражені, на 28, 29 і 30-му сегментах або взагалі відсутні. *Dendrodriulus rubidus subrubicundus (Eisen, 1874)* – синантропна амфіміктична форма виду, що зустрічається в компостах, які перегнили, гної і в багатому перегноєм ґрунті. Довжина 50–90 мм, ширина 3–4 мм. Кількість сегментів 60–125. Пігментація пурпурова, нерідко слабо виражена. Головна лопать епілобічна, закрита. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 5/6. Щетинки слабо зближені попарно. Залозисті поля навколо чоловічих статевих отворів не виходять за межі 15-го сегмента. Пояс з 25, 26-го по 31, 32-й сегменти. Пубертатні валики слабо виражені, на 28-30-му сегментах.

20. *Kritodriulus auriculatus (Rosa, 1897)*. Довжина 25–70 мм, ширина 1,5–2,5 мм. Кількість сегментів 122–140. Пігментація відсутня. Головна лопать епілобічна, відкрита. Спинні пори відсутні. Щетинки не зближені. Щетинки *a*, *b*, *c*, *d* 9 або 10-го сегмента на залозистих папілах. Папіли навколо щетинок *a* і *b* або тільки навколо *b* мають також на 30–33-му сегментах. Залозисті поля навколо чоловічих статевих отворів не виходять за межі 15-го сегмента. Пояс з 21, 22, 23, 24-го по 34-й сегмент. Пубертатні валики з 31-й по 33-й сегмент, сильно видаються в боки.

21. *Octolasion lacteum (Oerley, 1885)*. Надає перевагу ґрунту, який багатий органікою та має кислотність, близьку до нейтральної. Калькофіл. Найбільша чисельність відмічена в дібровах на сірих лісових ґрунтах. Космополіт, відомий далеко за межами Палеарктики. Успішне розселення пов'язане з партеногенетичним розмноженням і супутньою йому поліплоїдією [209]. Довжина 30–180 мм, ширина 2–8 мм. Кількість сегментів 90–173. Не пігментований, забарвлення блакитнувато-сіре, рідше є бурувате забарвлення на передніх 10-15-му сегментах. Тіло за поясом злегка плоске. Головна лопать епілобічна. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 8/9–11/12. Щетинки за поясом слабо зближені попарно. В області 20–22-го сегментів є папіли. Залозисті поля навколо чоловічих статевих отворів виходять за межі 15-го сегмента. Пояс з 30 по 35-й сегмент. Пубертатні валики вузькі, з 31-го по 34-й сегмент, можуть заходити на сусідні сегменти.

22. *Octolasion cyaneum* (Savigny, 1826). У Західній Європі належить до числа видів, що часто зустрічаються, на схід – більш рідкий або узагалі відсутній. Належить до космополітних дощових черв'яків, що легко розселяються. Відомий з Північної і Південної Америки, Індії, Австралії. Довжина 65–140 мм, ширина 6–8 мм. Форма тіла циліндрична, за поясом злегка сплюснена. Кількість сегментів 100–160. Головна лопать епілобічна. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 9/10–11/12. Щетинки за поясом слабко зближені попарно. Залозисті поля навколо чоловічих статевих отворів виходять за межі 15-го сегмента. Пояс з 29-го по 34-й сегмент. Пубертатні валики широкі, з 30 по 33-й сегмент, можуть заходити на сусідні сегменти.

23. *Octodrilus transpadanus* (Rosa, 1884). Середземноморський вид. Довжина 80–205 мм, ширина 6–8 мм. Пігментація бура. Хвостовий кінець тіла злегка розширений і сплюснений. Головна лопать епілобічна, закрита. Кількість сегментів 100–160. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 12/13, рідше 13/14. Щетинки не зближені. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті позбавлені залозистих полів. Пояс з 30-го, іноді з 29-го по 37-й сегмент. Пубертатні валики витягнуті уздовж усього поясу, а також можуть заходити на 38-й сегмент.

24. *Helodrilus antipae tuberculatus* (Cernosvitov, 1935). Поширений на півночі Балканського півострова й у Придунайських країнах, включаючи Молдавію, де досить звичайний. Довжина 40–60 мм, ширина 2,5–4 мм. Форма тіла циліндрична. Головна лопать епілобічна. Кількість сегментів 100–160. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 4/5. Щетинки сильно зближені попарно. Щетинки пучка *ab*, а іноді *i*, 10, 12 і в області поясу – на папілах. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті оточені залозистими полями, що заходять на сусідні сегменти. Пояс з 25–26-го по 33-й сегмент. Пубертатні валики у вигляді горбків пірамідальної форми з вершинами в міжсегментних борозенках 30/31 і 31/32, що стикаються основами на середині 31-го сегмента. Вони займають краї поясу від середини 30-го до середини 32-го сегмента.

25. *Lumbricus terrestris* Linnaeus, 1758. Космополіт, найчастіше зустрічається в зоні змішаних і широколистяних лісів. У степовій і лісостеповій зонах характерний для азональних біогеоценозів. Більшої щільності (до 50 екз./м²) досягає в ґрунтах антропо-

погенних біоценозів – у скверах, лісопарках, ботанічних садах [372]. Довжина 90–300 мм, ширина 6–9 мм. Пігментація в частині тіла перед поясом пурпурова, за поясом має вигляд темно-червоної серединної смуги. Хвостовий кінець сильно сплюснений. Головна лопать танілобічна. Кількість сегментів 108–180. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 7/8 або 8/9. Щетинки сильно зближені попарно. Щетинки пучка *ab* 24–27-го сегментів на папілах. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті оточені залозистими полями, що заходять на сусідні сегменти. Пояс з 32-го по 37-й сегмент. Пубертатні валики з 33-го по 36-й сегмент.

26. *Lumbricus rubellus* Hoffmeister, 1843. Космополіт. Один з найпоширеніших у підзоні змішаних і широколистяних лісів видів дощових черв'яків. У лісостепу і степу зустрічається в заплавах рік і в лісових ярах. Довжина 50–150 мм, ширина 4–6 мм. Пігментація пурпурова. Хвостовий кінець сильно сплюснений. Головна лопать танілобічна. Кількість сегментів 108–180. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 7/8, рідше 5/6 або 6/7. Щетинки сильно зближені попарно. Щетинки пучка *ab* 9–10 сегментів на папілах. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті без залозистих полів. Пояс з 27-го по 32-й сегмент. Пубертатні валики з 28-го по 31-й сегмент, але можуть заходити на сусідні сегменти.

27. *Lumbricus castaneus* (Savigny, 1826). Космополіт. Характерний для підзони змішаних і широколистяних лісів. Довжина 30–85 мм, ширина 3–5 мм. Пігментація пурпурова. Хвостовий кінець сильно сплюснений. Головна лопать танілобічна. Кількість сегментів 55–120. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 5/6 або 6/7. Щетинки сильно зближені попарно. Щетинки пучка *ab* 9–10 або 10–11-го сегментів на папілах. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті без залозистих полів. Пояс з 28-го по 33-й сегмент. Пубертатні валики з 29-го по 32-й сегмент.

28. *Lumbricus baicalensis* Michaelsen, 1900. Європейський вид. На Російській рівнині був відмічений у Вінницькій області, в околиці Києва і південніше Харкова [80]. Крім того, виявлений на півночі Сумської області [92]. Є мешканцем лісової підстилки і мокрого піщано-мулистого ґрунту берегів лісових боліт. Може зустрічатися в глинистому ґрунті середньої вологості з домішкою наносного мулу [92]. Довжина 40–70 мм, ширина 4–6 мм. Пігме-

нтація пурпурова. Хвостовий кінець тіла сплюснений. Головна лопать танілобічна. Кількість сегментів 70–145. Спинні пори починаються з міжсегментної борозенки 7/8, рідше 5/6 або 6/7. Щетинки сильно зближені попарно. Чоловічі статеві отвори на 15-му сегменті без залозистих полів. Пояс з 28-го по 32-й сегмент. Пубертатні валики з 29-го по 31-й сегмент.

2.1.11. Біотопічний розподіл дощових черв'яків степового Придніпров'я

Aporrectodea rosea (Sav.) є власнегрунтовим середньорусним дощовим черв'яком, що харчується ґрунтовим перегноєм. Це єдиний вид люмбрицид, який можна назвати постійним мешканцем степових зональних угруповань. Він є космополітом, але тяжіє до середземноморських місцеперебувань [80]. Інші види дощових черв'яків зустрічаються в степу лише епізодично при тривалих рясних опадах у весняний період і є тимчасовими мігрантами з прилеглих штучних або природних лісових масивів. Існування дощових черв'яків виду *Aporrectodea rosea* (Sav.) у досить екстремальних для олігохет степових умовах обумовлене здатністю цих тварин переносити літню посуху в неактивному стані, перебуваючи у капсулі, утвореній затверділим слизом. Однак типово степовим цей вид визнати не можна. Максимальна чисельність його спостерігається в нестепових екосистемах. Загальний рівень чисельності в степу за досліджений період (1991–2004 рр., дані люб'язно надані О. В. Жуковим) складав 0,3–31,2 екз./м². Тільки у вересні 1999 року після рясних опадів була відзначена щільність популяції *A. rosea* 145,0 екз./м². У той же саме час у штучній посадці акації щільність цих тварин була завжди більшою, ніж у степу. У природних лісових біогеоценозах на правому березі р. Самара щільність *A. rosea* вища, ніж у біогеоценозах на плакорі. Виражена тенденція збільшення щільності в міру просування вниз по схилу берега ріки. Це, безумовно, пов'язано з поліпшенням умов вологості ґрунту і збільшенням потужності ґрунтового покриву.

У заплавної біогеоценозах максимальна щільність *Aporrectodea rosea* (Sav.) характерна для біогеоценозів центральної заплави. У заплавної лучно-лісових ґрунтах формуються найсприятливіші умови для дощових черв'яків, у тому числі і для

розглянутого виду. У прирусловій заплаві в ксеромезофільних умовах липової діброви з грястицею збірною щільність *A. rosea* складає 3,8–17,0 екз./м², що в середньому нижче, ніж в інших типах лісу прируслової заплави. Тип лісу “липова діброва з грястицею збірною” пов'язаний з підвищеними елементами прируслового валу, де найбільший рівень ґрунтових вод пов'язаний зі слабкими капілярними можливостями піщаного ґрунту. Ці особливості значно погіршують умови існування педобіонтів. При поліпшенні умов зволоження ґрунту спостерігається зростання щільності даного виду дощового черв'яка. У притерасній заплаві зниження щільності пов'язано з надлишковим зволоженням.

У борових комплексах на арені дощовий черв'як *A. rosea* є так само, як і в степу, єдиним представником люмбрикофауни. Однак щільність цього виду в піщаних ґрунтах арени ще нижча, ніж у степу. Дощові черви розподілені в осередках, у місцях скупчення підстилки, що акумулює вологу. Щільність тварин не перевищує декількох екземплярів на квадратний метр.

У плакорних місцеперебуваннях був виявлений дощовий черв'як *Dendrobaena auriculata* (Rosa, 1897). Частіше його можна зустріти в штучних лісових насадженнях, але у вологі періоди може проникати у відкриті степові місцеперебування. Уперше вид у регіоні виявлений О. Ф. Пилипенком [86] на випасі худоби в степу. Раніше вид був відзначений Т. С. Перель [80] у Молдавії.

Орний черв'як – *Aporrectodea calliginosa* (Sav.) є дуже поширеним космополітним видом. Типова диплоїдна форма характерна для підзони змішаних і широколистяних лісів, де досягає найвищої чисельності і належить до масових видів дощових черв'яків [80]. Належить до того ж морфоекологічного типу і групи, що і *A. rosea*. Однак екологічний ареал даного дощового черв'яка значно вужчий у степовій зоні і пов'язаний з більш вологими стаціями. У плакорних місцеперебуваннях *A. calliginosa* не зустрічається. На схилі правого берега р. Самара максимальна чисельність спостерігається в нижній третині, трохи вища чисельність у верхній третині. В середній частині схилу щільність цього виду найменша, тому що внаслідок дренажу умови зволоження ґрунтів найгірші саме тут.

У байрачних лісах *A. calliginosa* тяжіє до тальвегу і схилів північної експозиції. Це, природно, обумовлено вологолюбністю даного виду.

У заплаві р. Самара орний черв'як пов'язаний з вологими добре дренованими ґрунтами легкого механічного складу. Максимальна щільність цієї тварини спостерігається в прирусловій і центральній частинах заплави. У підвищених ділянках прируслової заплави щільність *A. calliginosa* знижується, що пов'язано з погіршенням вологозабезпеченості ґрунту. У центральній заплаві зменшення чисельності цього виду пов'язане з обваженням механічного складу ґрунтів. У притерасній заплаві через близький до поверхні ґрунту рівень ґрунтових вод створюються несприятливі умови для власнеґрунтових тварин, що і виявляється в зниженні щільності в цілому вологолюбного орного черв'яка.

Ґрунти арени в цілому мають легкий механічний склад, тому умови вологості є провідним фактором, що визначає розподіл *A. calliginosa*. Цей вид пов'язаний з мезогірофільними стаціями, характерними для аренних колків.

Dendrobaena octaedra (Sav.) – лісовий підстилковий дощовий черв'як. Його щільність залежить від умов зволоження і потужності лісової підстилки. Як на правому схилі р. Самара, так і в байрачних лісах чисельність цього виду зростає в міру просування вниз по схилу. Епізодично може зустрічатися на плакорі в штучних лісових масивах. Чисельність цього виду досить динамічна і зазнає значних змін протягом одного сезону і характеризується мінливістю рік від року. Тому складно визначити точну приуроченість цього виду до конкретного типу біогеоценозу, якщо така існує. Скоріше за все, цей вид у цілому полюбляє лісовий тип рослинності і при сприятливих, навіть короточасних, умовах зволоження, може досягати високої щільності в різних за типологічними ознаками лісових угрупованнях досліджуваного регіону. Цьому сприяють високі міграційні і репродуктивні здатності *D. octaedra* (Sav.).

Dendrodrilus rubidus tenuis (Eisen, 1874) – дуже поширений космополітний вид, поліплоїд, представлений декількома поліплоїдними формами, розмножується партеногенетично [306]. У степовій Наддніпрянщині зустрічається контагіозно, чим дуже сильно нагадує характер розподілу іншого дощового черв'яка – *E. fetida* (Sav.). Обидва ці види пов'язані місцями скупчення рослинних залишків. Їх також можна знайти в гниючій деревині. Особливості просторового розподілу не дозволяють за допомогою

звичайних ґрунтово-зоологічних методів скласти уявлення про характеристики їх чисельності.

Дощовий черв'як *E. nordenskioldi* (Eisen) часто може бути зустрінутий у байрачних лісах степової зони. Трохи рідше представників цього виду можна знайти в заплаві р. Самара-Дніпровська і дуже рідко ці тварини зустрічаються на правому березі ріки. У байраках надає перевагу вологим біотопам, які найменше зазнають впливу сонячної радіації. Узлісним ефектом можна пояснити деяке збільшення чисельності *E. nordenskioldi* (Eisen.) у верхніх третинах схилів байраків південної експозиції. Таке явище спостерігалось в байраках Глибокому і Капітанівському. У байрачних лісах південніше м. Дніпропетровська представники цього виду зустрінуті не були. Дощовий черв'як *E. nordenskioldi* (Eisen) крім Присамарського регіону зустрінутий в заплаві р. Оріль, в околицях м. Дніпродзержинська і Велико-Михайлівському лісовому масиві.

До амфібіотичних форм належить дощовий черв'як *Eiseniella tetraedra* (Sav.). Він пов'язаний з ультрагірофільними стаціями і розподілений у безпосередній близькості від водойм. Виявлений у заплавах рік, поблизу боліт на арені і струмків, що протікають у тальвегах байраків.

Дощовий черв'як *Proctodrilus oculatus* (Hoffmeister, 1845) поширений на півночі Балканського півострова й у Придунайських країнах, включаючи Молдавію, де досить звичайний [80]. У степовому Придніпров'ї зустрінутий тільки в чорноземах лісових, котрі формуються під пологом лісової рослинності в байраках і на схилах правих берегів степових річок.

До екологічної групи норників належить дощовий черв'як *Octodrilus transpadanus* (Rosa, 1884). Для представників цієї екологічної групи характерна здатність використовувати в процесі життєдіяльності весь ґрунтовий профіль від підстилки до ґрунтоутворювальної породи. Тому необхідною умовою існування в ґрунті дощових черв'яків-норників і їх високої чисельності є цілісність ґрунтового профілю і відсутність у тій або іншій ділянці профілю ґрунту факторів, що обмежують розподіл дощових черв'яків. В умовах плакору це висушення верхніх ґрунтових горизонтів. Тому в степу й у штучних лісових насадженнях на плакорі дощового черв'яка *Octodrilus transpadanus* (Rosa, 1884) можна зустріти тільки у весняний період при тривалих рясних

опадах. У байрачних лісах обмежувальним фактором є ерозійні процеси, пов'язані зі зливом ґрунту з крутих схилів балок. Тому в середніх третинах схилів байраків спостерігається зниження чисельності *Octodrilus transpadanus* (Rosa, 1884). Подібне зниження чисельності спостерігається й у середній частині схилу правого берега р. Самара. Неприятливими для норників є й умови існування в аренних біогеоценозах. Це пов'язано з легким механічним складом ґрунтів ари. Погані капілярні властивості погіршують режим зволоження, а низька пластичність піщаних ґрунтів не сприяє тривалому збереженню нір дощових черв'яків, що дуже важливо саме для представників цієї екологічної групи люмбрицид. Найбільш сприятливими місцеперебуваннями для *Octodrilus transpadanus* (Rosa, 1884) є тальвег і нижні ділянки схилів байраків і центральна заплава степових рік. У заплавних біогеоценозах обмежувальними факторами є легкий механічний склад ґрунтів прируслової заплави, надлишкове зволоження в ґрунтах притерасної заплави, а також процеси засолення в деяких ділянках центральної заплави. Таким чином, дощового черв'яка *Octodrilus transpadanus* (Rosa, 1884) варто розглядати як показника цілісності ґрунтового профілю.

Екологічно близький до *Octodrilus transpadanus* (Rosa, 1884), але набагато рідший в умовах степової зони є дощовий черв'як *L. terrestris* L. Він зустрінутий тільки в дібровах правого берега р. Самара й у байраку Капітанівському. Епізодично може бути зустрінутий і інший представник роду *Lumbricus* – *L. rubellus*. Він надає перевагу вологим болотним і луговим ґрунтам, тому може бути зустрінутий у заплавних біогеоценозах і в тальвегах байраків.

Досить поширеним у регіоні є дощовий черв'як *O. lacteum* (Orley) – молочний октолазій, який є яскраво вираженим калькофілічним видом. Надає переваги ґрунту, багатому органікою і з кислотністю, близькою до нейтрального значення. Космополіт, відомий далеко за межами Палеарктики. Успішне розселення пов'язане з партогенетичним способом розмноження і супутньою йому поліплоїдією [306]. Він належить до власне ґрунтових середньорусних дощових черв'яків, що в екологічному відношенні його зближує з *A. rosea* (Sav.), але на відміну від якого молочний октолазій характеризується більшою вимогливістю до умов зволоження ґрунту.

Крім наведених видів дощових черв'яків у регіоні можуть бути зустрінуті наступні види. У неопублікованих матеріалах А. Г. Топчієва є відомості про перебування в Старо-Бердянському лісовому масиві *Eisenia gordejefi* (Michaelsen, 1899), *Aporrectodea georgii* (Michaelsen, 1899), *Aporrectodea jassyensis* (Michaelsen, 1891) і *Dendrobaena mariupolienis mariupolienis* (Wyssotzky, 1898).

Дуже рідким ендемічним видом є *Eisenia gordejefi*. Відомі знахідки у Велико-Анадольському лісництві, у заплаві р. Самара-Дніпровська і в околицях Мелітополя.

2.1.12. Біомаса дощових черв'яків у біогеоценозах степового Придніпров'я

Біомаса комплексів ґрунтових безхребетних може виступати як важливий показник інтенсивності участі тварин в енергетичних перетвореннях у ґрунтового покриві, їх участі в ґрунтоутворювальному процесі, стабільності екосистем [80]. У стабільних умовах у більш вигідному становищі виявляються ті види тварин, котрі енергію, що надходить у процесі життєдіяльності, здебільшого накопичують у біомасі, а не витрачають на репродукцію. Їх характеризують як К-стратегів [15]. У нестабільних умовах можуть вижити і залишити потомство тільки ті види живих організмів, що мають короткий життєвий цикл, порівняно за тривалістю зі швидкоплинним сприятливим періодом, що допускає активний спосіб життя. Ці тварини, так названі г-стратегі, енергію, що надходить більше витрачають не на накопичення біомаси, а на репродукцію.

Диференціація в напрямку зазначених життєвих стратегій чітко виражена і серед дощових черв'яків. До яскраво виражених К-стратегів можна віднести черв'яків-норників, що мають невисокий репродуктивний потенціал, але досягають найзначніших розмірів не тільки серед дощових черв'яків, а і серед усіх ґрунтових безхребетних у цілому. До г-стратегів відносяться підстилкові дощові черви. Вони досить невеликі за розмірами, але дуже швидко розмножуються. Ґрунтово-підстилкові і власне ґрунтові дощові черви займають проміжне положення.

Рівняння Хемінгсена дозволяє встановити зв'язок між масою тварини та її енергетичними потребами:

$$Q = 2,97 * W^{0.751},$$

де Q – швидкість споживання кисню (Дж/година) при температурі 20°C, W – вага тіла тварини (г).

Це рівняння свідчить, що практично у всіх тварин, незалежно від їх таксономічної приналежності, за рідкісним винятком, енергетичні потреби пропорційні вазі, зведеної у ступінь, близький до 2/3.

Біомаса комплексів дощових черв'яків приводороздільно-балкового ландшафту

Дані за біомасою дощових черв'яків в умовах плакору в степу, штучних лісових насадженнях і на схилі правого берега р. Самара-Дніпровська наведені в табл. 3. Загальна біомаса дощових черв'я-

Таблиця 3

Біомаса дощових черв'яків приводороздільно-балкового ландшафту (г/м²)

Види	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>A. calliginosa</i>	–	–	4,46	2,48	0,67	4,89	9,52	7,94
<i>A. rosea</i>	5,50	6,59	9,24	3,08	2,54	7,92	24,09	4,84
<i>D. octaedra</i>	–	–	0,62	0,18	0,09	1,03	2,57	0,71
<i>D. rubidus</i>	–	–	–	–	–	0,39	–	–
<i>E. fetida</i>	–	–	–	–	0,30	–	–	–
<i>P. tuberculatus</i>	–	–	–	–	0,09	–	6,59	–
<i>D. auriculata</i>	0,59	0,44	–	–	–	–	–	–
<i>L. terrestris</i>	–	–	–	–	–	–	1,61	–
<i>O. lacteum</i>	–	–	–	55,95	8,85	18,65	10,01	–
<i>O. transpadanus</i>	0,83	1,19	2,37	10,67	–	7,51	23,39	–

Умовні позначки: 1 – степова цілина; 2 – акацієве насадження; 3 – осичняк, верхня третина схилу правого берега ріки; 4 – чорнокленова діброва, верхня третина; 5 – чорнокленова діброва, середня третина; 6 – липо-ясенева діброва з зірочником, середня третина; 7 – липо-ясенева діброва із широкотрав'ям, нижня третина; 8 – липо-ясенева діброва зі сниттю, нижня третина

ків вища в лісових угрупованнях, ніж у степових. При просуванні вниз по схилу правого берега ріки біомаса люмбрицид збільшується. Зниження цього показника відзначене тільки в середній частині й у нижній частині схилу, що сусідить з руслом ріки.

У степу найчастіше можна зустріти власнегрунтового дощового черв'яка *A. rosea*. Рідше, поблизу штучних лісових насаджень, можуть бути знайдені власнегрунтовий *D. auriculata* і норник

Таблиця 4

Біомаса дощових черв'яків байраку Глибокий (г/м²)

Види	1	2	3	4	5	6	7
	Північна експозиція			Тальвег	Південна експозиція		
<i>A. calliginosa</i>	–	3,47	2,99	3,59	–	–	–
<i>A. rosea</i>	2,23	4,6	2	0,44	3,53	2,2	2,23
<i>D. octaedra</i>	–	0,44	0,16	2,28	–	0,75	–
<i>D. rubidus</i>	–	–	–	0,7	0,78	–	–
<i>E. fetida</i>	–	1,37	–	–	–	–	–
<i>E. nordenskioldi</i>	–	5,64	3,53	–	6,52	2,56	3,49
<i>P. tuberculatus</i>	–	1,44	0,4	0,25	0,21	–	–
<i>Lumbricidae sp. sp.</i>	–	0,52	0,85	0,89	1,38	1,75	–
<i>O. lacteum</i>	–	0,79	–	2,84	2,36	1,58	0,79
<i>O. transpadanus</i>	–	4,33	4,33	6,5	2,17	1,19	3,47
Біомаса	2,23	22,61	14,2	17,49	16,95	10	9,97

Умовні позначки: 1 – чорнокленова діброва, верхня третина; 2 – чорнокленова діброва, середня третина; 3 – липо-ясенева діброва, нижня третина; 4 – липо-ясенева діброва, тальвег; 5 – липо-ясенева діброва, нижня третина; 6 – чорнокленова діброва, середня третина; 7 – липо-ясенева діброва, верхня третина

O. transpadanus. Під пологом лісової рослинності екологічна розмаїтість дощових черв'яків значно зростає. У штучних лісових насадженнях це виявляється в стабільних кількісних показниках зазначених видів, що є постійними мешканцями насаджень. У природних лісових біогеоценозах з'являються підстилкові і ґрунтово-підстилкові форми.

Досить характерним для ґрунтів чорноземного ряду ґрунтоутворення від чорноземів звичайних до чорноземів лісолугових є норник *O. transpadanus*. У середній частині схилу він практично не зустрічається, бо там активно протікають процеси поверхневого зносу ґрунту і підстилки й ерозії. У нижній частині схилу поблизу урізу води через близький рівень ґрунтових вод умови для норників стають несприятливими. Таким чином, норники можуть жити в тих ґрунтах, де є сприятливі умови існування для дощових черв'яків – від підстилки до мінеральних горизонтів.

В усіх лісових біогеоценозах можуть бути зустрінуті *A. calliginosa*, *A. rosea*, *D. octaedra*. Ця група заселяє підстилковий і ґрунтовий блок. Одним з домінуючих видів дощових черв'яків на схилах правого берега степових річок є кальцефільний *O. lacteum*.

Біомаса комплексів дощових черв'яків байраку Глибокий

Дані про біомасу дощових черв'яків байраку Глибокий наведені в табл. 4. Максимальна біомаса люмбрицид у байраку виявлена в тальвегу й у середній частині схилу північної експозиції. Тальвег є місцем акумуляції змиваних зі схилів байраку мінеральних речовин, ґрунту, підстилки. Дуже близько до поверхні ґрунту в тальвегу залягають ґрунтові води. Ці особливості сприяють зростанню біомаси тваринного населення ґрунту, у тому числі і дощових черв'яків. Високої щільності тут досягають не тільки норники і власне ґрунтові форми, а й підстилкові дощові черви.

Різна специфіка схилів північної і південної експозиції була описана О. Л. Бельгардом [12]. Більш контрастні гідротермічні умови, що інтенсифікують ерозійні процеси, характерні для схилу південної експозиції. Тому він більш крутий і через посилений дренаж значно погіршуються умови зволоження ґрунтів у цій ділянці байраку. Така ситуація не може не відбиватися на структурі комплексу дощових черв'яків. Значне зниження чисельності люмбрицид відбувається за рахунок вологолюбних власнеґрунтових дощових черв'яків і норників.

Біомаса комплексів дощових черв'яків заплави р. Самара

Таблиця 5
Біомаса дощових черв'яків заплави р. Самара-Дніпровська
(г/м²)

Види	Прируслова заплава			Центральна заплава				Притерасся	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>A. calliginosa</i>	0,6	6,5	–	20,8	3,5	3	3	–	0,3
<i>A. rosea</i>	–	–	7,5	22,9	6,6	40,9	1,6	0,9	1,8
<i>D. octaedra</i>	0,6	1,4	1,1	2,9	0,4	1,6	2,6	1,6	0,8
<i>D. rubidus</i>	–	–	–	1,8	–	–	–	–	0,2
<i>E. nordenskioldi</i>	0,2	–	–	–	–	1,2	0,7	–	0,2
<i>Lumbricidae</i> sp. sp.	–	1,9	–	–	–	3,3	16,3	–	2,7
<i>L. rubellus</i>	–	0,2	0,2	–	–	–	–	–	0,6
<i>O. lacteum</i>	2	–	12,6	–	3,9	58,3	–	–	0,8
<i>O. transpadanus</i>	0,1	3,6	–	3,6	10,7	3,6	3,4	9,5	1,2
Біомаса	3,4	13,4	21,4	51,9	25,1	111,8	27,5	12	8,4

Умовні позначки: 1 – липова діброва з зірочником; 2 – бересто-липова діброва; 3 – липова діброва з грястицею збірною; 4 – липова діброва з зірочником; 5 – бересто-чорнокленовий дубняк з конвалією; 6 – липо-ясеневі діброва із широколистяними травами; 7 – липо-ясеневі діброва з зірочником; 8 – вільшняк з болотним великотрав'ям; 9 – вільшняк із сирим великотрав'ям

Максимальна біомаса дощових черв'яків у заплаві р. Самара спостерігається в центральній її частині (табл. 5). Цей показник перебуває на рівні 25–110 г/м². Близьке значення біомаси можна зустріти в липовій діброві з широколистяними травами у прирусловій заплаві – 34 г/м². У цілому, в прирусловій заплаві біомаса дощових черв'яків складає 4–20 г/м². Порівняно з центральною заплавою зниження біомаси відзначається й у притерасній заплаві. У цій ділянці біомаса люмбрицид складає 8–12 г/м². Необхідно відзначити, що зниження біомаси дощових черв'яків поза межами центральної заплави обумовлене різними факторами, що мають місце в прирусловій і притерасній заплавах. У прирусловій лімітуючим фактором є дефіцит вологи, а в притерасній – її надлишок. Ці особливості ґрунтового покриву в різних частинах заплави відбиваються на структурі компле-

ксів дощових черв'яків. У прирусловій заплаві видовий склад дощових черв'яків дуже нестабільний і зазнає значних змін. Основу комплексу в цій частині заплави складає підстилковий черв'як *D. octaedra*. Він може бути доповнений ґрунтово-підстилковими *L. rubellus* і *E. nordenskioldi*. Цим видам властива достатньо висока міграційна здатність, яка за умов оптимальної вологості ґрунту дозволяє заселяти всю прируслову заплаву, а при несприятливих умовах мігрувати або в зону мікрознижень, де під більш могутнім шаром підстилки може тривалий час залишатися волога, або в центральну заплаву.

Заплава в цілому досить динамічна ділянка річкової долини, тому межі між її геоморфологічними ділянками не завжди виразні. Тому й у прирусловій заплаві можуть спостерігатися лугові процеси, характерні для центральної заплави. Це дає можливість для розселення в прируслову заплаву власнеґрунтових черв'яків і норників. Високий рівень біомаси в прирусловій заплаві досягається завдяки присутності в біотопах дощових черв'яків *O. transpadanum*, *O. lacteum*, *A. rosea*.

Усі зазначені види постійно зустрічаються й у центральній заплаві. Стабільністю вирізняється комплекс дощових черв'яків не тільки в якісному відношенні, а й у кількісному. Значні коливання їх загальної біомаси обумовлені зростанням біомаси таких видів, як *E. nordenskioldi* і *O. lacteum* при стабільному рівні чисельності інших видів дощових черв'яків, що створюють кістяк комплексу.

У притерасній заплаві біомаса дощових черв'яків зменшується за рахунок зниження чисельності ґрунтових черв'яків і норників. Надлишок зволоження спричиняє формування анаеробних умов у більш глибоких ґрунтових горизонтах, що робить несприятливими умови існування в них для зазначених екологічних груп люмбрицид. У вільшняку із сирим великотрав'ям спостерігається ще висока видова розмаїтість дощових черв'яків, а вже в більш вологих умовах вільшняку з болотним великотрав'ям дощові черви представлені двома видами - *A. rosea* і *D. octaedra*.

Біомаса комплексів дощових черв'яків першої надзаплавної тераси (арени) р. Самара-Дніпровська

Арена являє собою досить екстремальне середовище для існування дощових черв'яків. Сухуватий бір займає основну частину площі арени. Піщані ґрунти, хвойний опад, недостатнє зволоження роблять майже неможливим існування дощових черв'яків. З люмбрицид у сухуватому бору спорадично може бути зустрінутий *Aporrectodea rosea* (табл. 6).

Біомаса цього виду в дерено-борових ґрунтах сухуватого бору не може перевищувати 0,6 г/м². Збільшення біомаси дощових черв'яків відбувається в проміждюних зниженнях еолового рельєфу арени. Бір переходить у суббір, а потім відбувається заміщення останнього на березово-осинові колки. У колках можна зустріти мешканця легких піщаних ґрунтів *Aporrectodea calliginosa*, підстилкового *Dendrobaena octaedra*, норника *Ostobasion transpadanum* (арени) р. Самара-Дніпровська (г/м²) і болотно-амфікотичного черв'яка *Lissonota tetraedra*. Загальний

Види	1	2	3	4	5
<i>A. calliginosa</i>	–	2,24	–	–	5,24
<i>A. rosea</i>	0,59	1,18	1,76	–	6,47
<i>D. octaedra</i>	–	0,76	0,19	0,76	–
<i>D. rubidus</i>	–	–	–	0,19	–
<i>E. tetraedra</i>	–	–	0,36	–	–
<i>O. transpadanus</i>	–	0,79	3,94	6,3	–
Біомаса	0,59	4,97	6,26	7,26	11,7

Умовні позначки: 1 – бір; 2 – сосно-дубняк з молінією; 3 – березово-осиковий колок; 4 – осиковий дубняк з молінією і конвалією; 5 – колок

рівень біомаси дощових черв'яків відповідає такому в болотно-лугових ґрунтах притерасної заплави і складає 7–11 г/м².

2.1.13. Екологічні групи дощових черв'яків та індикація гігروتопу

Як критерії виділення екологічних груп дощових черв'яків Т. С. Перель [80] використані дві ознаки – характер харчування і комплекс адаптацій до певного ґрунтового горизонту. Відповідно до цих засад виділяються морфоекологічні типи дощових черв'яків – ті, що харчуються на поверхні ґрунту і ті, що харчуються ґрунтовим перегноем, і морфоекологічні групи – підстилкові, ґрунтово-

підстилкові, норники, верхньоярусні ґрунтові і середньоярусні ґрунтові дощові черви. Таксономічна близькість тварин практично не впливає на екологічні особливості в межах даної родини. У табл. 7 наведено розподіл видів лямбріцид регіону за відповідними екологічними групами.

Сукупність представників різних життєвих форм лямбріцид – екологічний спектр – дає уявлення про основні властивості ґрунту

Таблиця 7

Морфоекологічні типи і групи дощових черв'яків степового Придніпров'я [29, 55]

Черв'яки, що харчуються на поверхні ґрунту	
Норники	<i>Lumbricus terrestris</i> L., <i>Octodrilus transpadanus</i> (Rosa, 1884), <i>Aporrectodea longa</i> Ude, 1885, <i>Dendrobaena mariupolienis mariupolienis</i> Wyssotzky, 1893
Підстилкові	<i>Dendrobaena octaedra</i> (Sav.), <i>Eiseniella tetraedra</i> (Sav.), <i>Eisenia fetida</i> (Sav.)
Ґрунтово-підстилкові	<i>Dendrobaena rubidus</i> (Sav.), <i>Dendrobaena veneta</i> (Rosa, 1896), <i>Eisenia nordenskioldi</i> (Eisen.), <i>Lumbricus rubellus</i> Hoff., <i>Lumbricus castaneus</i> (Savigny, 1826)
Власнеґрунтові дощові черв'яки	
Верхньоярусні	<i>Octolasion lacteum</i> (Orley), <i>Proctodrilus tuberculatus</i> (Cernosvitov, 1935), <i>Dendrobaena auriculata</i> (Rosa, 1897)
Середньоярусні	<i>Aporrectodea calliginosa</i> (Sav.), <i>Aporrectodea rosea</i> (Sav.)

як середовища існування цих тварин. Видовий склад може варіювати набагато більше в межах конкретного типу ґрунтів або типу біогеоценозу, ніж відповідний екологічний спектр. Очевидним є факт, що той самий тип ґрунту може бути заселений різними видами дощових черв'яків і на видовий склад може впливати сукупність факторів, у явному виді не пов'язаних з типологічними ознаками ґрунту. Це можуть бути і закономірності географічного поширення того або іншого виду, час існування ґрунтового утворення, фактори острів-

ного характеру – дистанція між локально поширеними популяціями і розмір локальних поселень тощо. Однак у конкретному біогеоценозі можуть існувати тільки представники тих життєвих форм і в такій кількості, що припустимі умовами цього біогеоценозу. Тому індикаційна цінність саме спектра життєвих форм набагато вища, ніж видових списків [44].

Одним з найважливіших факторів, що визначають структуру тваринного населення ґрунтів степової зони, є зволоження. Були розроблені методичні засади, спрямовані на те, щоб з'ясувати можливість використання аналізу екологічної структури дощових черв'яків для диференціації умов зволоження різних типів лісу [41]. Тварини відібрані в біогеоценозах з наступними рівнями зволоження: 1 – ксерофільні, 2 – мезоксерофільні, 3 – мезофільні, 4 – гігрофільні. Відбір матеріалів для дослідження розподілу дощових черв'яків проведений авторами разом з канд. біол. наук. О. В. Жуковим у процесі роботи у складі Комплексної експедиції з вивчення лісів степової зони України ім. О. Л. Бельгарда. Частина даних опублікована в попередніх роботах [41], а частина друкується вперше.

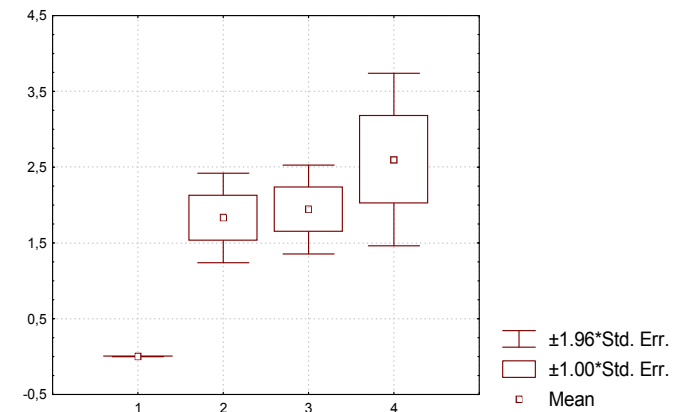


Рис. 4. Чисельність ґрунтово-підстилкових дощових черв'яків у різних гігротобах. По вісі абсцис – рівень зволоження. 1 – ксерофільні, 2 – мезоксерофільні, 3 – мезофільні, 4 – гігрофільні стації. По вісі ординат – чисельність (log₂ від екз./м²). Mean – середнє значення, Std. Err – стандартна помилка

На рис. 4 показані варіаційні характеристики чисельності населення ґрунтово-підстилкових форм дощових черв'яків залежно від зволоження едафотопу. У ксерофільних умовах представники цієї екологічної групи люмбрицид практично не зустрічаються. При зростанні вологості ґрунту спостерігається збільшення щільності ґрунтово-підстилкових черв'яків. Розходження показників чисельності між ксеромезофільними і мезофільними типами гігротопу не значні, а в гігрофільних умовах і загальний рівень щільності і варіабельність цього показника зростають.

Підстилкові дощові черви цілком уникають ксерофільних місцеперебувань (рис. 5). Максимальна щільність цієї групи люмб-

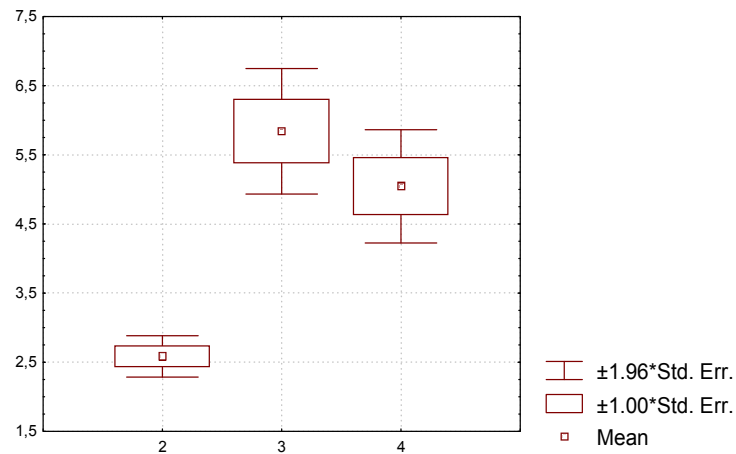


Рис. 5. Чисельність підстилкових дощових черв'яків у різних гігротопах. Позначення – див. рис. 4.

рицид відзначена в мезофільних умовах. Трохи менша чисельність підстилкових черв'яків характерна для гігрофільних умов і мінімальна — для ксеромезофільних.

Найоптимальнішими умовами зволоження для дощових черв'яків-норників є мезофільні умови гігротопу (рис. 6). У мезофільних гігротопах норники сягають своєї максимальної чисельності. У вологіших або в сухіших умовах порівняно з мезофільними умовами чисельність норників зменшується. Аналогічна закономірність

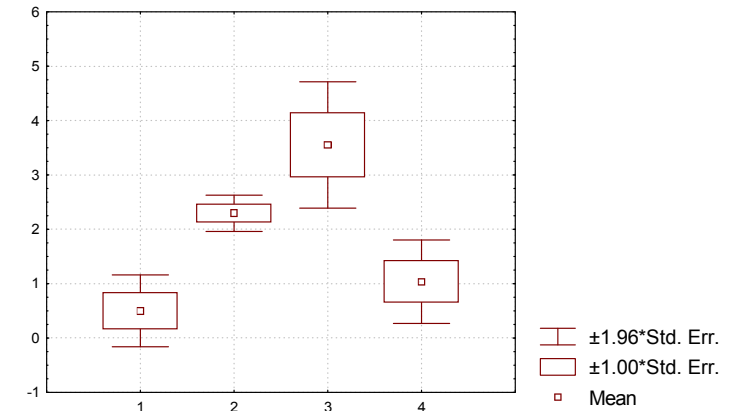


Рис. 6. Чисельність дощових черв'яків-норників у різних гігротопах. Позначення – див. рис. 4.

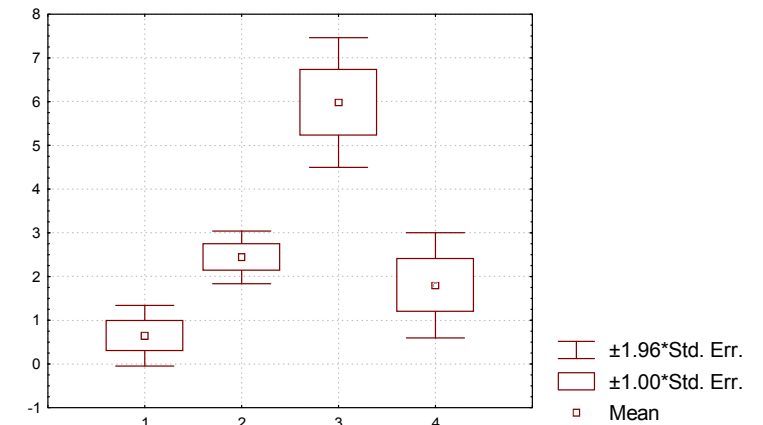


Рис. 7. Чисельність верхньоярусних дощових черв'яків у різних гігротопах. Позначення – див. рис. 4.

характерна і для верхньоярусних дощових черв'яків, що харчуються ґрунтовим перегноем (рис. 7). Дзвіноподібна крива описує зміни чисельності середньоярусних дощових черв'яків (рис. 8), однак ця група є більш стійкою до умов висушення ґрунту – при зростанні умов сухості від мезофільного максимуму чисельності швидкість зниження чисельності в середньоярусних дощових черв'яків набагато менша, ніж у верхньоярусних і норників.

Спектри гігморф дощових черв'яків можуть бути використані для індикації гігротопу біогеоценозу. Зоологічна індикація гігротопу важлива за наступних причин. Звичайно приналежність до певного гігротопу встановлюється за допомогою фітоіндикації. Однак лісові екосистеми в Наддніпрянщині зазнають інтенсивного антропогенного впливу і не завжди збереглися в стані, що дозволяє коректно оцінити типологічні особливості біогеоценозу. Ґрунтові безхребетні, які екрановані ґрунтом, мають більшу стійкість до антропогенного впливу, тому в таких умовах мають більшу інформативність. Виявлення взаємозв'язку між екологічними особливостями комплексів дощових черв'яків і умовами вологості може використовуватися також для індикації водного режиму ґрунтів.

У даному випадку завдання індикації гігротопу зводиться до формулювання правила, на підставі котрого ґрунт, у якому виявлений комплекс дощових черв'яків з відомою екологічною структурою, можна віднести до однієї з декількох груп. Група — цей ступінь зволоження ґрунту, або гігротоп. Таке завдання може бути вирішене методами дискримінантного аналізу.

Використання характеристик екологічних груп люмбрицид для диференціальної індикації не є можливим, бо ці параметри накладаються в різних за ступенем зволоження ґрунтах. Дискримінантний аналіз дозволяє перейти від вихідних перемінних, розходження в просторі яких між групами не ясні, до перемінних, котрі дозволяють чітко знайти відмінності між групами. Такі нові перемінні називаються дискримінантними функціями.

Характеристики отриманих дискримінантних функцій наведені в табл. 8 [41]. Дискримінантні можливості вибірки характеризуються лямбдою Уїлкса, що змінюється від 0 (максимальні дискримінантні можливості) до 1 (мінімальні можливості). Лямбда Уїлкса до виділення дискримінантних функцій складає 0,11, що свідчить про неможливість повної диференціації рівнів зволоження на основі аналізу структури екологічних груп дощових черв'яків [41].

І це закономірно, тому що в дійсності дискретного характеру зволоження в природі не існує, а відбувається плавна континуальна зміна вологості. Представники всіх екологічних груп реагують на збільшення вологості в цьому діапазоні зростанням чисельності і біомаси. У дощових черв'яків на надлишок вологи в гігрофільних умовах відбувається різна реакція. Форми, пов'язані з підстилкою, не зменшують своєї присутності або збільшують її, а ґрунтові форми, і особливо норники, значно зменшують свою чисельність.

Таблиця 8
Статистичні характеристики дискримінантних функцій [29]

Дискримінантна функція	Власне значення	Лямбда Уїлкса	Хі-квадрат	Ступені свободи	Рівень значимості
0	3,15	0,11	150,34	15,00	0,00
1	0,75	0,48	51,43	8,00	0,00
2	0,20	0,83	12,66	3,00	0,01

Таким чином, дискримінантний аналіз крім індикативних функцій служить ще і для розуміння закономірностей формування екологічної структури комплексів дощових черв'яків [41].

2.2. БІОТОПІЧНИЙ РОЗПОДІЛ ҐРУНТОВОЇ ЕНТОМОФАУНИ ПРИСАМАР'Я

2.2.1. Ґрунтові комахи приводороздільно-балкового ландшафту

За кількістю груп ґрунтових комах плакорні степові біогеоценози виявляються найбільш різноманітними. До їх складу входить понад двох десятків систематичних угруповань. У степу зустрічається ряд специфічних груп. До їх числа належать личинки пилкоїдів (Alleculidae), пілюльщиків (Birrhidae) і вусанів (Cerambycidae) (табл. 9). У ґрунтах інших біогеоценозів личинки цих комах майже не зустрічаються.

Важливу роль у формуванні степових комплексів відіграють чорниші, ковалики, пластинчастовусі, личинки двокрилих. Загальна щільність комах у степу може досягати досить високих значень – до 43,28 екз./м². На схилі правого берега р. Самара цей показник вищий тільки в нижній третині в лучно-чорноземних ґрунтах. У

пристіні на перший план виходять жужелиці, стафіліни і личинки двокрилих.

Ліси степової зони являють собою класичний приклад угруповань, що функціонують в умовах явної географічної невідповідності і відносної екологічної відповідності умовам місцеперебування [12]. Будучи своєрідним форпостом екстразональної рослинності, степові ліси мають ряд специфічних властивостей, що відрізняють їх від лісів середньої смуги і гумідних регіонів Європи. Степова обстановка, зо-

Таблиця 9

Грунтові комахи правого берега р. Самара (у екз./м²)

Група	Плакор	Пристін, верхня третина	Пристін, середня третина	Пристін, нижня третина
Alleculidae	2,93	–	–	–
Birrhidae	1,02	–	–	–
Carabidae	3,32	4,23	3,51	3,79
Cerambycidae	3,21	–	–	–
Curculionidae	6,76	6,71	–	13
Dermaptera	0,5	0,12	1	4,5
Dermestidae	1	–	–	–
Diptera	2,18	1,39	2,86	6,25
Elateridae	4,92	1,76	1,67	4,55
Histeridae	1	–	1	–
Hymenoptera	1,5	–	–	–
Lepidoptera	2,24	3,27	3,55	12,67
Mecoptera	–	–	0,8	1,6
Scarabaeidae	3,66	2,76	2,5	5,05
Silphidae	3	2	1,5	4
Staphilinidae	3,64	2,82	7,3	18,32
Tenebrionidae	2,4	2,19	1,67	1
Загалом	43,28	27,25	27,35	74,72

нальне оточення призвели до формування унікального генетичного ряду ґрунтів – чорноземів лісових [104]. Чорноземні ґрунти, що формуються на залісених схилах балок і схилів рік, є підсумком роботи біогеоценозу, який формується в умовах справжніх степів, де при автоморфному зволоженні і постійному дефіциті вологи домінує ординарна елементарного ґрунтового процесу – чорноземного типу ґрунтоутворення [50].

Для лісових біогеоценозів у степу велике значення мають маргінальні явища. Ці явища можуть розглядатися на трьох рівнях [38]: ценотичному, едафічному і географічному. Багаторівневість розуміння маргінальних процесів міститься в основі концепції амфіценозу О. Л. Бельгарда [11]. Амфіценоз – перехідний тип угруповання від однієї формації до іншої. Цей перехід торкається як структурного блоку, так і функціональної ланки кругообігу в біогеоценозі.

Таблиця 10

Розподіл ґрунтових комах у байраку Глибокий (у екз./м²)

Група	Північна експозиція			Таль- вег	Південна експозиція		
	Верхня тре- тина	Сере- дня тре- тина	Нижня тре- тина		Верхня тре- тина	Сере- дня тре- тина	Нижня тре- тина
Carabidae	3	5,71	2,75	1	2,33	6,6	8
Curculionidae	2,25	4,25	2,5	–	1	2	1
Dermaptera	–	–	–	–	–	1	–
Diptera	1,56	3,52	1,5	56,4	4,44	4,18	6,29
Elateridae	1,6	1	2,67	–	3	1,2	1
Lepidoptera	2	2	1	–	–	1,5	1
Scarabaeidae	5,75	3	3,14	1	1,5	2,67	–
Silphidae	–	–	–	2	1	1	3
Staphilinidae	3,33	3,75	4	1	2	5,75	4,5
Tenebrionidae	1	1	–	–	–	2	–
Загальний підсумок	20,49	24,24	17,56	61,4	15,28	27,89	24,79

2.2.2. Ґрунтові комахи байраку Глибокий

Дані про розподіл груп ґрунтових безхребетних у байраку Глибокому наведені в табл. 10. Найбільшої щільності в байраку ґрунтові комахи досягають у тальвегу. У цьому біотопі щільність комах складає 61 екз./м². На схилах байраку – 15–28 екз./м².

У тальвегу домінуючою групою є личинки двокрилих комах, серед яких у вологих умовах переважають сапротрофні представники.

Крім двокрилих, у формуванні комплексів ґрунтових комах байрачних лісів велике значення мають жувелиці, ковалики, стафіліни і пластинчастовусі.

2.2.3. Ґрунтові комахи заплави р. Самара

Заплава являє собою досить динамічну ділянку річкової долини. Лісові біогеоценози, що формуються в заплаві р. Самара, належать до короткозаплавних лісів. Тут повинь триває не більше 10 днів, тому заплавний і алювіальний фактори значно слабшають порівняно з тривало заплавними лісами. Це супроводжується зростанням факторів зонального порядку. Прируслова заплава розвинута слабкіше інших частин заплави. Часто до русла ріки підходять елементи середньої і приматерикової заплави. Звичайно прируслова заплава утворена легкими за механічним складом алювіальними породами. Однак у зв'язку з меандруванням русла ріки сила алювіальних процесів змінюється і у деяких сегментах вигину ріки можуть формуватися умови, сприятливі для відкладення дрібноземистих порід. У таких ситуаціях виникає можливість для засолення ґрунтів. Ґрунтові води в прирусловій заплаві містяться на значній глибині. Слабкі капілярні властивості легких ґрунтів не дозволяють підніматися воді далеко нагору, тому, незважаючи на видиму близькість води, ґрунти в цій частині заплави можуть відчувати певний дефіцит вологи, особливо в другій половині літа [12].

У заплаві найбільшої щільності ґрунтові комахи досягають у центральній її частині, де цей показник складає 38 екз./м² (табл. 11). У прирусловій заплаві щільність комах складає 23, а в притерасній – 16 екз./м². Найбільшу щільність мають у прирусловій заплаві личинки жуків-довгоносиків, пластинчастовусих, мертвоїдів і метеликів. У центральній заплаві найвища щільність населення популяцій жувелиць, двокрилих, коваликів, чорнишів і стафілінів. У притерасній заплаві жодна з груп комах не досягає максимальної щільності порівняно з іншими елементами заплави.

Мезофільні умови в центральній заплаві найсприятливіші для ґрунтових тварин, у тому числі і ґрунтових личинок комах. Лісові біогеоценози, розташовані в заплавах степових рік, зазнають впливу від сильних зональних чинників. Найбільшою мірою вони себе

виявляють у прирусловій заплаві, оскільки ця ділянка заплави зазнає сильного впливу фактора сухості. Тому там можна зустріти високу щільність груп, характерних для степу – скарабейди, личинки метеликів, чорниші і туруни.

Личинки пилкоїдів (род. Alleculidae) звичайно є типово степовими мешканцями й у ґрунтах азональних біогеоценозів, до яких належать ґрунтові комахи заплави р. Самара (у екз./м²)

Група	Прируслова заплава	Центральна заплава	Притерасся
Alleculidae	–	–	1,33
Carabidae	1,49	5,71	1,72
Curculionidae	4,84	1,46	–
Dermaptera	1,52	2,02	0,04
Diptera	1,45	2,67	2,56
Elateridae	2,18	13,19	4,36
Hymenoptera	0,03	–	–
Lepidoptera	2,43	2,43	0,22
Mecoptera	0,66	–	–
Raphidioptera	0,03	1,00	–
Scarabaeidae	1,78	0,82	–
Silphidae	2,67	0,48	1,06
Staphilinidae	1,98	5,51	4,66
Tenebrionidae	1,55	2,67	–
Загальний підсумок	22,61	37,96	15,94

ла яких відносяться заплавні екосистеми, зустрічаються зрідка. Тільки в порохнявому пні була зустрінена личинка пилкоїда *Prionychus melanarius* Germ у притерасній заплаві.

Личинки вусанів *Dorcadion carinatum* Pall. були виявлені тільки в прирусловій заплаві в липовій діброві з зірочником. Ґрунтові личинки жуків-вусанів у степовій зоні України зустрічаються найчастіше в степових зональних умовах. Факт присутності цих тварин у заплаві ріки свідчить про проникнення факторів зонального порядку в азональні біогеоценози. На це явище вказував О. Л. Бельгард [12], відзначаючи амфіценотичність лісових комплексів у степу. Зональні фактори виявляють себе найбільшою мірою в прирусловій заплаві, де рівень ґрунтових вод перебуває на найбільшій глибині серед усіх

заплавних ділянок. Саме тут виявлені степові види, до числа яких належить *Dorcadion carinatum* Pall.

Екологічно близькі до личинок вусанів личинки довгоносиків. Обидві таксономічні групи в личинковому стані при існуванні в ґрунті є фітофагами. Фітофагія розглядається як адаптація до дефіциту вологи. Тварини компенсують недолік води при споживанні живих тканин рослин [27]. Личинки *Curculionidae* мають найбільшу щільність населення в прирусловій заплаві (2–14 екз./м²), трохи меншу – у центральній (3–4 екз./м²) і практично не зустрічаються в притерасі. Ці тварини населяють мінеральні горизонти ґрунтового профілю. У притерасі через близький до поверхні рівень ґрунтових вод уже на невеликій глибині створюються анаеробні умови, що негативно позначається на багатьох ґрунтових тваринах.

Щипавки надають переваги вологим місцеперебуванням, однак здатні знаходити сприятливі умови в різних укриттях. Якщо до цієї властивості додати еврифагію, то стає зрозумілим значне поширення цих комах у заплавних місцеперебуваннях. Чисельність *Forficula auricularis* L. дорівнює 2–8 екз./м² у прирусловій заплаві, близька чисельність (2,66–4 екз./м²) відмічена в центральній заплаві і лише одиничні збори були зроблені у вільшняку.

Група личинок двокрилих комах являє собою досить гетерогенне угруповання. У ній наведені ксерофільні хижаки, як, наприклад, *Asilidae*. Крім того, є мезофільні (*Bibionidae*) і гігрофільні сапрофаги (*Tipulidae*). Екологічна розмаїтість личинок двокрилих дозволяє цій групі тварин займати різні біотопи.

У прирусловій заплаві чисельність личинок двокрилих перебуває на рівні 2–2,73 екз./м², однак може досягати 13,66 екз./м². Основу комплексу двокрилих у цій ділянці заплави складають хижі представники, такі як *Dolichopodidae* sp. sp., *Rhagionidae* sp. sp., *Stratiomyidae* sp. sp., *Tabanidae* sp. sp., *Therevidae*. У центральній заплаві щільність цієї групи тварин зростає до 8–12,43 екз./м². Крім характерних для прируслової заплави груп двокрилих у центральній заплаві досить часто можуть бути зустрінуті личинки комарів-довгоногів, які є гігрофільними сапрофагами. Висока чисельність личинок двокрилих у притерасі обумовлена наявністю не тільки *Tipulidae*, а й іншої сапрофільної групи – *Bibionidae*. Таким чином, у міру віддалення від русла ріки в заплаві відбувається збільшення

чисельності ґрунтових личинок двокрилих і відносної чисельності сапрофагів при зменшенні чисельності хижаків.

2.2.4. Ґрунтові комахи першої надзаплавної тераси (арени) р. Самара

У таблиці 12 наведені дані про чисельність ґрунтових безхребетних арени р. Самара. У сухуватому борі щільність населення комах досить низька – 15 екз./м². У більш вологих біогеоценозах відбувається збільшення щільності населення педобіонтів. У

Таблиця 12

Щільність населення основних груп ґрунтових комах у біогеоценозах арени р. Самара (у екз./м²).

Група	Бір	Субір	Колок
Alleculidae	1,25	–	–
Carabidae	3,25	5,18	11,00
Curculionidae	3,00	2,00	8,00
Dermaptera	–	1,00	3,25
Diptera	2,25	1,92	2,75
Elateridae	1,75	2,00	2,83
Lepidoptera	1,00	3,50	–
Raphidioptera	–	1,00	–
Scarabaeidae	1,50	1,75	4,00
Silphidae	–	3,00	1,00
Staphilinidae	–	3,40	7,50
Tenebrionidae	1,00	2,00	–
Загальний підсумок	15,00	26,75	40,33

суборі цей показник складає 26,75, а в колках – 40,33 екз./м². У борі на арені домінуючими групами є жужелиці, личинки жуків-довгоносиків і двокрилих. Крім зазначених груп, важливу роль у цьому біогеоценозі відіграють личинки пластинчастовусих і дротянки. Велика частина з зазначених груп тварин є фітофагами, або хижаками. Такі трофічні режими варто розглядати як адаптації до гострого дефіциту вологи, що характерний для арених борових комплексів.

У напрямку бір–субір–колок щільність населення зростає, в основному за рахунок жужелиць, стафілінів і сільфід. Це в основно-

му мезофільні групи, що реагують на поліпшення забезпеченості вологою ґрунтів зростанням своєї чисельності.

2.2.5. Видовий склад деяких груп ґрунтових комах

Личинки жуків-коваликів

За типом харчування В. Г. Долін [33] поділяє дротянок на наступні групи.

1. Усеїдні, але переважно фітофаги, пов'язані зі злаковою рослинністю (роди *Agriotes*, *Ectinus*). Нормальний розвиток личинок може відбуватися і без споживання тваринної їжі.

2. Усеїдні, із сильно вираженою фітофагією, але потребують для нормального розвитку їжу тваринного походження (роди *Corymbites*, *Selatosomus*).

3. Усеїдні, зі слабко вираженою фітофагією, які надають перевагу рослинним залишкам і хижацтву (роди *Melanotus*, *Limonius*, *Athous*). При дефіциті вологи в ґрунті або відсутності тваринної їжі личинки цієї групи серйозно пошкоджують насіння, підземні стебла і коріння-бульбоплоди.

4. Хижаки і некрофаги, здатні до сапрофагії, що не пошкоджують живі рослини (роди *Cardiophorini*, *Elater*, *Synaptus*, *Prosternon*, деякі підроди роду *Athous*).

5. Облігатні хижаки (роди *Lacon*, *Adelocera*, *Nypoganus*, *Calambus* і підроди роду *Athous*: *Diacanthous*, *Stenagostus*).

За типом харчування відповідні групи дротянок варто назвати так: 1) фітофаги; 2) фітозоофаги; 3) зоофітофаги; 4) хижаки; 5) облігатні хижаки.

У степу зустрічаються наступні види жуків-коваликів: *Adrastus obscurus*, *Agriotes brevis* Cand., *Agriotes gurgistanus* Fald., *Agriotes sputator* L., *Athous hirtus* Hbst., *Elateridae* sp. sp., *Lacon murinus* L., *Selatosomus aenus* L., *Selatosomus latus* F.

У байрачних біогеоценозах зустрічаються: *Adrastus obscurus*, *Aeloides bicarinatus* (Reitt.), *Aeloides rossii*, *Agriotes brevis* Cand., *Agriotes gurgistanus* Fald., *Agriotes sputator* L., *Ampedus balteatus*, *Ampedus sinnatus*, *Anostrius globicollis* (Germ.), *Athous globicollis*, *Athous haemorrhoidalis* F., *Athous hirtus* Hbst., *Cardiophorus rufipes* Goeze., *Dalopius marginalis*, *Elateridae* sp. sp., *Lacon murinus* L., *Melanotus brunripes* Germ., *Prosternon tessellatum* L., *Selatosomus aenus* L., *Selatosomus latus* F., *Selatosomus nigricornis* Panz.

Личинки жуків-коваликів у заплаві представлені такими видами: *Agriotes lineatus* L., *Agrypnus murinus*, *Ampedus balteatus*, *Ampedus sinnatus*, *Athous haemorrhoidalis* F., *Cardiophorus rufipes* Goeze., *Dalopius marginalis*, *Idolus picipenis*, *Lacon murinus* L., *Melanotus brunripes* Germ., *Prosternon tessellatum* L., *Selatosomus melancholicus*. Личинки роду *Agriotes* воліють харчуватися проростаючим насінням і коренями різних злаків, тому осередки цих тварин тісно пов'язані з багаторічними злаковими рослинами. На відміну від представників вищевказаного роду, ковалики роду *Selatosomus* злаковими рослинами не харчуються і віддають перевагу здебільшого насінню, вигризаючи їх уміст, підземним стеблам, корінню і коренеплодам [32].

Чисельність дротянок у ґрунтах заплави варіює в межах від 1 до 13,37 екз./м². Достовірних розходжень у чисельності цих тварин між ділянками заплави виділити не можна. Залежно від типу ґрунту змінюється склад домінантів. Так, у прирусловій заплаві домінантами є *Athous haemorrhoidalis* F. і *Lacon murinus* L., у центральній заплаві – *Agrypnus murinus* і *Athous haemorrhoidalis* F., у притерасі – *Dalopius marginalis* і *Ampedus balteatus*.

Личинки пластинчастовусих

Усі личинки пластинчастовусих живуть у ґрунті або в субстратах, близьких до ґрунту за механічними властивостями (гниюча деревина, що розкладається, рослинні тканини і речовини тваринного походження, екскременти хребетних тварин). Личинок, що відкрито живуть, серед представників пластинчастовусих немає. У зв'язку з цим спостерігається відносна одноманітність форм личинок, будова яких зводиться до деяких типів, які не сильно розрізняються, на відміну від дуже різноманітних личинок тих родин жуків, де є великі відмінності в середовищі існування, як, наприклад, у листоїдів (сем. *Chrysomelidae*).

Питання про адаптивне значення форми личинок комах, що живуть у ґрунті і подібних субстратах, детально розроблене М. С. Гіляровим [28]. Загальні висновки його такі: С-подібна форма тіла личинок (такими є личинки пластинчастовусих) є адаптацією до активного руху в специфічному, дуже важкому за механічними властивостями середовищі, яким є ґрунт або щільна рослинна тканина.

Спосіб пересування личинок пластинчастовусих у ґрунті також вивчений і описаний М. С. Гіляровим [28].

Личинка, яка починає копальні рухи в ході, що прокладається, підгинає останні членики черевця, внаслідок чого положення її тіла фіксується між двома точками опори: черевний кінець останнього сегмента упирається в дно ходу, а спинна поверхня 1–3-го сегментів черевця притискається до зводу ходу, що прокладається.

Передній кінець тіла личинки буває загнутим при ритті ходу трохи нагору, отож тіло її має навіть скоріше S-подібну, ніж C-подібну форму. Розпушення твердого ґрунту виконується утиканням у нього могутніх щелеп личинки і наступним скороченням черевної мускулатури, при якому голова наближається до анального кінця. Мандибули є основними органами розпушування ґрунту, що діють при скороченні черевної мускулатури як кирка (відскоблювання часток ґрунту виконується загостреним зовнішнім краєм мандибул).

При просуванні уперед відіграють роль і ножицеподібні рухи щелеп, якими личинки можуть перегризати корені, що зустрічаються на шляху. Тому в личинок пластинчастовусих головна капсула масивна, злита, що слугує надійною опорою для щелеп і могутньої щелепної мускулатури. Сильна хітинізація черепної коробки личинок пластинчастовусих має значення і тому, що при ритті ходу саме голова приймає на себе основне тертя об частки твердого ґрунту. Сильно хітинізовані плями з боків 1-го грудного сегмента, очевидно, теж добре захищають тварину від механічних ушкоджень.

Після скорочення тіла личинка хвилеподібними скороченнями спинної мускулатури в напрямку від заднього до переднього кінця, що починаються в сегментах, які виконують роль спинної точки опори, знову розпрямляється і витягає передній кінець тіла. Потім знову втикає мандибули в ґрунт, після чого виникає нове скорочення черевної мускулатури. Шматочки ґрунту, що відколюються, відгрібаються нижньою стороною голови і нижньою поверхнею грудних і передніх черевних сегментів у порожнину, утворену виїмкою вентральної сторони зігнутого тіла. Кінцівки при цьому хвилеподібно рухаються спереду назад, відгрібаючи розпушений ґрунт. Значення кінцівок для поступального руху порівняно мале.

Після того, як декількома скоблячими рухами личинка розширила хід, фіксується положення переднього кінця тіла (за допомогою щетинистих валиків і мандибул) і черевце підтягується вперед. Після цього личинка гладкою спинною стороною останнього сегмента спресовує розпушений ґрунт, утворюючи у такий спосіб пробку, що закриває пророблений нею хід і не залишаючи за собою шляху, яким могли б скористатися хижаки.

Личинки хрущів захищаються від втрати вологи в сухому ґрунті створенням навколо свого тіла камери з ущільненими стінками, повітря в якій насичується вологою, що випаровується личинкою. Ущільнення стінок печерки досягається обертальними рухами у ній личинки. Відскобливши щелепами небагато ґрунту, личинка скороченням черевної мускулатури підгинає голову, причому передня частина тіла ковзає уздовж низу черевця.

У зв'язку з описаним способом пересування личинок *Scarabaeidae* стає зрозумілим, чому опорні шипики містяться саме на тих частинах тіла, що приймають на себе функцію опори. Єдиною частиною черевної поверхні, що має значення точки опори личинки, яка прокладає хід, є черевна сторона заднього кінця останнього черевного сегмента. У личинок *Scarabaeidae* – *Pleurosticti*, уся черевна поверхня тулуба гола (точніше, майже гола), за винятком саме цієї частини, озброєної міцними шипиками, розташованими в більшості форм, що живуть у ґрунті, двома подовжніми рядами. Кількість шипиків і їх розташування строго постійні для кожного виду пластинчастовусих і служать одним із найнадійніших діагностичних ознак личинок.

Тергіти всіх сегментів тулуба личинок пластинчастовусих, крім трьох останніх, розділяються глибокими борозенками на валики – про-, мезо- і метатергіти. Особливо сильно розвитий метатергіт. На грудних сегментах ці валики не несуть особливих щетинок, що мають локомоторну функцію, а на перших п'ятьох черевних сегментах, які упираються в звід ходу, що прокладається, вони усажені міцними щетинками. Середня частина кожного валика покрита щетинками, а передні і задні чверті вільні. При скороченнях спинної мускулатури, які пробігають хвилеподібно, усажені щетинками частини валиків по черзі розсовуються і зрушуються, просуваючи личинку вперед. Локомоторна функція забезпечена щетинками валиків особливо добре виявляється в ли-

чинок *Cetonia*, що рухаються навіть по поверхні твердого субстрату, лежачи на спині.

Значення різних пристосувань для пересування і життя личинок у субстраті виступає наочно при порівнянні будови личинок пластинчастовусих, що живуть у різному середовищі.

Загальним для всіх личинок пластинчастовусих пристосуванням для життя в ґрунті й інших субстратах є будова дихалець, що не допускає можливості потрапляння в трахеї часток ґрунту, рослинних детритів тощо.

С-подібна форма тіла, при відносній його стрункості, найкраще виражена в личинок, що вільно пересуваються в ґрунті й активно розшуковують їжу. Сюди відносяться личинки *Rutelini*, *Melolonthini*, *Rhizotrogini*, *Pachydemini*, *Sericini*, *Hopliini*, *Glaphyrini*. Очевидно, усі ці групи сформувалися вже після переходу їхніх предків до життя в ґрунті (первісним середовищем існування личинок найдавніших пластинчастовусих, мабуть, були гниюча деревина і потерть, що цілком збереглося в сімействі *Lucanidae* – більш примітивному, а також у більшості *Dynastini*, *Trichiini*, *Valgini*, *Cetoniini*). Тіло таких личинок відрізняється більшою товщиною, а часто і менше вираженою С-подібною формою, і менше розвинутими шипиками і щетинками на анальному стерніті. Деякі *Dynastini* (наприклад *Pentodon*) перейшли до життя в ґрунті; хоча їхнє тіло і товще, ніж у личинок *Melolonthini* і близьких до них триб, але воно стрункіше, ніж у деревних мешканців тієї ж триби, неправильно розсіяні шипи на анальному стерніті в них краще розвиваються, подовжуються, вигинаються, однак симетричні ряди шипиків у них не з'являються. *Cetoniini*, що живуть у ґрунті (рід *Epicometis*, підрід *Netocia* роду *Potosia*), не роблять значних пересувань у ґрунті і прив'язані тут до скупчень рослинних детритів, тому форма їх тіла, порівняно з мешканцями деревних детритів, не змінюється; слід лише зазначити набагато сильніший розвиток у них волосяного покриву тіла, а в *Netocia* – розширення шипиків у симетричних рядах на анальному стерніті. У тих представників гнойовиків, що відкладають яйця в природні купи калу тварин, а личинки їх роблять міграції в ґрунті (наприклад, при пересиханні верхніх шарів), зберігається С-подібна форма тіла і більш-менш добре розвинені шипики на анальному стерніті, у тому числі і розташовані подовжніми симетри-

чними рядами; щетинки на черевних тергітах хоча і залишаються нечисленними, але набувають форму як у типових землеріїв, стають більш товстими і пружними, мають деякий вигин назад. Сюди відносяться личинки *Aphodiini*, багато представників яких навіть вільно живуть у ґрунті, харчуючись детритом з коренів рослин (*Psammobius*, *Cnemisus*). Нарешті, тіло личинки *Odontaeus armiger*, яка вільно живе в ґрунті, відрізняється стрункістю і добре вираженою С-подібною формою, відмінною від форми тіла інших *Geotrupini*, що живуть у гної.

Сильний розвиток шипиків на анальному стерніті, особливо їх симетричних рядів, має місце в трибах *Rutelini*, *Melolonthini*, *Rhizotrogini* та інших, близьких до них. У представників цих триб шипики звичайно загнуті назад, розширені в сторони і розташовані двома рядами уздовж головної осі, даючи, таким чином, максимальну стійкість проти зрушення в сторони і назад [28]. При цьому подовження цих рядів і розходження їх у задній частині в сторони у вигляді дуг властиве, в основному, для мешканців щільних ґрунтів, наприклад *Amphimallon*, *Rhizotrogus*. У видів, що живуть тільки в щільному ґрунті, це пристосування ще підсилюється: шипики товщають і трохи подовжуються, особливо в задній частині, де ряди їх подвоюються і потроюються, наприклад у *Rhizotrogus aequinoctialis* Hrbst.

Іноді шипи розташовуються у вигляді поперечних дуг – однієї (у *Sericini*) або двох (у *Tanyproctus*), причому шипи в таких форм (і ті, що містяться в цих рядах (дугах), і позарядові) вирізняються сильним розвитком, гострі і спрямовані трохи назад і усередину – до середньої осі тіла. Очевидно, це інше пристосування для досягнення тих же результатів (у розумінні додання стійкості тілу), що і при подовжньому розташуванні шипів.

При пересуванні в легкому піщаному ґрунті, де легше досягається стійкість тіла, симетричні ряди шипиків коротшають, а іноді і цілком зникають; так, наприклад, у видів *Melolontha*, що живуть як у легкому піщаному, так і у важкому суглинному ґрунті, подовжні симетричні ряди шипиків довгі, а в *Polyphylla*, пов'язаних в основному з легкими ґрунтами, вони сильно коротшають, у *Anoxia* ж цілком зникають. У видів *Chioneosoma*, що живуть у піску (*Ch. pulvereum* Knoch., *Ch. aralense* Sem. et Medv., *Ch. arnoldii* Medv., *Ch. koma-rovi* Brske), задня частина рядів, що розходиться

в сторони і складається з довгих шипів, зникає і залишається лише передня їх частина, причому кінці рядів зближаються, утворюючи в такий спосіб овал; величина останнього досить значна у *Ch. pulvereum* – мешканця задернених пісків і дуже мала в *Ch. komarovi* – мешканця барханних пісків.

У той же час у мешканців пісків розвивається ряд інших пристосувань, зокрема, у структурі голови. У той час як у мешканців щільних ґрунтів поверхня головної капсули, лиштви, а часто і верхньої губи буває гладкою, блискучою, у піщаних мешканців вона стає більш-менш шорсткуватою, принаймні в передній частині. У деяких же представників вона буває зернистою, покритою ямкоподібними крапками, що у деяких видів *Chioneosoma* несуть шипики і лусочки. Очевидно, цим запобігається ковзання по кварцових частках і досягається відповідна стійкість при русі в піску. У личинок *Phyllopertha*, *Melolontha*, *Amphimallon*, що живуть в різних ґрунтах, а також у *Rhizotrogus*, що живуть в щільному ґрунті, голова шорстка в різному ступені: у *Monotropus nordmanni* є шорсткість на лобі, а лиштви покрита сильними зморщечками, у *Anoxia*, *Anomala* і піщаних мешканців роду *Chioneosoma* уся голова стає шорстко-зморшкуватою, причому в деяких видів вона покрита густими ямковидними крапками (*Ch. aralense*), іноді з конічними або лускоподібними шипиками (*Ch. pulvereum*, *Ch. arnoldii*, *Ch. komarovi*). Така структура головної капсули не спостерігається в мешканців щільних суглинних ґрунтів, тому що це пристосування було б тут недоцільним: дрібні глинисті частки набивалися б у ямки, прилипали до шорсткуватої поверхні голови, що перешкоджало б нормальній життєдіяльності личинки.

Рівномірно округлена форма заднього кінця тіла при зазначеному способі пересування личинок у ґрунті найбільш зручна, тому у всіх личинок, що вільно живуть у ґрунті, кінець черевця завжди має саме таку форму. Слід зазначити, що рівномірно округлену вершину черевця має личинка *Odontaeus armiger*, що вільно живе в ґрунті, чим вона істотно відрізняється від личинок інших *Geotrupini*, які мешкають у гної і мають складно улаштовану анальну площадку. До цього ж типу наближаються і личинки *Aphodiini*, що мають слабку дволопастну вершину черевця, без

сплощеної анальної площадки; це, безумовно, пов'язано з особливостями їх способу життя.

Щетинисті валики на черевних тергітах найсильніше розвинуті в ґрунтових мешканців (*Rutelini*, *Dynastini*, *Melolonthini*, *Rhizotrogini*, *Pachydemini*, *Sericini*, *Hopliini*).

Хоча кінцівки не відіграють великої ролі для поступального руху личинки, однак їх значення велике для розпушення й відгрібання ґрунту, чому вони краще розвинуті саме у вільно живучих мешканців ґрунту (*Rutelini*, *Melolonthini*, *Rhizotrogini*, *Pachydemini*, *Sericini*, *Hopliini*). Подовження ноги тут досягається завжди за рахунок подовження тазика. Це пов'язано зі способом руху кінцівки, що при відгрібанні ґрунту викидається спочатку вперед, а потім рухається назад; подовження тазика збільшує рухливість ноги в цьому напрямку. Заслуговує на увагу те, що подовження тазиків має місце в комах із хватальними передніми кінцівками, які при лові жертви викидаються вперед, як, наприклад, у прочан (*Mantodea*), *Mantispa styriaca*, *Ranatra linearis*. Збільшення площадки (для відгрібання ґрунту) досягається розвитком щетинок на ногах, що добре розвинені в мешканців ґрунту і гниючої деревини і майже відсутні в гнойовиків. Для розпушення землі служать сильно розвинені кігтики, що є у всіх типових мешканців ґрунту (триби *Rutelini*, *Melolonthini*, *Rhizotrogini*, *Sericini*, *Hopliini*). У гнойовиків сильний розвиток кігтиків має місце лише в *Aphodiini* у зв'язку з зазначеними вище особливостями їх способу життя.

Оскільки личинка розпушує ґрунт при русі за допомогою верхніх щелеп, причому основна робота припадає на їх кінці і зовнішні краї, то в личинок, що вільно живуть у ґрунті, порівняно з іншими, спостерігається найсильніший розвиток дистальних кінців щелеп. Внаслідок постійного тертя об частинки ґрунту відбувається поступове стирання не тільки внутрішнього, а ще більше зовнішнього краю і вершини щелеп. Тому в давно перелинялих личинок щелепи сильно коротшають, а вершини їх притупляються.

У зв'язку з необхідністю розшукувати собі їжу в личинок, що вільно живуть у ґрунті, добре розвинені органи нюху і дотику. Вусики в *Rutelini*, *Melolonthini*, *Rhizotrogini*, *Pachydemini*, *Sericini*, *Hopliini* довгі, складаються з 4 члеників, причому 4-й членик зав-

жди добре розвинутий, стовщений і несе одну або кілька нюхових площадок. У личинки *Odontaeus armiger*, що вільно живе у ґрунті, останній членик вусика добре розвинутий і стовщений, на відміну від представників тієї ж триби (*Geotruperini*), що живуть у перегноі.

Умови існування в гниючій деревині і потерті загалом нагадують умови життя в ґрунті, але є і ряд відмінностей. Личинки не роблять тут великих міграцій у пошуках їжі у зв'язку з зимівлею або зміною умов вологості. При поступальному русі їм доводиться не тільки розпушувати, а й дробити, різати субстрат (деревину). Усі такі личинки мають набагато товще тіло, причому в личинок з більш слабо вираженою С-подібною формою тіла (*Cetoniini*) зменшується відносний розмір головної капсули, а щетинисті валики є не тільки на черевних, а і на грудних стернітах (ймовірно, у зв'язку з трохи іншим положенням тіла при прокладанні ходу). Шипики на анальному стерніті менше розвинуті. У личинок *Lucanidae*, з добре вираженою С-подібною формою, розташування спинних щетинок майже таке саме, як у ґрунтових мешканців. В усіх випадках ноги коротшають за рахунок скорочення довжини тазиків. Найістотніша відмінність у будові верхніх щелеп: вони сильно коротшають за рахунок скорочення дистального кінця, стають ширшими, набувають форми, близької до трикутної, а внутрішній край їх має численні зубці для розрізування субстрату. Часто спостерігається редукція кігтиків, що перетворюються на тупі придатки конічної або циліндричної форми з щетинками на кінцях. Вусики 4-членикові, причому у всіх *Scarabaeidae* (триби *Trichiini*, *Valgini*, *Cetoniini*) скорочені, товсті, але з добре розвинутим останнім члеником, з кількома нюховими площадками, що пов'язано, очевидно, з вибором їжі. У *Lucanidae* останній членик вусика дуже маленький, тонкий. Можливо, що нюх у них слабо розвинутий у зв'язку з безвибірковим заковтуванням шматочків деревини, де личинка прокладає хід.

Найбільше відхилення від зазначеного вище типу представляють личинки, що живуть у субстраті, спеціально заготовленому для них батьками. Таким субстратом у видів нашої фауни є кал хребетних тварин (в основному ссавців) у *Coprini* і *Geotruperini* рослинна маса в *Lethrini*. Через те, що личинкам тут не доводиться пересуватися в ґрунті або в іншому субстраті, зникають і

відповідні пристосування до цього. Тіло стає більш товстим і коротким, що дає можливість міститися в обмеженому за розміром просторі камери. У *Coprini* на середніх черевних тергітах часто буває більш-менш сильне мішкоподібне розширення у вигляді горба. Тіло стає майже голим, тверді щетинки на спинній стороні відсутні, шипики на анальному стерніті або зовсім відсутні (*Copris*), або являють собою симетричні фігури з дрібних коротких шипиків, що є, можливо, рудиментарним утворенням. Ноги сильно ослаблені, майже позбавлені щетинок, у *Lethrus* перетворені на короткі конічні придатки. Кігтики в основному перетворені на тупі придатки або зовсім відсутні. У зв'язку з харчуванням м'якою їжею верхні щелепи стають більш слабкими, тонкими, жувальні поверхні на внутрішній стороні в основі, порівняно з такими в розглянутих вище личинок, слабкіше розвинуті. У зв'язку з безвибірковим харчуванням вусики розвиваються слабо: вони складаються в *Coprini* з 4, у *Geotruperini* і *Lethrini* з 3 члеників, відносно короткі, особливо в *Lethrini*, тонкі, а останній їх членик дуже малий. Особливістю цих личинок є розвиток анальної площадки. Задній кінець тіла в них сплюснений і утворює особливу площадку, покриту складками й увзишсями, з лопаттями різної форми по краях. Посередині цієї площадки розміщений анальний отвір, прикритий сильно розвинутими клапанами або заслінками. Очевидно, ця площадка служить для утримання стінок у камері личинки, що міститься усередині живильного субстрату. З цією функцією, напевно, пов'язаний і сильний розвиток заслінок, що закривають анальний отвір.

Aphodiini за рядом ознак наближаються до вільних мешканців ґрунту, однак у зв'язку з характером харчування в них зберігається властива для копрофагів будова ротового апарата і вусиків.

За способом життя і харчування серед личинок розглянутих сімейств виділяються наступні групи:

1. Личинки, що вільно живуть у ґрунті й активно розшукують їжу, яка складається з коренів (узагалі підземних частин) рослин, переважно живих, але також і відмерлих. Ці личинки, особливо в молодому віці, значною мірою харчуються і перегноєм. Сюди відносяться личинки хрущів із триб *Ratelini*, *Melolonthini*, *Rhizotrogini*, *Pachydemini*, *Sericini*, *Hopliini*, *Glaphyrini* і, частково, *Dynastini* (*Pentadon*). Значна частина личинок цієї групи є

шкідниками сільськогосподарських і лісових культур. Багато видів шкодять і в імагінальній фазі.

2. Личинки, що живуть у ґрунті в місцях скупчення рослинних детритів (гнізда мишей, ховрашків, скупчення перегною, сміття, стружок тощо), що активно розшуковують корм і годуються мертвими рослинними залишками. Сюди відносяться частково носороги (*Oryctes*), кукурудзяні гнойовики (*Pentodon*), деякі бронзівки (*Epicometis hirta*, *Oxythyrea funesta*, *Potosia (Netocia) hungarica* та інші види підроду *Netocia*, деякі *Aphodiini (Pleurophorus, Mothon, Aphodius plagiatas)*). Усі види цієї групи в личинковій фазі нешкідливі, але багато з них шкодять у імагінальній фазі.

3. Личинки, що живуть у ґрунті та харчуються підземними грибами. Сюди належить *Odontaeus armiger*. В усіх фазах нешкідливий.

4. Личинки, що живуть у мурашниках та харчуються матеріалами мурашиного гнізда. Сюди належить *Potosia metallica*. Личинка нешкідлива, жук пошкоджує квіти рослин.

5. Личинки, що живуть у порохнявій деревині і деревній потерті та харчуються рослинними детритами. Сюди відносяться всі *Lucanidae*, *Dynastini* (частково), *Trichiini*, *Valgini*, *Celoniini* з пологів *Cetonia*, *Liocola*, *Potosia*. Личинки нешкідливі, але деякі з них є проміжними хазяїнами паразитів домашніх тварин, деякі види шкодять в імагінальній фазі.

6. Личинки, що живуть у трупах тварин. Сюди відносяться види *Trox*. Нешкідливі.

7. Личинки, що розвиваються в природних купах калу тварин і харчуються ним. Здатні до пересування в межах даної купи. Сюди належить більшість личинок *Aphodiini*. Нешкідливі. Деякі види в імагінальній фазі є проміжними хазяїнами паразитів людини.

8. Личинки, що живуть у субстраті, підготовленому для них батьками та харчуються ним і не здатні до відшукування собі їжі. Сюди відносяться дві підгрупи:

а) ті, що живляться калом тварин, заготовленим у виді ковбасок, груш тощо – гнойовики з триб *Coprini* і *Geotrupini*. Для культурних рослин нешкідливі. Деякі види в імагінальній фазі є проміжними хазяїнами паразитів людини і домашніх тварин;

б) ті, що живляться рослинною масою, заготовленою в ґрунті в особливих осередках – кравчики (рід *Lethrus*). Шкодять в імагінальній фазі.

Тривалість генерації в різних представників розглянутих сімейств коливається від двох до шести генерацій на рік. Тут можна розрізнити такі типи.

1. Багаторічна генерація, остання зимівля в імагінальній фазі. Наприклад: травневий хрущ (*Melolontha*) має чотирьох- або п'ятирічну генерацію. Після перезимівлі літає весною і відкладає яйця, з яких у те ж літо виходять личинки. Вони зимують тричі (при чотирирічній генерації) або чотири рази (при п'ятирічній генерації), наприкінці літа перетворюються на ляльок, восени виходить жук, що зимує. Квітневий хрущ (*Rhizotrogus aequinoctialis*) та інші види цього роду мають трирічну генерацію. Після перезимівлі жук літає весною і відкладає яйця. Личинки, які з'явилися в те ж літо, зимують двічі, наприкінці літа перетворюються на ляльок, восени виходять жуки, що зимують. Вірогідно, такий же тип генерації мають хрущі роду *Chioneosoma*.

2. Багаторічна генерація, усі зимівлі відбуваються у фазі личинки, яка після останньої перезимівлі перетворюється на ляльок навесні; виліт жуків відбувається наприкінці весни або влітку. Личинки з яєць відроджуються в те ж літо, коли були відкладені яйця. Наприклад: жук-олень (*Lucanus cervus*) має шестирічну генерацію, личинка зимує 6 разів; жук-носоріг (*Oryctes nasicornis*) має чотирирічну генерацію, личинка зимує 4 рази; мармуровий хрущ (*Polyphylla fullo*) і волосатий хрущ (*Anoxia pilosa*) мають трирічну, а іноді чотирирічну генерацію, личинки зимують 3 або 4 рази; червневий хрущ (*Amphimallon solstitialis*), хрущ Нордманна (*Monotropus nordmanni*), хлібний кузька (*Anisoplia austriaca*) мають дворічну генерацію, личинки зимують 2 рази.

3. Однолітня генерація, зимівля тільки в імагінальній фазі. Наприклад: оленка волохата (*Epicometis hirta*), угорська бронзівка (*Potosia hungarica*), гнойовики з триб *Coprini*, *Geotrupini*, кравчики (*Lethrus*), деякі *Aphodiini*.

4. Однолітня генерація, зимівля у фазі личинки. Наприклад: садовий хрущик (*Phyllopertha horticola*), квіткоїди (*Anomala*), піскорийки (*Hoplia*), листові хрущики (*Homaloplia*), багато видів кузьок (*Anisoplia segetum*, *A. leucaspis*, *A. deserticola*), деякі бронзівки (*Cetonia aurata*, *Potosia metallica*), пістряки (*Trichius*, *Gnorimus*), кравчик (*Lethrus apterus*), деякі *Aphodiini*.

5. Однолітня генерація, зимівля в личинковій та імагінальній фазах. Наприклад: рудий нічний хрущик (*Serica brunnea*), шовковистий нічний хрущик (*Maladera holosericea*), золотава бронзівка (*Cetonia aurata*), короткокрилий пістряк (*Valgus hemipterus hydrochoeris*).

6. У році дві генерації. Наприклад: деякі види *Aphodius* (*Aphodius melanostictus*, *A. hydrochoeris*).

Незалежно від тривалості генерації усі личинки пластинчастовусих і близьких до них сімейств рогаців і троксів мають 3 віки, тобто линяють тричі і після останнього линяння перетворюються на ляльок. Личинки, які вийшли з яйця і ще не перелиняли, називаються личинками 1-го віку, що перелиняли 1 раз – личинками 2-го віку і перелиняли двічі – личинками 3-го віку. Розмір личинок поступово збільшується в проміжках між линьками, причому їхні зовнішні покриви, крім сильно хітинізованих частин (голови, вусиків, кінцівок), поступово розтягуються. Тому хоча за розміром личинки і можна судити приблизно про її вік, але при цьому можливі помилки, тому що розмір личинок уже після виходу з яйця може розрізнятися, а личинка, яка щойно перелиняла, за розміром може не відрізнятися від личинки попереднього віку перед линянням. При вимірі личинки проміряють її довжину по спині від переднього краю лоба (основи верхніх щелеп) до анального отвору. Більш надійне визначення віку личинки за розміром головної капсули – її довжиною і шириною. Довжина вимірюється від потилиці до переднього краю лоба (без лиштви), ширина в найширшому місці голови – відразу за основою вусиків, або посерединта довжини, залежно від форми голови.

Якщо личинка перебуває в одному віці понад рік, то визначити, скільки часу вона прожила, неможливо. За станом верхніх щелеп можна лише довідатися, чи давно перелиняла дана личинка. У личинки травневого хруща верхня щелепа неперелинялої або, навпаки, давно перелинялої личинки відрізняється притупленим кінцем і наявністю западини, що перетинає її верхню частину. Верхня щелепа недавно перелинялої личинки відрізняється насамперед загостреним кінцем, а, крім того, верхня її частина на деякій відстані від різального краю, перетинається двома поперечними післялиньковими борозенками, від яких до різального краю мандибули тягнуться численні післялинькові зморщечки. З часом

унаслідок постійного тертя об ґрунт кінець щелепи притупляється, післялинькові борозенки і зморщечки стираються і щелепа стає такою, як у личинки, що не перелиняла.

У ході досліджень встановлено, що в ґрунтах Присамар'я можна зустріти личинок наступних видів пластинчастовусих жуків: *Amphimalon solstitialis*, *Cetonia aurata* L., *Geotrupes stercorarius* L., *Lethrus apterus* Laxm., *Melolonta melolonta* L., *Miltotrogus aequinoctialis* Hrbst., *Miltotrogus vernus* Germ., *Onthophagus* sp., *Rhizotrogus aestivus* Ol., *Serica brunnea* L. У розподілі цих тварин за біотопами можна виявити певну закономірність. Личинки *Miltotrogus aequinoctialis* Hrbst., *Rhizotrogus aestivus* Ol. і *Amphimalon solstitialis* надають перевагу чорноземним ґрунтам. Тому зазначені види уникають піщаних ґрунтів арени, заплавних місцеперебувань і частіше можуть бути зустрінуті в байрачних лісах, пристінних лісах і на плакорі. Личинки *Lethrus apterus* і *Onthophagus* sp. є копрофагами. Тому тип ґрунту не виступає як важливий фактор, що визначає їх просторовий розподіл. Однак частіше ці види зустрічалися на плакорі.

Легкі ґрунти сухуватого бору і субору на арені заселяються хрущем *Serica brunnea*. Хрущі *Melolonta melolonta* досить часто зустрічаються в лісових біогеоценозах Присамар'я. Біотопами, яким цей вид надає перевагу, є помірно вологі заплавні стації.

У болотистих ґрунтах притерасся хрущі не зустрічаються. Це пов'язано з тим, що личинки пластинчастовусих належать до групи власнеґрунтових тварин. Вони здатні глибоко проникати в ґрунтову товщу і переносити умови досить сильної сухості. Але надлишкова вологість ґрунту є чинником, що лімітує розподіл цих тварин.

Таким чином, личинки пластинчастовусих виявляють досить високий ступінь приуроченості до певних типів ґрунтів і біогеоценозів. Тому можна виділити індикаторні групи видів.

Індикаторами чорноземного типу ґрунтоутворення є види *Miltotrogus aequinoctialis* Hrbst., *Rhizotrogus aestivus* Ol. і *Amphimalon solstitialis*. Індикатором лугового процесу в ґрунтоутворенні є *Melolonta melolonta*. Індикатором дерено-борових ґрунтів є *Serica brunnea*.

2.3. ФОРМУВАННЯ ҐРУНТОВОЇ МЕЗОФАУНИ ПІД ВПЛИВОМ ССАВЦІВ-ҐРУНТОРИЇВ

Формування видового розмаїття тваринного населення під впливом різноманітних екологічних факторів має велике практичне і теоретичне значення. Особливо важливе пізнання значення тих факторів, що сприяють збереженню екологічної рівноваги і визначають складні біогеоценологічні зв'язки, що обумовлюють високу біологічну продуктивність в екосистемах. У цьому відношенні ґрунтово-зоологічні дослідження, виконані М. С. Гіляровим [26; 28], мають першочергове значення. На підставі численних досліджень було показано, що вивчення комплексів ґрунтових тварин може бути з успіхом використане для зоодіагностики ґрунтового покриву, визначення генезису ґрунтів і ґрунтоутворювальних процесів. Пізнання особливостей формування ґрунтової фауни має велике значення для визначення властивостей саморегуляції ґрунту в умовах його промислового і сільськогосподарського забруднення. Серед численних факторів, що обумовлюють формування видового розмаїття, кількісних показників ґрунтової мезофауни значну роль відіграє діяльність рийних ссавців. Під впливом діяльності рийних ссавців змінюється аерогідротермічний режим ґрунтового покриву, часто сприятливого для утворення придатних умов для існування і розвитку всієї біоти, у тому числі і ґрунтової мезофауни.

Дослідження проводили на міжнародному біосферному Присамарському стаціонарі в 1977–2001 роках. У цьому розділі роботи аналізуються дані про вивчення впливу діяльності різних видів рийних ссавців на видовий і чисельний склад, біомасу і структуру ґрунтової мезофауни в умовах байрачних дібров, розташованих у плакорній ділянці Присамар'я (Новомосковський район Дніпропетровської області) на вододілі рр. Самари та Орелі. Основні дослідження були проведені в Капітанівському байраку, розташованому поблизу с. Надєждівка.

Байрачні діброви приводороздільно-балкового ландшафту південного сходу степової України формуються в умовах екологічної відповідності місцеперебуванню [10, 12]. Лісові системи в балках утворюються звичайно в їх верхів'ях у напрямку до устя, переважно на схилах північної і західної експозицій. Тальвег балки від вер-

хів'я до устя поступово знижує свої лісорослинні властивості в силу зростання заболоченості і засолення, що сприяє заміщенню лісових біогеоценозів луговими, болотними і солончаковими. Байрачні ліси наведені переважно насадженнями дібровного типу. Травостій має в основному неморальний характер. Основу байрачних лісів складають діброви з пануванням дуба черешчатого і присутністю звичайних його супутників широколистих порід: ясен звичайний, берест, липа малоліста, клен польовий. Ґрунти, що служать основою для формування байрачних дібров, належать до транзитної групи (лісові чорноземи різного ступеня декарбонаності, гумусності, механічного складу) та надводно-підводної групи (переважно по тальвегах, де виділяються лучно-лісові, лісо-лугові ґрунти різної градації гумусності). У верхніх схилах балки звичайно формуються свіжі липо-ясеневі діброви. У напрямку до гирлової частини виникає сниткова бересто-ясенєва діброва, що у сирих позиціях заміщується в'язо-ясенєвою дібровою або вербняком із сирим великотрав'ям.

У байраку Капітанівському виростають липо-ясенєва і пакленово-ясенєва діброви. Липо-ясенєва діброва розташована у верхній третині схилу північної експозиції з наявністю в деревостані до 40% ясеня звичайного, по 20% дуба черешчатого і липи малолістої і по 10% клена польового і береста. Тип світлової структури – тіньовий. Тип лісорослинних умов – суглинок свіжуватий. Трав'яний покрив фрагментарний, панують зірчатка лісова і фіалка дивна. Лісова підстилка двошарова з потужністю 1,5–2,0 см. Ґрунт – чорнозем лісовий, сильнолесівований, багатогумусний, середньовилужений, важкосуглинистий, слабозмитий. Співвідношення СГК/СФК – 1,1. Пакленово-ясенєва діброва розташована в середній і нижній частині північної експозиції з перевагою у деревостані клена польового (до 50%), ясеня звичайного (30%), а також наявністю дуба черешчатого і липи малолістої (по 10%). Тип світлової структури і тип лісорослинних умов подібні з попередньою дібровою. Трав'яний покрив фрагментарний з пануванням купени багатоквіткової, конвалії травневої, тонконога лісового. Підстилка – суцільна, двошарова з потужністю до 3 см. Ґрунт – чорнозем лісовий, лесівований, багатогумусний, середньосуглинистий. Співвідношення СГК/СФК – 2,9.

Об'єктом дослідження були угруповання ґрунтової мезофауни в умовах ритвин різного віку, утворених ссавцями (*Microtus arvalis*, *Glethriomys glareolus*, *Apodemus sylvaticus*, *Spalax microphthalmus* і *Sus scrofa*), предметом дослідження були ряд загальних параметрів населення ґрунтової мезофауни. Крім того, вивчали мезофауну в ґрунтових викидах мишей та сліпаків. Для визначення ступеня впливу ґрунторіїв на ґрунтову мезофауну застосовували порівняльний метод – проби відбирали одночасно в місцях впливу ґрунторіїв на ґрунти (викиди, під викидами) і в контролі (непорушені ділянки ґрунту), обраних в ідентичних ґрунтово-рослинних умовах та розташованих поруч. У подальшому робили розрахунки чисельності тварин і біомаси на м². Ступінь видового розходження визначали за формулою:

$$I = 100 - K_y,$$

де I – ступінь видового розходження, K_y – коефіцієнт видової подібності за Жаккаром (%).

Наведені дані є результатом узагальнення багаторічних досліджень, статистично опрацьованих. З метою вивчення суцесійних процесів у формуванні ґрунтової мезофауни досліджували свіжі ритвини (термін існування мав межі від 1 до 6–8 місяців), річні (від 1 до 2 років), старі ритвини (від 2 до 7 років) сліпаків і кабана і свіжі (1–6 місяців) і старі (1–2 років) мишоподібних гризунів. Ритвини гризунів руйнуються і зливаються з навколишнім мікроландшафтом протягом 2-го року їх існування, в інших ґрунторіїв – протягом 6–7 років.

Умови існування ґрунтової мезофауни визначаються фізико-хімічним режимом в едафотопі. Під впливом ссавців-ґрунторіїв різко змінюються фізико-хімічні умови й утворюються особливий теріогенний аерогідротермічний і хімічний режими ґрунту. Так, під впливом ссавців-ґрунторіїв твердість ґрунту зменшується в 2,3–17 разів. Аераційні властивості лісових ґрунтів під впливом ґрунторіїв зростають на 13–39%. У зоні активної діяльності ґрунторіїв (у ґрунтовому горизонті до 40 см) утворюються повітряні порожнини об'ємом від 1,7 до 25,0 м³/га. В умовах дефіциту вологи в степовій зоні рийна діяльність ссавців-ґрунторіїв виступає як важливий екологічний фактор, що компенсує жорсткість природних зональних умов і оптимізує загальний режим зволоження ґрунту. Під викидами ссавців-ґрунторіїв ступінь

ґрунтового зволоження збільшується на 6,5–23,0%. Поверхнєве розпушування ґрунту кабанами сприяє накопиченню і утриманню вологи в ґрунті залежно від віку ритвин, що спричиняє збільшення вологості порівняно з контролем на 6–25%. Пронизна мережа нір ссавців сприяє більш масштабному збільшенню водопроникності на 2,0–3,5%. Рийна діяльність ссавців впливає на термічний режим ґрунтового покриву, утворюючи особливий наноклімат. У місцях ритвин утворюються локальні стабільні температурні умови з меншою амплітудою коливання залежно від погодних умов.

Ссавці-ґрунторії спричиняють вертикальний перерозподіл мікро- і макроелементів, що сприяє поліпшенню трофічних умов для автотрофів і це відповідним чином впливає на формування всієї біоти. Інтенсифікуються процеси гумусоутворення; кількість гумусу в місцях впливу ссавців-ґрунторіїв зростає на 10–40%. Кислотність ґрунту зменшується, рН зростає на 6–14%, досягаючи величини 7,6–8,3.

Масштаби рийної діяльності ссавців у степових байрачних дібровах досить значні. На 1 га площі в різні роки нараховується 786–3442 викидів сліпака і 16250–65051 викидів гризунів. Відносна площа порушень ґрунтового покриву в байрачних дібровах може складати від 6,5% до 18%, а в роки масової чисельності ссавців-ґрунторіїв до 40–60%. У тальвегу байрачних дібров ґрунт порушується ґрунторіями на 70–80%.

Зміни фізико-хімічного режиму ґрунту як середовища існування ґрунтової мезофауни впливають на формування останньої. У різних географічних регіонах було показано, що внаслідок діяльності ссавців-ґрунторіїв зростає видове багатство ґрунтової мезофауни та кількісні показники. Однак у проведених роботах аналізуються дані про зміни структури населення мезофауни лише в місцях ритвин ссавців і немає спроби оцінити загальну ефективність цього впливу на екосистему.

Під впливом ссавців-ґрунторіїв відбувається зміна видового складу ґрунтової мезофауни. У підсумку, як правило, кількість видів зростає. Видове розмаїття зростає зі старінням ритвини до річного віку і надалі незначно знижується, але з більшими показниками, ніж у контролі (табл. 13).

Так, у свіжих ритвинах сліпака в байрачних дібровах кількість видів ґрунтової мезофауни спочатку знижується з 13 до 10 видів, але потім у річних ритвинах зростає до 21 виду. У старих ритвинах ці показники знижуються до 17 видів. Подібна тенденція відміча-

ється у формуванні видового складу ґрунтової мезофауни і під впливом мишоподібних гризунів.

Ритвини мишоподібних гризунів сприяють зростанню загального видового багатства в байрачних дібровах від 13 до 15–20 видів.

Рийна діяльність кабана трохи відрізняється від інших видів ритвин ссавців. Унаслідок того, що кабан при розпушуванні ґрунту вибирає середні і великі зооб'єкти для корму, у свіжих ритвинах загальна кількість видів знижується з 12 до 2, тобто на 83,3%. Але вже через 0,5–1 рік на ритвинах кількість видів зростає до 20 видів і перевищує дані контролю на 66,7%. Кабан кожні 2–3 роки перериває ґрунт. При цьому у старих ритвинах збільшення видового розмаїття складає всього 25%.

Ступінь видового розмаїття в місцях ритвин, як правило, відрізняється зміною видів тварин, про що свідчить показник видового розмаїття ґрунтової мезофауни.

Так, у байрачних дібровах ступінь видового розходження (табл. 13) у місцях ритвин і контрольних умовах у різних груп ґрунторіїв складає 52,0–66,7%. Унаслідок порушення ґрунтового покриву ґрунторіями-ссавцями кількість видів ґрунтової мезофауни зростає за рахунок дощових черв'яків (*Eiseniella tetraedra* Sav., *Dendrobaena octaedra* Sar.), павуків, кивсяків, літобіід, карабід (особливо *Calosoma inquisitor* L., *Calosoma auropunctatum* Herbst), *Scareabidae* (*Serica brunnea* L.), *Elateridae* (*Athous haemorrhoidalis* F., *Melanotus brunnipis* Germ.), *Tenebrionidae* (*Cylindronotus brevicollis* Kust), личинок різних *Noctuidae* і *Diptera*.

Таким чином, рийна діяльність ґрунторіїв-ссавців являє собою важливий екологічний фактор у формуванні видового розмаїття ґрунтової мезофауни, особливо в утворенні мікростаціональних угруповань. При цьому найбільш інтенсивно наростає видове багатство найважливіших функціональних груп – сапрофагів і зоофагів, що забезпечують ґрунтоутворювальні процеси в едафотопі.

Поряд зі зміною видового складу ґрунтової мезофауни в місцях впливу ссавців відзначаються значні зміни чисельності і біомаси тварин. Рийна діяльність сліпаків у байрачній діброві протягом усього досліджуваного ґрунтового горизонту (0–40 см) і викиду (+10–20 см) порівняно з контролем впливає на кількісні показники ґрунтової мезофауни (табл. 14).

Загальна чисельність безхребетних тварин у свіжих викидах спочатку знижується до 75,7% порівняно з контролем, а потім у процесі

їх старіння йде зростання чисельності (у річних – на 33,6%, у старих на – 57,7%). Біомаса, навпаки, спочатку підвищується (на 45,2%), потім знижується майже до контрольного рівня (на 7,7%) і знову зростає в старих до 69,9%.

У підсумку в старих ритвинах, що значно переважають у біогеоценозі над свіжими і річними, відмічається збільшення щільності населення мезофауни. У різних функціональних блоках ці зміни відбувалися по-різному. Кількісні показники блоку сапрофагів збільшуються. У різних ритвинах чисельність мезофауни поступово зростає порівняно з контролем (відповідно на 2,3; 19,9; 39,9%). Біомаса у свіжих ритвинах зростає на 58,5%, у річних знижується до контрольного рівня, а в старих знову різко зростає – на 82,3%. Блок зоофагів у свіжих ритвинах не виявлений, у річних він трохи менший контрольного, у старих ритвинах його кількість зростає на 103,3%, а біомаса зменшується на 13,6%. Блок фітофагів у свіжих і річних ритвинах знижується (відповідно на 77,8 і 79,3%), у старих відмічається ріст їх чисельності, але це значення менше контрольного на 33,3%. Біомаса фітофагів спочатку зростає на 34,4%, потім знижується в річних ритвинах на 76,0%, а в старих – на 78,1%. Таким чином, загальна чисельність і біомаса мезофауни в ритвинах формується, в основному, за рахунок сапрофагів і зоофагів.

Мишоподібні гризуни своєю рийною діяльністю сприяють зростанню загальної чисельності мезофауни більше ніж удвічі (табл. 15). Загальна чисельність тварин у свіжих викидах різко зростає (на 134,8%), потім при їхньому старінні трохи знижується, і перевищення складає 125,2%.

Така ж тенденція простежується і для показників біомаси (відповідно на 89,5 і 101,1%). Функціональний блок сапрофагів за чисельністю виявляє ту ж тенденцію (збільшення складає відповідно 155,8 і 117,5%), відносно біомаси відмічається постійне її зростання зі старінням ритвин (на 93,2 і 111,6%).

Функціональний блок зоофагів за чисельністю постійно зростає (на 133,7% і на 274,3%), а за біомасою приріст трохи знижується в старих ритвинах порівняно зі свіжими (збільшення відповідно складає 90,5 і 20,8%). Загальна чисельність фітофагів спочатку у свіжих ритвинах мишоподібних гризунів трохи збільшується (на 23,5%), а з їх старінням знижується (на 7,3%). Навпаки, біомаса у свіжих ритвинах знижується порівняно з контролем на 42,7%, а в старих – незначно підвищується (на 2,6%).

Значно впливає на кількісні показники ґрунтової мезофауни розпушування ґрунту кабаном (табл. 16). Насамперед, тут виявляється вибірковий трофічний прес на ґрунтову мезофауну.

У зв'язку з цим у свіжих ритвинах кабана відмічене загальне кількісне збіднення ґрунтової мезофауни. Щільність населення ме-

Таблиця 13

Вплив рийної діяльності ссавців на видову розмаїтість ґрунтової мезофауни в липо-ясеневій байрачній діброві (Капітанівський байрак)

Функціональні групи	Видове розмаїття	Контроль	Ритвини		
			Свіжі	Річні	Старі
Сліпак					
Сапрофаги	видів	5	9	9	8
	відхилення, %	–	45,4	45,4	55,6
Фітофаги	видів	2	1	3	2
	відхилення, %	–	50,0	75,0	66,7
Зоофаги	видів	5	0	8	6
	відхилення, %	–	100,0	37,5	62,5
Уся мезофауна	видів	13	10	21	17
	відхилення, %	–	64,7	45,5	63,6
Мишоподібні гризуни					
Сапрофаги	видів	5	6	–	8
	відхилення, %	–	65,2	–	70,0
Фітофаги	видів	2	2	–	1
	відхилення, %	–	66,7	–	50,0
Зоофаги	видів	5	6	–	4
	відхилення, %	–	62,5	–	71,4
Уся мезофауна	видів	13	14	–	15
	відхилення, %	–	65,0	–	64,7
Кабан					
Сапрофаги	видів	5	2	9	7
	відхилення, %	–	60,2	45,4	50,8
Фітофаги	видів	2	0	4	3
	відхилення, %	–	100	50,0	66,7
Зоофаги	видів	5	1	8	5
	відхилення, %	–	20,0	40,0	80,0
Уся мезофауна	видів	12	2	20	15
	відхилення, %	–	8,3	66,7	60

зофауни знижується на 71,1%, а її біомаса – на 56,4%. Але вже через 6–8 місяців загальна чисельність ґрунтових тварин зростає на 71,5% порівняно з контролем, а біомаса – на 143,6%. При старінні ритвин ці показники трохи знижуються, але залишаються в досить високих межах. Чисельність тварин зростає на 22,7%, а їх біомаса – на 33,6%.

По-різному позначається вплив ритвин кабана на різні функціональні блоки ґрунтової мезофауни. Для сапрофагів відміча-

Таблиця 14

Вплив рийної діяльності сліпака на чисельність (екз/м²) і біомасу (г/м²) ґрунтової мезофауни в байрачних липо-ясеневих дібровах Присамар'я

Функціональні групи	Показники	Контроль	Ритвини		
			свіжі	річні	старі
Сапрофаги	чисельність	256,0	261,9	306,9	358,1
	У % до контролю	100	102,3	119,9	139,9
	біомаса	56,38	89,36	54,63	102,78
	У % до контролю	100	158,5	96,9	182,3
Фітофаги	чисельність	48,1	10,68	9,96	10,53
	У % до контролю	100	22,2	20,7	66,7
	біомаса	1,92	2,58	0,46	0,42
	У % до контролю	100	134,4	24,0	21,9
Зоофаги	чисельність	55,9	0	51,9	113,6
	У % до контролю	100	0	92,8	203,3
	біомаса	5,06	0	2,94	4,37
	У % до контролю	100	0	58,1	86,4
Уся ґрунтова мезофауна	чисельність	360,0	272,5	481,0	567,7
	У % до контролю	100	75,7	133,6	157,7
	біомаса	63,36	92,0	58,48	107,65
	У % до контролю	100	145,2	92,3	169,9

ється та ж загальна встановлена тенденція, що і для всієї ґрунтової мезофауни. Чисельність сапрофагів у свіжих ритвинах знижується на 22,2%, а біомаса – на 54,8%. Зі старінням їх кількість порівняно з контролем зростає на 86,6%, а в старих ці показники зменшуються вдвічі (42,1%). Відповідно їх біомаса збільшується на 192,2% і 56,3%.

Відносно зоофагів відзначається подібна тенденція, але в трохи менших межах. У свіжих ритвинах чисельність і біомаса ґрунтової мезофауни знижується (відповідно на 42,9% і 38,3%). Потім зі ста-

Таблиця 15

Вплив ритвин мишоподібних гризунів на чисельність (екз./м²) і біомасу (г/м²) ґрунтової мезофауни в байрачних липо-ясеневих дібровах Присамар'я

Функціональні групи	Показники	Контроль	Ритвини	
			свіжі	старі
Сапрофаги	чисельність	256,0	654,8	556,8
	У % до контролю	100	255,8	217,5
	біомаса	56,38	108,93	119,30
	У % до контролю	100	193,2	211,6
Фітофаги	чисельність	48,1	59,4	44,6
	У % до контролю	100	123,5	92,7
	біомаса	1,92	1,10	1,97
	У % до контролю	100	57,3	102,6
Зоофаги	чисельність	55,9	130,6	200,2
	У % до контролю	100	233,7	374,3
	біомаса	5,06	9,64	6,11
	У % до контролю	100	190,5	120,8
Уся ґрунтова мезофауна	чисельність	360,0	845,3	810,7
	У % до контролю	100	234,8	225,2
	біомаса	63,36	120,1	127,4
	У % до контролю	100	189,5	201,1

рінням ритвин ці величини в ритвинах підвищуються на 85,1 і 41,4%, у старих ритвинах – на 24,7 і 31,5%.

Динаміка кількісних показників фітофагів під впливом ґрунторіїв трохи інша. Спочатку в ритвинах кабана чисельність мезофауни знизилася на 78,3%, а її біомаса – на 62,3%. Потім зі старінням ритвин повільними темпами йде відновлення блоку фітофагів. В однорічних ритвинах перевищення її порівняно з контролем складає всього

4,1%, а в старих ритвинах майже вирівнюється з контролем. Біомаса фітофагів зростає відповідно усього лише на 28,6 і 11,9%.

Таким чином, рийна діяльність ссавців є одним з найважливіших природних екологічних факторів у зоогенній динаміці ґрунтової мезофауни. У підсумку зростає чисельність сапрофагів. Збільшення чисельності сапрофагів обумовлюється двома причинами. Насамперед, перемішуванням рослинних залишків, а в багатьох ви-

Таблиця 16

Вплив розпушування ґрунту кабаном на чисельність (екз/м²) і біомасу (г/м²) ґрунтової біомаси в липо-ясеневих байрачних дібровах Присамар'я

Функціональні групи	Показники	Контроль	Ритвини		
			свіжі	річні	старі
Сапрофаги	чисельність	256,0	71,2	477,7	363,8
	У % до контролю	100	27,8	186,6	142,1
	біомаса	56,38	25,48	164,74	88,12
	У % до контролю	100	45,2	242,2	156,3
Фітофаги	чисельність	48,1	10,4	50,1	47,96
	У % до контролю	100	21,7	104,1	99,7
	біомаса	1,92	0,59	2,47	2,15
	У % до контролю	100	30,7	128,6	111,9
Зоофаги	чисельність	55,9	31,9	103,5	69,7
	У % до контролю	100	57,1	185,1	124,7
	біомаса	5,06	3,12	7,15	6,65
	У % до контролю	100	61,7	141,4	131,5
Уся ґрунтова мезофауна	чисельність	360,0	104,0	617,4	441,7
	У % до контролю	100	28,9	171,5	122,7
	біомаса	63,36	27,62	154,34	84,65
	У % до контролю	100	43,6	243,6	133,6

падках і екскрецій, створюються сприятливі умови для їх розвитку у зв'язку зі значним збільшенням кормової бази для них. Тому їх чисельність і біомаса різко зростають після незначного депресивного періоду. Чисельність зоофагів збільшується відповідно до загального правила екологічної піраміди, що обумовлює синхронний розвиток у системі хижак – жертва. Збільшення їх чисельності відбувається також за рахунок еміграції в більш сприятливі мікростації. Крім

Таблиця 17

Зміна кількісного складу і біомаси груп ґрунтової мезофауни у всій екосистемі під впливом рийної діяльності ссавців у байрачних липо-ясеневих дібровах Присамар'я

Функціональні групи мезофауни	Загальна ефективність у системі			
	за чисельністю		За біомасою	
	екз./м ²	%	г/м ²	%
Сапрофаги	13,67	5,34	3,22	5,71
Фітофаги	-0,77	-1,6	-0,04	-2,25
Зоофаги	5,83	1,65	-0,02	-0,20
Уся мезофауна	18,81	5,39	3,15	4,88

того, співвідношення швидкості наростання чисельності сапрофагів обумовлене тривалістю циклу розвитку організмів. Багато сапрофагів (Lumbricidae) мають короткий цикл розвитку (від декількох тижнів до року) і, таким чином, швидше відновлення і нарощування чисельності і біомаси. Фітофаги мають набагато триваліший цикл розвитку (три–п'ять років), в силу якого відновлення їх чисельності проходить повільніше. В остаточному підсумку рийна діяльність ссавців є чинником, що стримує масовий розвиток тварин із тривалим циклом розвитку і менш мобільних (хроби, ковалики) і стимулювальним фактором подальшого збільшення чисельності та біомаси безхребетних, які швидко розвиваються, і мобільних представників мезофауни, основу яких складають люмбрициди, енхітреїди, ківсяки, мокриці, жуличці, павуки тощо.

Загальна ефективність впливу всієї сукупності ґрунторий-ссавців в екосистемі також значна (табл. 17). З урахуванням масштабу рийної діяльності, що торкається площі системи, інтегрованого значення показників у ритвинах різного віку, чисельність сапрофагів у системі збільшується на 13,7 екз./м² (5,3%). Стосовно біомаси ці величини скла-

дають 3,22 г/м² і 5,7%. Чисельність зоофагів у системі зростає на 5,8 екз/м² (на 1,7%), а біомаса зменшується усього на 0,02 г/м² (на 0,2%). Значення ж фітофагів у цілому зменшується за чисельністю на 0,8 екз/м², за біомасою – на 0,04 г/м² (відповідно на 1,6 і на 2,3%).

Наведений аналіз впливу ґрунторий-ссавців на формування ґрунтової мезофауни свідчить, що рийна діяльність ссавців є важливим природним чинником, що обумовлює формування структури ґрунтового населення в лісових екосистемах степової зони України. Значно зростає видове розмаїття, щільність і біомаса тваринного населення в екосистемі. Одним із важливих моментів є послаблення блоку фітофагів, що негативно впливають на продуктивність системи, й одночасне посилення редуцентного і захисного блоків системи, які інтенсифікують ґрунтоутворювальні процеси і збереження приросту біологічної продукції. Механізм впливу рийної діяльності ссавців на ґрунтову мезофауну обумовлений перетворенням аерогідротермічного режиму, зміною хімічного складу ґрунтів, збільшенням органічної речовини і природної кормової бази для багатьох ланок ґрунтових тварин, каталізацією біохімічних процесів і підвищенням біологічної активності ґрунту за рахунок зростання редуцентної складової ґрунтових угруповань. Іntenсифікація зазначених процесів у підсумку спричиняє збільшення екологічної стійкості системи, у тому числі і за рахунок перебудови функціональних блоків ґрунтової мезофауни.

Розділ 3. РОЗМАЇТТЯ І ФУНКЦІЇ ТВАРИННОГО НАСЕЛЕННЯ ҐРУНТІВ В УМОВАХ ЗАБРУДНЕННЯ СЕРЕДОВИЩА НІКЕЛЕМ ТА СВИНЦЕМ

3.1. ДИНАМІКА ВМІСТУ НІКЕЛЮ І СВИНЦЮ В ПРОФІЛІ ЛУЧНО-ЛІСОВОГО ҐРУНТУ ЦЕНТРАЛЬНОЇ ЗАПЛАВИ В ЕКСПЕРИМЕНТІ

Рухливість важких металів у ґрунті залежить від хімічної форми, яка визначається фізико-хімічними властивостями ґрунту. Наприклад, у деяких ґрунтах присутність карбонатів ефективно іммобілізує кадмій і мідь за рахунок зростання адсорбційної поверхні та буферної стабілізації рН [177]. Ґрунтові параметри, такі як рН, вміст органічного вуглецю, вміст заліза і марганцю, загальний вміст металів впливають на розподіл важких металів між різними ґрунтовими фракціями.

Міграційні процеси металів тісно пов'язані з властивостями рідкої і твердої фаз ґрунту. Велика кількість хімічних змін може відбуватися під час пересування води крізь ґрунт, включаючи розчинення–випадання в осад, адсорбцію–десорбцію, деградацію, фільтрацію і різноманітні транспортні процеси [185].

Рухливість багатьох металів збільшується зі зменшенням рН [296]. Міграційна властивість металів обумовлена здатністю утворювати комплекси із фульвокислот. Під час зниження рН відбувається зростання розчинності фульвокислот, що сприяє утворенню великої кількості комплексних сполук [296].

Метали утримуються в різних фракціях ґрунту. Найбільші концентрації міді властиві для органічної речовини ґрунту, кадмій у більшій концентрації виявляється в карбонатній фракції, цинк і свинець пов'язані з фракцією оксидів заліза і марганцю [321].

У роботі [256] метали розділені на п'ять категорій: 1) пов'язані з карбонатами; 2) пов'язані з відновлювальною фазою (оксиди заліза і марганцю); 3) пов'язані з органічними речовинами і сульфідами; 4) адсорбовані й обмінні форми; 5) пов'язані з детритом метали. Пріоритет у сполученні з різними фракціями металів відносний. Так, розподіл свинцю між водорозчинною

фракцією, карбонатами, оксидами Fe-Mn і органічною речовиною змінюється залежно від глибини ґрунтового шару [281].

Рухливість важких металів може зростати при утворенні неорганічних комплексів. Наприклад, хлорид може утворювати комплекси з безліччю катіонів, таких як Cd (II), Hg (II), Pb (II), Zn (II) і Cu (II). Ці комплексоутворювальні механізми дуже важливі, особливо в засоленних ґрунтах. Крім того, внесення солі на дороги під час ожеледі також є важливим джерелом хлоридів [173].

Важкі метали розрізняються за своєю мобільністю в ґрунті. Так, відзначалося, що цинк і кадмій відносяться до рухливих металів, а мідь і хром – відносно мало рухливих [185]. Доступність металів багато в чому визначається взаємодією металів з гідроксидами марганцю і заліза [233]. Важливий ефект органічної речовини полягає в забезпеченні відновлювального середовища, яке є необхідним для підтримки марганцю і заліза в гідратованому мікрокристалічному стані [233].

Можна виділити два типи транспорту металів у ґрунтовому профілі. Один тип пояснюється спорідненістю металів до органічної речовини ґрунту, а другий – розчинністю металів у розведених кислотах і мінеральних компонентах ґрунту [244]. Особливості транспорту кадмію і цинку відповідають транспортів неорганічного алюмінію в ґрунті. Крім того, показано, що ці два метали мають спорідненість до органічної речовини ґрунту. Свинець і мідь, у свою чергу, мають спорідненість до фульвокислот [244].

Розчинні продукти мікробіальної активності, такі як протеїни, ензими, органічні кислоти, амінокислоти, полісахариди, структурні компоненти клітин мають здатність хелатувати важкі метали. При цьому знижується їх токсичність, біодоступність і рухливість у ґрунті. Мікроорганізми мають високе співвідношення площі поверхні до об'єму, що збільшує можливість їх взаємодії з іонами металів [217].

Метали, що пов'язані з колоїдами, такими як розчинний вуглець, можуть бути виявлені в рідкій фазі ґрунту [216]. Концентрація важких металів у ґрунтовому розчині зростає зі зростанням розчиненого органічного вуглецю [156]. Рухливі колоїди можуть надавати істотну допомогу в транспорті важких металів

[122; 371]. Колоїдні часточки мають велику площу поверхні, і багато дослідників вважають, що вони відіграють ключову роль у рухливості металів.

Адсорбція є найважливішим процесом, що визначає біодоступність металів у ґрунті. Причина полягає в тому, що відбувається контроль концентрації іонів металів і їхніх комплексів у ґрунтовому розчині. Гумусові речовини й інші органічні ліганди можуть утворювати хелатні комплекси з металами, що спричиняє абсорбції у власній структурі. Карбоксильні групи відіграють головну роль у зв'язуванні металів як у гумусових, так і у фульвокислотах [121].

За реальних умов розподіл важких металів у навколишньому середовищі є контагіозним, і ділянки з відносно високою концентрацією токсиканта чергуються з ділянками з низькою концентрацією. Така мозаїчність характерна для розподілу мікроелементів на різних ієрархічних рівнях організації земної поверхні – від мікрорельєфу до всієї земної поверхні в цілому. Вплив важких металів на живі організми визначається концентрацією металу в середовищі – тобто відношенням його абсолютної кількості до обсягу простору, у якому ця кількість розподілена. Тому істотним моментом при оцінюванні екологічного впливу важких металів є не тільки кількість, а й характер просторового розподілу токсичних елементів.

Ґрунтові тварини є важливим чинником активізації захисних механізмів ґрунтового покриву в умовах забруднення середовища важкими металами. Їх позитивний вплив може позначатися не тільки в аспекті прискорення виведення токсичних речовин із ґрунтового профілю. Ґрунтові тварини також можуть сприяти вирівнюванню концентрацій важких металів у горизонтальному і вертикальному напрямках у ґрунтовому профілі. Таким чином, при фіксованій кількості надходження металів у ґрунт педобіонти активно нейтралізують негативний вплив токсикантів на ґрунтовий покрив.

Показати роль ґрунтових тварин у горизонтальній і вертикальній міграції важких металів було однією з цілей польового експерименту.

В експерименті важкі метали були внесені в ґрунтові зразки площею 50x50 см. Нікель і свинець були внесені в двох варіантах концентрацій. Це кількість металів, необхідна для того, щоб кон-

центрація цих елементів у верхньому (10 см) шарі ґрунту відповідала 2 і 5 ГДК. Для нікелю це 46 і 115 мкг/г, а для свинцю – 64 і 160 мкг/г. Метали вносилися у формі нітрату. Щільність ґрунту в центральній заплаві дорівнює 1,4 г/см³. Вага шару ґрунту, що міститься на ділянці 50x50 см на глибині 10 см, становить 35 кг. Таким чином, нами до ґрунту в кожен ділянку було додатково внесено 1610 мг та 4025 мг нікелю (2 та 5 ГДК відповідно) та 2240 мг та 5600 мг свинцю (2 та 5 ГДК відповідно).

Частина ґрунтових зразків була екранована сіткою з розміром вічка 0,5 мм для зниження інтенсивності горизонтальної міграції ґрунтових тварин. Сітка такого розміру є відносною перешкодою для ґрунтової мезофауни. Сітка була вкопана по периметру зразка на глибину 50 см. Експеримент був розпочатий у листопаді 2003 року.

Дані про розподіл нікелю і свинцю в ґрунті у природних умовах у профілі заплавного лучно-лісового ґрунту центральної заплави р. Самара наведені в табл. 18 і 19. Для нікелю характерний максимум накопичення у верхньому (10 см) шарі ґрунту, де цей метал досягає концентрації 2,1 мкг/г. По мірі просування вниз профілем концентрація нікелю знижується до рівня 1,2 мкг/г у шарі глибиною 40–50 см. Концентрація свинцю у верхньому (10 см) шарі ґрунту складає 1,1 мкг/г. У шарі ґрунту 10–30 см спостерігається максимальна концентрація цього металу – 1,9–2,0 мкг/г, після чого в шарі 30–50 см відбувається зниження концентрації до рівня 0,9 мкг/г.

Наші результати добре узгоджуються з даними, наведеними у роботі Н. М. Цветкової [116]. Цей автор за особливостями накопичення нікелю в один ряд виділяє ґрунти заплавної луково-лісової, заплавної луково-лісової солонцево-солончакової та заплавної лісоболотні, котрі характеризуються максимальним накопиченням нікелю у верхньому гумусованому горизонті з поступовим зменшенням його до підґрунтя, що свідчить про інтенсивну фіксацію нікелю рослинами відповідних лісових біогеоценозів. У ґрунтах центральної заплави відбувається накопичення свинцю в ілювіальному горизонті, що також спостерігається й у нашому дослідженні.

Міграція важких металів може здійснюватися в горизонтальному і вертикальному напрямках. Тому, крім визна-

чення динаміки зміни концентрації елементів, в експериментальному ґрунтовому зразку ми відбирали проби й у шарі ґрунту товщиною 5 см, що безпосередньо контактує з експериментальним зразком. Вага шару ґрунту потужністю 5 см, що оточує зразок по периметру, дорівнює 13 кг. Дані про розподіл елементів у квітні і жовтні 2004 року наведені в табл. 18 і 19.

У таблицях 18, 19 наведено дані про горизонтальну і вертикальну міграцію. Під вертикальною міграцією ми розуміємо кількість металу, що залишила шар ґрунту 0–50 см і надійшла в підлеглі ґрунтові горизонти. Під горизонтальною міграцією ми розуміємо ту кількість металу, яка перетнула вертикальну межу експериментального зразка і опинилася в сусідній ґрунтовій ділянці. Алгоритм розрахунку показників міграції наступний.

Таблиця 18

Розподіл нікелю ґрунтовим профілем (у мкг/г)

Горизонт, см	0-10	10-20	20-30	30-40	40-50	Запас Ni, мг	A	B
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Квітень 2004 року (експозиція – 5 місяців)								
Контроль	2,1	1,9	1,9	1,7	1,2	113,8	–	–
2 ГДК, ізоляція	17,6	18,3	10,1	4,4	1,9	1830,0	50,4	35,9
Граничний шар	2,5	2,9	2,7	2,1	1,3	149,6	–	–
2 ГДК, без ізоляції	11,6	14,6	10,0	5,1	2,3	1529,8	240,5	145,9
Граничний шар	4,9	5,9	4,7	2,9	1,7	259,7	–	–
5 ГДК, ізоляція	40,9	42,9	22,5	8,3	2,8	4106,7	135,3	89,3
Граничний шар	3,0	4,5	3,9	2,7	1,5	203,0	–	–
5 ГДК, без ізоляції	25,7	33,6	22,3	10,2	3,7	3343,2	627,2	360,9
Граничний шар	8,9	11,8	8,7	4,8	2,2	474,7	–	–

Таблиця 18 (закінчення)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Жовтень 2004 року (експозиція – 11 місяців)								
Контроль	2,1	1,9	1,9	1,7	1,2	113,8	–	–
2 ГДК, ізоляція	6,3	11,5	13,0	10,2	6,0	1645,4	202,8	68,1
Граничний шар	2,4	2,9	3,4	3,2	2,2	181,8	–	–
2 ГДК, без ізоляції	5,1	8,7	10,2	8,0	4,9	1292,6	425,5	198,2
Граничний шар	3,6	5,5	6,3	5,3	3,4	311,9	–	–
5 ГДК, ізоляція	12,2	25,6	29,6	22,8	13,0	3607,2	563,1	160,9
Граничний шар	2,7	4,0	5,5	5,2	3,7	274,7	–	–
5 ГДК, без ізоляції	9,2	19,0	22,3	17,6	10,3	2750,8	1100	480,3
Граничний шар	5,7	10,6	12,7	10,3	6,4	594,0	–	–

Умовні позначки: А – вертикальна міграція; В – горизонтальна міграція (в мкг у період з початку експерименту).

Наприклад, запас нікелю в контролі в 5 см шарі, що оточує експериментальний зразок, дорівнює: $(2,1 \text{ мг/кг} \cdot 17 \text{ кг}) + (1,9 \text{ мг/кг} \cdot 17 \text{ кг}) + (1,9 \text{ мг/кг} \cdot 17 \text{ кг}) + (1,7 \text{ мг/кг} \cdot 17 \text{ кг}) + (1,2 \text{ мг/кг} \cdot 17 \text{ кг}) = 113,75 \text{ мг}$. Аналогічно знаходимо, що запас нікелю в навколишньому шарі в квітні при рівні забруднення 2 ГДК з ізоляцією дорівнює 149,6 мг. Отже, у горизонтальному напрямку до квітня 2004 року при вказаних умовах експерименту мігрувало $149,6 - 113,75 = 50,4 \text{ мг}$ нікелю. На основі даних про концентрації металів у шарах ґрунту знаходимо, що запас нікелю в квітні при рівні забруднення 2 ГДК з ізоляцією становить 1830,0 мг. У початковий період запас нікелю в цьому зразку склав $306,25 \text{ мг}$ (фоновий запас) + $1610,0 \text{ мг}$ (штучно внесений) = $1916,25 \text{ мг}$. Таким чином, вертикальна міграція складе: $1916,25 \text{ мг}$ (початковий запас) – $50,4 \text{ мг}$ (горизонтальна міграція) – $1830,25 \text{ мг}$ (запас у квітні) = $35,9 \text{ мг}$.

За період експерименту до початку квітня 2004 року запас важких металів в експериментальних зразках змінився за рахунок вертикальної і горизонтальної міграції. У варіанті з нікелем 2 ГДК з ізоляцією за рахунок горизонтальної міграції запас зменшився на 35,9 мг, а за рахунок вертикальної міграції – на 50,4 мг (табл. 18). Змінився розподіл металу в ґрунтовому профілі. Максимальна концентрація металу відзначена не у верхньому 10 см шарі, а в шарі 10–20 см. Сусідній з експериментальним зразком ґрунт придбав метал за рахунок горизонтальної міграції. Концентрація в сусідньому шарі ґрунту нікелю вища, ніж у контрольних умовах. Ця міграція є пасивним фізичним процесом розтікання металу не в строго вертикальному напрямку, а в межах конуса з основою, що розширюється вниз. При цьому конус розтікання охоплює і сусідні ділянки ґрунтової товщі. Міграційна активність

Таблиця 19

Розподіл свинцю по ґрунтовому профілю (у мкг/г)

Горизонт, см	0–10	10-20	20-30	30-40	40-50	Запас Pb, мг	A	B
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Квітень 2004 року (експозиція – 5 місяців)								
Контроль	1,1	2,0	1,9	1,3	0,9	92,3	–	–
2 ГДК, ізоляція	50,4	13,2	3,1	1,5	1,1	2425,3	30,3	32,8
Граничний шар	2,4	2,9	2,1	1,3	1,0	125,1	–	–
2 ГДК, без ізоляції	48,0	12,8	3,2	1,4	1,1	2324,5	91,9	72,2
Граничний шар	4,7	3,4	2,1	1,4	1,1	164,5	–	–
5 ГДК, ізоляція	124,2	30,0	5,1	1,6	0,9	5661,6	108,8	78,1
Граничний шар	4,3	4,2	2,3	1,3	0,9	170,4	–	–
5 ГДК, без ізоляції	118,4	28,8	4,9	1,6	1,1	5417,0	254,7	176,8
Граничний шар	10,1	5,5	2,6	1,5	1,0	269,1	–	–

Таблиця 19 (закінчення)

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Жовтень 2004 року (експозиція – 11 місяців)								
Контроль	1,1	2,0	1,9	1,3	0,9	92,3	–	–
2 ГДК, ізоляція	41,1	18,5	5,3	1,8	1,0	2367,4	60,2	60,9
Граничний шар	3,0	3,7	2,5	1,5	1,0	153,2	–	–
2 ГДК, без ізоляції	37,9	17,2	5,1	1,8	1,0	2205,6	164,0	118,9
Граничний шар	6,1	4,8	2,7	1,5	1,1	211,2	–	–
5 ГДК, ізоляція	100,8	42,9	10,2	2,5	1,1	5508,0	201,5	138,9
Граничний шар	5,7	6,1	3,2	1,6	1,1	231,2	–	–
5 ГДК, без ізоляції	92,8	39,9	9,7	2,3	1,0	5101,9	458,9	287,6
Граничний шар	13,6	9,1	3,8	1,7	1,0	379,9	–	–

Умовні позначки: А – вертикальна міграція; В – горизонтальна міграція (в мкг в період з початку експерименту).

у варіанті без ізоляції значно вища. Вертикальна міграція складає 240,5, а горизонтальна – 145,9 мг. Як наслідок, запас нікелю в ґрунтовій товщі знизився до рівня 1529,8 мг. До жовтня 2004 року спостерігалось зростання відзначених тенденцій. Запас нікелю в умовах ізоляції склав 1645,4 мг, а запас в умовах без ізоляції – 1292,6 мг.

При рівні забруднення ґрунту нікелем 5 ГДК відзначаються подібні закономірності. У квітні у варіанті з ізоляцією запас нікелю склав 4106,7 мг, а без ізоляції – 3343,2 мг. Через 11 місяців експерименту запаси знизилися до рівня 3607,2 і 2750,8 мг з ізоляцією і без ізоляції відповідно.

Цікаво, що активізація зоогенної горизонтальної міграції спричиняє зростання вертикальної міграції металу. Очевидно, що міграція металу ґрунтовим профілем у вертикальному напрямку є

результатом складних фізико-хімічних процесів, що відбуваються за участю води, яка потрапляє в ґрунт з опадами. Горизонтальна міграція металів збільшує площу перетину, яку пронизує спадний струм вологи, що втягує у вертикальну міграцію метал. Тому у варіантах без ізоляції спостерігається активізація в цілому міграційної активності металу як у вертикальному, так і горизонтальному напрямку.

Міграційна активність свинцю у вертикальному напрямку набагато нижча, ніж нікелю (табл. 19). У квітні 2004 року при рівні 2 ГДК в умовах ізоляції і без ізоляції концентрація свинцю в шарах ґрунту 30–50 см практично не змінилася, а при 5 ГДК концентрація трохи збільшилася. Фактор ізоляції зразків більшою мірою позначається на вертикальній міграції свинцю, ніж на горизонтальній. Так, при 2 ГДК в умовах ізоляції вертикальна міграція свинцю дорівнює 30,3 мг, а без ізоляції – 91,9 мг. Міграційна активність свинцю у вертикальному напрямку без ізоляції зростає в 3,03 раза. Горизонтальна міграція при 2 ГДК складає 32,8 і 72,2 мг з ізоляцією і без ізоляції відповідно. Зростання міграційної активності при усуненні ізоляції зростає у 2,2 раза. При забрудненні 5 ГДК усунення перешкоди спричиняє зростання вертикальної міграційної активності в 2,34 раза, а горизонтальної – у 2,26 раза.

У жовтні 2004 року в експериментальних ділянках максимальна концентрація свинцю, як і в попередні періоди, спостерігалася у верхньому ґрунтовому горизонті. Однак, ці максимальні значення були вже істотно нижчими початкових за рахунок перерозподілу важкого металу профілем і виведенням його за межі досліджуваного ґрунтового горизонту. Підвищення концентрації свинцю відмічене в нижніх ґрунтових горизонтах 30–50 см і в тих, що межують з експериментальними шарами ґрунту.

Міграційна активність нікелю вища, ніж міграційна активність свинцю. З ґрунтового шару 0–50 см за майже рік експерименту виведено нікелю 16,82–17,99% (за умов ізоляції) та 38,74–39,26% (без ізоляції). Для свинцю ці показники становлять 5,4–6,08% та 12,63–13,33% відповідно. Таким чином, швидкість очищення ґрунту від нікелю при обмеженні дії зоогенного чинника складає

5–6 років, а від свинцю – 16–18 років. Ці цифри узгоджуються з даними про інтенсивність кругообігів цих мікроелементів у природних біогеоценозах, наведених Н. М. Цветковою [115]. Автор вказує, що в центральній заплаві р. Самара інтенсивність кругообігу нікелю складає 5–8, а свинцю 9–10. Для нікелю швидкість кругообігу в межах підвищеного рівня забруднення збігається зі швидкістю кругообігу в природних умовах. У випадку зі свинцем відбувається гальмування кругообігу, що спричиняє значну концентрацію цього елемента в ґрунтовому профілі. Зоогенний чинник значно прискорює швидкість кругообігу токсичних речовин і сприяє очищенню ґрунту. Період очищення ґрунту від нікелю при необмеженій локомоторній активності ґрунтових тварин складає 2,5 року, а від свинцю – 7,5–7,9 року.

Швидкість очищення ґрунту збільшується за рахунок зоогенного фактора. При цьому активізація горизонтальної міграції сприяє як зниженню максимальних концентрацій у ґрунті, так і прискоренню вертикальної міграції і виведенню токсикантів з ґрунтового профілю. Можна виділити наступні аспекти діяльності ґрунтових тварин, що збільшують міграційну активність металів. Це рийна діяльність великих сапрофагів, що спричиняє формування дрилосфери і збільшує шпаруватість ґрунту. Могутня дрилосфера сприяє прискоренню міграції і перерозподілу ґрунтового розчину як у вертикальному, так і в горизонтальному напрямках. Разом із ґрунтовым розчином активізується міграція мікроелементів. Ґрунтові тварини, особливо сапрофаги, споживають ґрунт і переносять його в різних напрямках. Мікроелементи в копролітах, без потрапляння в тканини тварини, можуть переноситися на істотні відстані, збільшуючи міграційну дисперсію елементів. Крім того, мікроелементи можуть накопичуватися в органах і тканинах тварин. При міграції по трофічних ланцюгах процеси концентрації збільшуються. Тому представники різних трофічних груп педобіонтів можуть робити істотний внесок у міграцію важких металів, розсіюючи їх власним пересуванням.

Важливою функцією ґрунтової фауни в міграції важких металів є вирівнювання розподілу металів у ґрунтовій товщі в горизонтальному і вертикальному напрямках. Як міру вирівняності

розподілу металів у ґрунті можна використовувати індекс вирівняності Пілоу [312], що є похідним від ентропійного індексу Шеннона [350]:

$$E = H/H_{max}, \text{ де } H_{max} = \log_2(N);$$

$$H = -1 * \sum_{i=1}^{i=N} (p_i * \log_2 p_i),$$

де N – кількість дискретних категорій об'єкта, розмаїття або вирівняність яких необхідно оцінити; p_i – імовірність появи i -категорії об'єкта. У випадку угруповання живих організмів як категорії можуть виступати види, що за визначенням є дискретними категоріями. Ґрунтовий профіль може бути штучно розділений на дискретні ділянки. У нашому дослідженні це шари товщиною 10 см. Імовірність перебування металу в i -шарі ґрунту може бути визначена за формулою:

$$p_i = \frac{C_i}{\sum_{i=1}^{i=N} C_i},$$

де C_i – концентрація металу в i -шарі ґрунту. Ентропія розподілу металів і вирівняність розподілу може бути обчислена в горизонтальному напрямку, у вертикальному напрямку й у цілому по ґрунтовій товщі. При обчисленні вирівняності у вертикальному напрямку $N=5$, оскільки ми виділили 5 шарів по 10 см кожний. При обчисленні горизонтальної вирівняності $N=2$, бо ми розглядаємо дві категорії ділянок ґрунту в горизонтальному напрямку – експериментальна ділянка і сусідня з нею ділянка. При обчисленні загальної вирівняності $N=2*5=10$ виділяється 10 дискретних ділянок у ґрунтовій товщі. Ентропія H залежить від числа об'єктів N і вирівняності чисельності цих об'єктів. Чисельне значення ентропії змінюється від 0 до нескінченності. Вирівняність E змінюється від 0 до 1. Вирівняність дорівнює 0, якщо вся кількість досліджуваного металу перебуває в одній категорії ґрунтового профілю, тобто метал зосереджений в одному місці. Вирівняність дорівнює 1, якщо в кожній точці ґрунтового профілю концентрація металу однакова. Результати обчислень наведені в табл. 20.

Функціональне розмаїття мезофауни....

Для оцінки вирівняності розподілу металів у природних умовах розділу ґрунтового профілю на шари товщиною 10 см не досить, тому що обчислена вирівняність розподілу нікелю і свинцю в контрольних умовах зневажливо мало відрізняється від одиниці. Однак експериментальне внесення металів сильно

Таблиця 20

Вирівняність розподілу важких металів у ґрунті в процесі експерименту (I – за умов ізоляції; II – без ізоляції)

Вирівняність	Контроль	Початок	2 ГДК		Початок	5 ГДК	
			I	II		I	II
Нікель, квітень 2004 року (експозиція – 5 місяців)							
Загальна	0,99	0,47	0,82	0,91	0,27	0,74	0,88
Горизонтальна	1,00	0,58	0,68	0,90	0,35	0,52	0,85
Вертикальна	0,99	0,50	0,89	0,92	0,29	0,85	0,90
Нікель, жовтень 2004 року (експозиція – 11 місяців)							
Загальна	0,99	0,47	0,92	0,97	0,27	0,87	0,96
Горизонтальна	1,00	0,58	0,78	0,97	0,35	0,65	0,95
Вертикальна	0,99	0,50	0,98	0,98	0,29	0,97	0,97
Свинець, квітень 2004 року (експозиція – 5 місяців)							
Загальна	0,98	0,36	0,57	0,60	0,19	0,45	0,49
Горизонтальна	1,00	0,44	0,55	0,63	0,25	0,39	0,52
Вертикальна	0,97	0,40	0,62	0,61	0,22	0,50	0,50
Свинець, жовтень 2004 року (експозиція – 11 місяців)							
Загальна	0,98	0,36	0,65	0,70	0,19	0,56	0,62
Горизонтальна	1,00	0,44	0,60	0,74	0,25	0,48	0,65
Вертикальна	0,97	0,40	0,70	0,71	0,22	0,62	0,62

знижує вирівняність, і обраний нами спосіб кількісної оцінки вирівняності розподілу дає досить чітку інформацію про процеси, що відбуваються.

На початковому етапі експерименту в листопаді 2003 року додаткове внесення металів значно знижує вирівняність розподілу металів у ґрунті як у горизонтальному, так і вертикальному напрямках. При більш високих рівнях забруднення вирівняність знижується сильніше. Згодом відбувається зростання вирівняності розподілу металів, яка наближається до контрольного рівня. Наприкінці експерименту вирівняність нікелю в ґрунтовому профілі наближається до вирівняності, що спостерігається в природних умовах. Вирівняність свинцю значно наблизилася до контрольних значень. Присутність ізоляції істотно знижує швидкість вирівнювання розподілу металів у ґрунті. Так, нікель при рівні 2 ГДК без ізоляції в квітні 2004 року був розподілений приблизно настільки ж рівномірно, як і в природних умовах, у той час як в умовах ізоляції вирівняність перебувала на рівні 0,68-0,89.

Застосування індексу вирівняності дозволяє кількісно оцінити процеси міграції в горизонтальному і вертикальному напрямках. Вирівнювання розподілу металів у вертикальному напрямку відбувається активніше, ніж у горизонтальному. При цьому тварини відіграють дуже важливу роль у процесі активізації горизонтальної міграції металів.

3.2. ТВАРИННЕ НАСЕЛЕННЯ ҐРУНТУ (МЕЗОФАУНА) ЦЕНТРАЛЬНОЇ ЗАПЛАВИ р. САМАРА

3.2.1. Таксономічна розмаїтість ґрунтової фауни

Ґрунтова мезофауна центральної заплави р. Самара належить до наступних основних таксономічних груп: Araneomorpha, Crustacea, Insecta, Mollusca, Myriapoda, Oligohaeta. Дані про чисельність ґрунтових тварин в умовах експерименту в грудні 2003 року, квітні і жовтні 2004 року наведені в табл. 21, 22 і 23.

Визначення видів павуків у даній роботі не проводилося. Павуки є хижаками. Ручний розбір проб не дає повного уявлення про чисельність цієї групи тварин. Тому кількісна оцінка

Таблиця 21

Ґрунтова мезофауна в умовах експериментального забруднення ґрунту нікелем і свинцем (грудень 2003 року, експозиція – 1 місяць)

Види	Ni				Pb				Конт- роль	
	I		II		I		II		A	B
	A	B	A	B	A	B	A	B		
Crustacea										
<i>P. topcziewi</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	2	4
<i>T. rathkei</i>	–	–	–	–	–	–	–	2	5	3
Insecta										
Carabidae	1	1	–	–	–	–	1	1	–	–
Curculionidae	–	2	–	–	2	2	–	–	–	–
Tabanidae	–	–	2	2	2	2	–	–	4	2
Therevidae	–	–	1	1	–	1	–	1	–	3
Lepidoptera	–	–	–	–	–	–	–	2	–	6
Mollusca										
<i>S. oblonga</i>	–	–	2	1	1	1	–	–	2	3
<i>Z. nitidus</i>	–	–	–	–	–	–	–	2	4	2
Myriapoda										
<i>B. jawlowskii</i>	2	3	2	1	3	2	2	1	2	3
<i>M. rossicum</i>	1	1	–	–	–	–	1	–	3	2
<i>S. dmitriewi</i>	12	11	2	1	12	11	3	4	20	16
<i>A. macrocephalus</i>	4	6	4	4	6	2	6	4	6	4
<i>M. aeruginosus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	4	–
<i>M. curtipes</i>	–	–	–	–	1	2	–	–	–	1
Oligohaeta										
Enchytraeidae	28	24	8	12	34	26	18	8	128	116
<i>A. r. rosea</i>	10	6	8	6	10	6	8	8	10	8
<i>D. octaedra</i>	–	5	–	–	2	1	1	–	4	3
<i>E. nordenskioldi</i>	–	–	–	–	–	–	2	–	4	4
<i>D. r. tenuis</i>	11	12	8	9	9	10	7	6	12	10

Чисельність наведена в екз./0,25 м². А – варіанти без ізоляції, Б – варіанти з ізоляцією; I – 2 ГДК, II – 5 ГДК.

чисельності павуків, яка наведена в таблицях, більше є оцінкою порядку величини чисельності павуків. Крім того, на відміну від багатьох інших тварин, пов'язаних із ґрунтом, павуки демонструють значну горизонтальну рухливість. Тому відстеження зв'язку між забрудненням локальних ділянок ґрунтової поверхні і розподілом павуків малоймовірне.

Малощетинкові черв'яки наведені двома родинами – Enchytraeidae і Lumbricidae.

Розміри енхітреїд значно поступаються розмірам дощових черв'яків. Ці тварини відносяться до функціональної групи нітроліберантів, вторинних руйнівників рослинних залишків [52; 53; 54; 56; 55; 96; 99]. У грудні 2003 року щільність населення енхітреїд склала 128 екз./0,25 м². Ізоляція зразка не вплинула на чисельність цієї групи, що склала 116 екз./0,25 м². Вже в першій фазі експерименту відзначена сильна реакція енхітреїд на забруднення ґрунту. Місяць по тому експерименту у всіх експериментальних умовах при забрудненні щільність населення енхітреїд була істотно нижчою щільності в контрольних умовах. При забрудненні ґрунту нікелем у концентрації 2 ГДК щільність енхітреїд склала 28 і 24 екз./0,25 м² (без ізоляції і з ізоляцією відповідно). Наростання токсичного впливу нікелю до рівня 5 ГДК спричиняє подальше скорочення популяції енхітреїд до рівня 8 і 12 екз./0,25 м² (без ізоляції і з ізоляцією відповідно). Залежність від дози забруднення спостерігається також і у варіанті експерименту з застосуванням свинцю. При рівні забруднення ґрунту свинцем 2 ГДК щільність населення енхітреїд знижується до 34 і 26 екз./0,25 м² (без ізоляції і з ізоляцією відповідно). При рівні забруднення 5 ГДК щільність енхітреїд ще менша – 18 і 8 екз./0,25 м² (без ізоляції і з ізоляцією відповідно).

Сила впливу токсичного навантаження значною мірою виявляється в умовах проведення експерименту з ізоляцією зразків. У контрольних умовах у квітні 2004 року чисельність енхітреїд склала 152 і 148 екз./0,25 м² без ізоляції і з ізоляцією ґрунтових зразків відповідно. Енхітреїди є досить чутливими до забруднення і їх чисельність перебуває в тісному зв'язку з кількістю важких металів у ґрунті. При рівні забруднення ґрунту нікелем 2 ГДК чисельність енхітреїд знизилася до 74–102 екз./0,25 м², а при 5 ГДК – до

11–56 екз./0,25 м². Забруднення ґрунту свинцем у концентрації 2 ГДК спричиняє зниження щільності енхітреїд до рівня 22–64 екз./0,25 м², а при 5 ГДК – до 15–20 екз./0,25 м². В умовах ізоляції щільність енхітреїд звичайно нижча, ніж без ізоляції. У жовтні щільність населення енхітреїд була на рівні, відзначеному в грудні 2003 року, і склала 124 і 112 екз./0,25 м² (без ізоляції і з ізоляцією відповідно). Спостерігалася залежність зниження чисельності від забруднення ґрунту важкими металами, однак ступінь цього зниження був набагато нижчий, ніж у грудні і квітні. Така особливість свідчить про зниження рівня токсичного навантаження на систему і про адаптацію системи до забруднення. Крім того, восени 2004 року розходження щільності населення енхітреїд в умовах ізоляції і без ізоляції були випадковими, у такий спосіб ізоляція вже не впливала на реакцію цих тварин на забруднення ґрунту важкими металами.

Дощові черв'яки є нітроліберантами, первинними або вторинними руйнівниками рослинних залишків, що залежить від їх екологічної спеціалізації. Дощові черв'яки в центральній заплаві наведені наступними видами: *Allolobophora rosea rosea* (Savigny, 1826), *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826), *Eisenia nordenskioldi nordenskioldi* (Eisen, 1879), *Octodrilus transpadanus* (Rosa, 1884), *Octolasion lacteum* (Oerley, 1885), *Dendrodrilus rubidus tenuis* (Eisen, 1874).

Allolobophora rosea rosea (Savigny, 1826) – космополітний вид, у межах Російської рівнини найбільше поширений у підзоні змішаних і широколистих лісів і лісостепу. Північніше проникає переважно по заплавах рік. Належить до деяких видів дощових черв'яків, здатних жити в ґрунтах плакорного степу. Найпоширеніші партеногенетичні поліплоїдні популяції виду. Амфіміктична форма виявлена тільки на чорноморському узбережжі Північно-Західного Кавказу. Найбільш сприятливою глибиною в стані активної життєдіяльності є шар ґрунту 0–20 см з вологістю 14–26% і температурою 3,6–21,8°C. Щонайменше один раз у рік може робити міграції всередину ґрунту на 80 см, що передує діапаузуванню. Є власнеґрунтовою середньорусною формою [23; 78; 80].

Dendrobaena octaedra (Savigny, 1826) – космополіт. Населяє лісову підстилку і є одним з деяких видів дощових черв'яків, що зустрічаються в тайгових лісах і тундри. Є одним з найбільш хо-

лодостійких видів дощових черв'яків, кокони якого зберігають життєздатність при температурі -8°C протягом 3 місяців і при $-13,5^{\circ}\text{C}$ протягом 2 місяців. На Російській рівнині зустрічається повсюдно. У лісостепу належить до числа видів, що населяють плакорні лісові ценози. У степовій зоні знайдений у байрачних лісах і заплавах рік.

Eisenia nordenskioldi nordenskioldi (Eisen, 1879) – у степовій зоні на плакорах не знайдений, але звичайний у байраках і заплавах рік. Основний ареал виду займає азійську частину Росії. На півночі досягає Льодовитого океану. Межа поширення на заході проходить приблизно по 34° східної довготи. Є поліплоїдом, представленим щонайменше двома, а можливо трьома поліплоїдними формами. Грунтово-підстилковий дощовий черв'як [80].

Octodrilus transpadanus (Rosa, 1884) – середземноморський вид. Належить до екологічної групи норників [80].

Octolasion lacteum (Oerley, 1885) – надає перевагу ґрунту, багатому органікою і з кислотністю, близькою до нейтральної. Калькофіл. Найвища чисельність відмічена в дібровах на сірих лісових ґрунтах. Космополіт, відомий далеко за межами Палеарктики. Успішне розселення пов'язане з партеногенетичним засобом розмноження і супутньою йому поліплоїдією. Власнеґрунтовий верхньоярусний дощовий черв'як [80].

Dendrodrilus rubidus tenuis (Eisen, 1874) – дуже поширений космополітний вид, поліплоїд, представлений декількома поліплоїдними формами, розмножується партеногенетично. У степовій Наддніпрянщині зустрічається контагіозно, чим дуже сильно нагадує характер поширення іншого дощового черв'яка – *E. fetida* (Sav.). Обидва ці види пов'язані з місцями скупчення рослинних залишків. Їх також можна знайти в гниючій деревині.

У грудні 2003 року щільність населення дощових черв'яків складала 30 і 25 екз./0,25 м² (без ізоляції і з ізоляцією відповідно) (табл. 21).

У цих варіантах структура комплексу дощових черв'яків однакова – види дощових черв'яків мають подібні частки в комплексі при ізоляції і без ізоляції. Переважним видом у комплексі є власне ґрунтовий *A. g. rosea*.

Цей вид складає 32% від загальної чисельності дощових черв'яків. Наступними за значенням у комплексі дощових черв'яків

узимку є представники підстилкового блоку – *D. g. tenuis* (40%) і *D. octaedra* (12%).

Важливу роль грає також ґрунтово-підстилкова форма *E. n. nordenskioldi*, що складає 16% від сумарної чисельності дощових черв'яків. У цілому, в зимових умовах частка дощових черв'яків, пов'язаних з підстилкою (підстилкові і ґрунтово-підстилкові форми) є дуже високою і складає 68%. Необхідно відзначити, що саме ця група в перший період експерименту є найбільш чутливою до забруднення. Безумовно, у цьому відношенні важливим моментом є спосіб внесення токсикантів. Токсичному впливові піддався в першу чергу верхній ґрунтовий горизонт. Як видно, тому практично у всіх варіантах із забрудненням були відсутні підстилкова форма *D. octaedra* і ґрунтово-підстилкова форма *E. n. nordenskioldi*. Майже не відреагував на забруднення підстилковий дощовий черв'як *D. g. tenuis*. Але цей вид частіше розподілений у просторі контагіозно і пов'язаний з місцями скупчення органічних залишків, які, вірогідно, мають здатність екранувати цей вид від токсичного впливу.

У контрольних умовах у квітні 2004 року чисельність дощових черв'яків перебувала на рівні 29–31 екз./0,25 м² (табл. 22). Домінуючим видом дощових черв'яків у центральній заплаві є середньоярусний власнеґрунтовий вид *A. g. rosea*. Він складає близько 48% від загальної чисельності дощових черв'яків центральної заплави. Наступний за чисельністю вид люмбрицид *E. n. nordenskioldi* складає 26% кількості дощових черв'яків. Цей черв'як належить до ґрунтово-підстилкової групи, є первинним руйнівником мертвих рослинних залишків. Підстилковий дощовий черв'як *D. octaedra* складає 23% від сумарної чисельності дощових черв'яків. Власнеґрунтовий верхньоярусний кальцефільний вид *O. lacteum* зустрічається спорадично і його чисельність не більша 0,65% від кількості дощових черв'яків. Показником цілісності ґрунтового покриву є представники екологічної групи норників, до числа яких належить *O. transpadanus*. Частка цих черв'яків у сумарній чисельності комплексу люмбрицид мала (3,2%), але через велику біомасу черв'яків-норників вони мають високу функціональну роль у біогеоценозі. Ці черв'яки є первинними руйнівниками мертвих

Таблиця 22

Ґрунтова мезофауна в умовах експериментального забруднення ґрунту нікелем і свинцем (квітень 2004 року, експозиція – 5 місяців)

Види	Ni				Pb				Контроль	
	I		II		I		II			
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Araneomorpha										
Aranea sp. sp.	–	–	–	1	2	2		2	1	3
Crustacea										
P. topcziewi	2	6	2	8	12	5	5	3	5	4
T. rathkei	–	–	2	–	–	4	–	1	2	1
Insecta										
Carabidae	–	4	2	4	2	–	1	3	–	3
Curculionidae	–	–	–	–	2	–	2	2	–	2
Rhagionidae	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–
Stratiomyidae	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–
Tabanidae.	3	2	–	1	1	–	–	–	–	–
Therevidae	–	–	1	1	–	–	1	–	–	3
A. haemorrhoidalis	4	3	1	1	4	2	4	2	5	6
H. cinctus	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–
Lepidoptera	5	3	2	–	–	–	5	–	3	1
S. carinata	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–
Staphilinidae	1	3	2	1	2	–	–	1	–	–
S. (St.) caesareus	–	–	–	–	–	1	–	–	–	1
Mollusca										
E. strigella	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–
Limax sp.	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–
S. oblonga	2	–	2	6	–	–	2	3	1	5

Таблиця 22 (закінчення)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Myriapoda										
B. jawlowskii	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–
M. rossicum	3	3	–	1	4	3	1	1	5	4
Sch. dmitriewi	5	6	4	3	10	6	–	1	9	8
A. macrocephalus	4	5	2	–	8	4	3	1	7	5
G. proximus	–	2	2	–	–	–	–	–	2	2
L. forficatus	–	–	–	2	–	–	–	1	–	–
M. aeruginosus	–	–	–	1	–	–	1	–	–	6
M. crassipes	–	–	2	–	–	–	–	–	–	–
M. curtipes	–	4	3	6	–	–	3	1	5	5
Oligohaeta										
Enchytraeidae	102	74	11	56	64	22	15	20	152	148
A. r. rosea	10	5	3	4	14	7	4	3	13	15
D. octaedra	3	4	1	3	6	2	–	3	6	7
E. nordenskioldi	4	5	3	2	4	5	3	–	7	8
O. transpadanus	1	–	1	2	4	–	–	2	3	1
O. lacteum	–	–	–	–	–	–	3	–	–	–

Чисельність наведена в екз./0,25 м². А – варіанти без ізоляції, Б – варіанти з ізоляцією; I – 2 ГДК, II – 5 ГДК.

рослинних залишків, споживають їх на поверхні ґрунту. Але вони мають здатність до значних вертикальних міграцій по системі ґрунтових ходів, у процесі яких активно вносять рослинну органіку в глибокі ґрунтові шари.

При забрудненні ґрунту нікелем чисельність дощових черв'яків знижується до рівня 18 і 14 екз./0,25 м² (2 ГДК) і 8 і 11 екз./0,25 м² (5 ГДК) без ізоляції і з ізоляцією зразків відповідно. При цьому при рівні забруднення ґрунту 2 ГДК структура угруповання дощових черв'яків мало змінюється порівняно з контролем, якщо структуру розглядати без урахування фактора ізоляції. При ізоляції зменшується частка ґрунтового дощового черв'яка *A. r. rosea*, але збільшується частка підстилкового *D. octaedra* і

грунтового-підстилкового *E. n. nordenskioldi*. При рівні забруднення 5 ГДК істотно знижується абсолютна щільність популяції власне грунтового виду *A. g. rosea* до 3–4 екз./0,25 м².

Забруднення ґрунту свинцем виявляє також ефект, який залежить від токсичної дози: зростання токсичного впливу спричиняє зниження чисельності дощових черв'яків. При забрудненні 2 ГДК чисельність люмбрицид складає 28–14 екз./0,25 м², а при забрудненні 5 ГДК – 8–10 екз./0,25 м². Подібно тому, як в умовах забруднення ґрунту нікелем відбувається зниження щільності дощового черв'яка *A. g. rosea*, аналогічна тенденція відзначена і при забрудненні ґрунту свинцем. Велика чутливість ендегейного дощового черв'яка *A. g. rosea* до забруднення ґрунту важкими металами порівняно з епігейними формами відзначена при вивченні впливу викидів мідеплавильних виробництв Уралу на населення дощових черв'яків [16]. У роботі показано, що перегин кривої доза–ефект (ефект – чисельність дощових черв'яків) трапляється при перевищенні рівня забруднення фонових значень у 2–3 рази. При перевищенні фонового рівня вмісту металів у 3–5 разів чисельність дощових черв'яків знижується до одиничних знахідок, або вони зникають зовсім. У роботі з вивчення впливу точкового джерела забруднення ґрунту важкими металами в південно-західній Англії [359] показано, що дощовий черв'як *A. g. rosea* має підвищену чутливість до токсичного впливу. Однак у групу чутливих видів крім ендегейного дощового черв'яка *A. g. rosea* увійшли епігейний *Allolobophora chlorotica* і норник *Aporrectodea caliginosa*. Таким чином, поведінкові особливості й екологічна стратегія видів навряд чи можуть пояснити різну чутливість видів дощових черв'яків до впливу важких металів. Однак існує загальна для зазначених видів фізіологічна особливість. Чутливі дощові черв'яки *A. g. rosea*, *Allolobophora chlorotica* і *Aporrectodea caliginosa* мають знижену активність секреції вапняних залоз порівняно з толерантними *Lumbricus terrestris*, *Lumbricus rubellus*, *Lumbricus castaneus* [284; 285; 286; 287; 310]. Відомо, що кальцій відіграє певну роль у процесах детоксикації в дощових черв'яків через хлорогену тканину [123; 186; 284; 289; 318]. Таким чином, у видів дощових черв'яків з низьким рівнем метаболізму кальцію

Таблиця 23

Ґрунтова мезофауна в умовах експериментального забруднення ґрунту нікелем і свинцем (жовтень 2004 року, експозиція – 11 місяців)

Види	Ni				Pb				Контроль	
	I		II		I		II		A	B
	A	B	A	B	A	B	A	B		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Araneomorpha										
<i>Aranea sp. sp.</i>	–	1	3	1	1	1	–	2	2	3
<i>O. redicorzevi</i>	3	3	1	–	2	–	–	2	1	–
Crustacea										
<i>P. topcziewi</i>	6	6	8	3	3	5	3	3	5	4
<i>T. rathkei</i>	–	–	5	4	5	3	1	2	6	5
Insecta										
Carabidae	2	4	2	4	1	–	2	1	4	3
Curculionidae	–	–	–	–	1	3	2	2	1	2
Asilidae	–	2	–	–	–	–	–	–	–	–
Rhagionidae	–	–	–	–	–	–	1	–	1	–
Stratiomyidae	–	–	–	3	–	–	–	–	3	–
Tabanidae	3	1	–	2	2	–	4	–	1	–
Therevidae	–	–	2	–	–	–	–	–	2	2
Tipulidae	3	3	1	–	6	3	–	3	4	5
<i>A. haemorrhoidalis</i>	2	3	3	2	2	2	4	1	1	2
Staphilinidae	1	3	3	1	1	–	–	1	2	–
Mollusca										
<i>C. lubrica</i>	1	–	1	–	1	–	1	–	9	–
<i>E. strigella</i>	–	1	–	–	–	–	–	–	1	1
<i>P. rubiginosa</i>	–	4	–	4	–	2	–	–	2	–
<i>R. (P.) hammonis</i>	1	3	–	3	2	–	1	3	2	–
<i>S. oblonga</i>	7	4	7	4	1	–	1	3	2	2
<i>S. pfeifferi</i>	–	–	–	–	–	–	1	1	1	–

Таблиця 23 (закінчення)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Myriapoda										
<i>B. jawlowskii</i>	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>M. rossicum</i>	3	2	–	1	3	1	1	1	2	4
<i>Sch. dmitriewi</i>	7	6	2	3	6	5	5	1	6	8
<i>A. macrocephalus</i>	3	2	1	1	3	3	3	2	4	5
<i>G. proximus</i>	–	3	2	–	–	–	–	–	3	1
<i>M. aeruginosus</i>	–	–	–	1	–	–	1	–	1	2
<i>M. crassipes</i>	–	–	3	–	–	–	–	–	1	–
<i>M. curtipes</i>	9	4	1	1	4	5	1	3	7	8
Oligohaeta										
Enchytraeidae	68	98	45	56	45	44	38	31	124	112
<i>A. r. rosea</i>	6	4	3	3	7	11	4	5	3	6
<i>D. octaedra</i>	4	3	3	2	2	2	1	3	5	7
<i>E.n. nordenskioldi</i>	17	15	21	12	17	17	11	14	12	11
<i>O. transpadanus</i>	3	–	1	2	3	–	–	2	3	1
<i>O. lacteum</i>	2	–	1	–	1	–	3	–	4	3

Чисельність наведена в екз./0,25 м². А – варіанти без ізоляції, Б – варіанти з ізоляцією; I – 2 ГДК, II – 5 ГДК.

швидкість елімінації важких металів може бути нижчою, що впливає на різну чутливість тварин до токсичного впливу.

Необхідно відзначити, що токсичний ефект важких металів в умовах реального забруднення підсилюється зниженням рН внаслідок кислотних випадань [139; 258]. Експеримент проводився в умовах стабільної кислотності ґрунту, тому навіть при рівні забруднення 5 ГДК чисельність дощових черв'яків перебуває на досить високому рівні.

У жовтні 2004 року щільність дощових черв'яків складала 27–28 екз./0,25 м². На відміну від структури комплексу дощових черв'яків, навесні, коли переважною групою дощових черв'яків були ґрунтові форми, восени домінують підстилкові види черв'яків. У сумі вони складають 64,3%. Склад ґрунтової групи дощових черв'яків стає більш різноманітним. Крім ґрунтового дощового черв'яка *A. r. rosea*, активну роль у комплексі відіграє *O. lacteum* (10,7%) і норний

дощовий черв'як *O. transpadanus* (3,6%). Основним джерелом розходження в структурі комплексу дощових черв'яків восени є фактор ізоляції зразків. Навіть при високих рівнях токсичного навантаження на ґрунт щільність дощових черв'яків в умовах без ізоляції була досить висока. В умовах ізоляції щільність черв'яків була істотно нижчою. Фактор ізоляції більшою мірою відбивався на ґрунтових формах дощових черв'яків і норниках. Очевидно, горизонтальна міграція дощових черв'яків є важливим моментом, що визначає особливості структури угруповання цих тварин. Горизонтальна міграція сприяє активізації відновлювальних процесів у популяціях дощових черв'яків. Мікропопуляції підстилкових черв'яків в ізольованих зразках мають більш високу здатність до поновлення через високий репродуктивний потенціал цієї екологічної групи люмбрицид. Для ґрунтових дощових черв'яків і норників у динаміці популяції важливу роль відіграють міграційні процеси, тому що ці тварини розмножуються відносно повільніше, ніж підстилкові. Тому між ізольованими і неізольованими зразками спостерігаються відмінності в кількості саме ґрунтових форм і норників.

Рівноногі ракоподібні (Isopoda), що мешкають у ґрунті – мокриці – наведені двома видами: *Trachelipus gathkei* C.L. Koch і *Prottracheoniscus torcziewi* Bor. Мокриці є мешканцями підстилки й активними первинними руйнівниками мертвих рослинних залишків, карболіберантами-мінералізаторами. Наземні рівноногі ракоподібні можуть реагувати на забруднення ґрунту важкими металами реакцією уникнення ділянок з підвищеною концентрацією токсикантів і регуляції швидкості споживання забрудненої їжі [226], можуть зберігати токсиканти в гепатопанкреасі в нерозчинній формі [215] і посилено виводити шкідливі речовини шляхом фекальної й уринарної екскреції [174]. Отруєння мокриць важкими металами відбувається тільки тоді, коли перевищується накопичувальна здатність гепатопанкреасу [215].

У грудні 2003 року чисельність мокриць у центральній заплаві р. Самара складала 7 екз./0,25 м². Подібно реакції підстилкових форм дощових черв'яків на забруднення, мокриці дуже сильно реагують на забруднення на першому етапі експерименту. В усіх варіантах експерименту з внесенням важких металів мокриці були

відсутні. Виявлення мокриць у варіанті зі свинцем 5 ГДК при ізоляції варто розглядати як випадковість.

У квітні 2004 року в середньому щільність мокриць у центральній заплаві перебувала на рівні 1–3 екз./0,25 м², при цьому варіабельність щільності цих тварин при різних рівнях забруднення мала випадковий характер (табл. 22). Ця особливість свідчить про значну толерантність мокриць до забруднення ґрунту важкими металами. У жовтні 2004 року загальний рівень кількості мокриць вища, ніж при попередніх зборах, і складає 9–11 екз./0,25 м². Виразна залежність зниження кількості тварин від рівня забруднення спостерігається при внесенні в ґрунт свинцю. При 2 ГДК щільність мокриць складає 8 екз./0,25 м², а при 5 ГДК – 4–5 екз./0,25 м². При внесенні в ґрунт свинцю можна говорити в цілому про тенденції зниження кількості мокриць, при цьому чіткого ефекту, залежного від дози забруднення, не спостерігається.

Молюски в центральній заплаві предсталені 8 видами: *Cochlicopa lubrica* (Mull.), *Euomphalia strigella* (Drap.), *Limax* sp., *Pseudotrichia rubiginosa* (A. Schm.), *Retinella* (P.) *hammonis* (Strom.), *Succinea oblonga* Drap., *Succinea pfeifferi* Rssm., *Zonitoides nitidus* (Mull). У грудні 2003 року чисельність молюсків складала 5–6 екз./0,25 м². Можна говорити, що в умовах забруднення існують тенденції зниження чисельності. Подібний висновок можна зробити і при розгляді комплексу молюсків у квітні 2004 року. Щільність їх населення варіює в межах 1–5 екз./0,25 м² у контрольних умовах. В експериментальних умовах чисельність змінюється в межах 0–6 екз./0,25 м². Восени 2004 року комплекс молюсків найбільш різноманітний і чисельний. У цей період зустрічалось 6 видів і щільність їх складала в контролі без ізоляції 17 екз./0,25 м². Спостерігається залежність між різновидом токсиканта і рівнем зниження щільності населення молюсків. Більш токсичним для молюсків виявляється свинець. Щільність їх при внесенні цього токсиканта складає 2–7 екз./0,25 м². При забрудненні ґрунту нікелем щільність молюсків складає 8–12 екз./0,25 м².

Багатоніжки (Мугіарода) представлені трьома основними таксономічними групами: двопарноногі (Diplopoda) – ківсяки,

літобіоморфні (*Lithobiomorpha*) – кістянки, геофіломорфні (*Geophilomorpha*) – землянки.

Ківсяки є мешканцями підстилки, які беруть активну участь у її розкладанні. У центральній заплаві в експериментальних ділянках відзначено три види двопарноногих багатоніжок: ківсяки *Megaphyllum rossicum* (Timotheew, 1897), *Brachyiulus jawlowskii* (Lohmander, 1928) і полідесмус *Schizothuranius dmitriewi* (Timotheew, 1897). Щільність населення двопарноногих багатоніжок у природних умовах складала в грудні 2003 року 21–25 екз./0,25 м². При рівні забруднення ґрунту нікелем 2 ГДК щільність населення диплопод знижується до 15 екз./0,25 м², а при 5 ГДК – до 2–4 екз./0,25 м². Токсичний вплив свинцю також спричиняє зниження щільності населення диплопод.

При забрудненні ґрунту 2 ГДК щільність двопарноногих багатоніжок складає 13–15 екз./0,25 м², а при 5 ГДК – 5–6 екз./0,25 м². Навесні 2004 року чисельність диплопод була дещо нижчою, ніж узимку і склала 12–14 екз./0,25 м². Наслідки токсичного впливу важких металів були також менше виражені порівняно з зимовим періодом. При забрудненні ґрунту свинцем у концентрації 2 ГДК без ізоляції щільність багатоніжок не відрізнялася від контрольних варіантів. При ізоляції зразка щільність була трохи нижчою контрольних умов – 9 екз./0,25 м². Однак при концентрації свинцю 5 ГДК відбувається різке зниження щільності населення диплопод до 1–2 екз./0,25 м². Забруднення ґрунту нікелем у концентрації 2 ГДК у квітні 2004 року спричиняє зниження щільності диплопод до 9 екз./0,25 м², а при 5 ГДК – до 4 екз./0,25 м². У жовтні 2004 року щільність населення диплопод складала 8–12 екз./0,25 м². Відмінність від контролю щільності диплопод спостерігається тільки при рівнях забруднення ґрунту нікелем і свинцем 5 ГДК. При 2 ГДК відмінності мають випадковий характер. Таким чином, найгостріше диплоподи реагують на внесення токсичних речовин на початковій фазі експерименту. З часом гострота реакції комплексу двопарноногих багатоніжок на токсичне навантаження важких металів знижується.

Губоногі багатоніжки, до яких відносяться кістянки і землянки, є хижакми. Значну частку в діеті літобід складають колемболи і

мокриці [326; 369]. Кістянки тяжіють до підстилки, однак легко освоюють більш глибокі ґрунтові горизонти. Землянки більше пристосовані до життя в ґрунті. Кістянки центральної заплави наведені *Lithobius forficatus* L., *Monotarsobius aeruginosus* L.K., *Monotarsobius crassipes* L.K. і *Monotarsobius curtipes* C.K. Останній з наведених видів є домінуючим у комплексі. Землянки представлені *Arctogeophilus macrocephalus* Folkmanova, Dobroruka, 1960 і *Geophilus proximus* C.L. Koch. Ця група хижаків протягом усього сезону характеризується досить стабільною чисельністю 5–11 екз./0,25 м². Розподіл кістянок по експериментальних ділянках у грудні 2003 року і квітні 2004 року варто визнати як випадковий. При цьому навряд чи можна говорити про істотний вплив досліджуваних токсикантів в обраних концентраціях на розподіл і чисельність цих підстилкових тварин.

У роботі S. P. Hopkin & M. H. Martin [214] показано, що між концентрацією таких важких металів, як цинк, кадмій і свинець в органах і тканинах літобіїди *L. variegatus* і рівнем забруднення ґрунту немає зв'язку. Автори пропонують дві гіпотези, що пояснюють низьку чутливість кістянок до важких металів. По-перше, метали можуть бути пов'язані в тілі жертв кістянок у вигляді форм, не розчинних травними соками багатоніжок. По-друге, можлива регуляція надходження кількості неесенціальних елементів в організм кістянок.

У жовтні відзначена чіткіша картина розподілу кістянок по експериментальних ділянках. У контролі чисельність складає 9–10 екз./0,25 м². При забрудненні ґрунту нікелем 2 ГДК чисельність кістянок складає 9 екз./0,25 м² у варіанті без ізоляції і 4 екз./0,25 м² у варіанті з ізоляцією. Наростання токсичного впливу спричиняє зниження щільності населення кістянок до 4 і 2 екз./0,25 м² без ізоляції і з ізоляцією відповідно. Свинець більше впливає на кістянок. Токсичне навантаження свинцю 2 ГДК знижує чисельність кістянок до 4–5 екз./0,25 м², а 5 ГДК – до 2–3 екз./0,25 м².

Таким чином, якщо сапротрофні двопарноногі багатоніжки гостро реагують на забруднення ґрунту важкими металами в початковій фазі забруднення, а надалі відбувається загасання реакції цієї групи, то для літобіїд характерна інша динаміка. На початкових фазах експерименту не спостерігається виразної картини, але прак-

тично рік по тому відзначається досить чіткий ефект токсикантів на цих багатоніжок, що залежить від рівня забруднення.

Землянки (*Geophilomorpha*) у початковий період проведення експерименту не реагують на забруднення ґрунту важкими металами. Рівень чисельності цих тварин варіює в межах 2–6 екз./0,25 м². Таке явище цілком зрозуміле, бо землянки є ґрунтовими мешканцями, а токсиканти були внесені у верхній ґрунтовий горизонт, тому впливу на цих багатоніжок не зробили. У квітні можна говорити про закономірне зниження кількості *Geophilomorpha* в умовах забруднення. У контрольних умовах чисельність *Geophilomorpha* складає 7–9 екз./0,25 м². В умовах експерименту при рівні забруднення ґрунту нікелем 2 ГДК чисельність знижується до 4–7 екз./0,25 м², а при 5 ГДК – до 4 екз./0,25 м² (без ізоляції, в умовах з ізоляцією представники цієї таксономічної групи не виявлені зовсім). При забрудненні ґрунту свинцем чисельність землянок знижується до 4–8 екз./0,25 м² (2 ГДК) і 1–3 екз./0,25 м² (5 ГДК). У жовтні 2004 року також спостерігалось зниження щільності землянок, що залежало від рівня забруднення. Нікель впливав на землянок більше, ніж свинець. У контрольних умовах чисельність *Geophilomorpha* складала 6–7 екз./0,25 м². В умовах експерименту при рівні забруднення ґрунту нікелем 2 ГДК чисельність знижується до 3–5 екз./0,25 м², а при 5 ГДК – до 1–3 екз./0,25 м². При забрудненні ґрунту свинцем чисельність землянок знижується до 3 екз./0,25 м² (2 ГДК) і 2–3 екз./0,25 м² (5 ГДК).

Домінуючими групами комах у ґрунті центральної заплави є представники двокрилих і жорсткокрилих. В основному, у ґрунті наведені личинкові фази розвитку комах. У підстилці досить рясні імагінальні фази жорсткокрилих. Серед личинок двокрилих найчисельнішими є представники сімейств *Rhagionidae*, *Stratiomyidae*, *Tabanidae* і *Therevidae*. Серед жуків домінантами є *Carabidae* (імаго і личинки), *Curculionidae*, *Elateridae*, *Silphidae* і *Staphilinidae*.

3.2.2. Структура домінування тваринного населення ґрунту центральної заплави р. Самара в умовах експериментального забруднення важкими металами

У філософсько-методологічній літературі міститься багато визначень поняття “структура” різного ступеня абстрактності, але загальноприйнятого визначення немає. Як прикладне, робоче визначення можна вважати, що структура – це сукупність характеристик неоднорідності досліджуваного об’єкта [7]. Ці характеристики можуть стосуватися трьох аспектів структури: співвідношення окремих складових частин, взаємного зв’язку між частинами, зміни частин. Внаслідок різнобічного вивчення дослідники виділяють 10–20 і більше типів структур [93], зокрема, можна розглядати таксономічну, вікову, статеву, розмірну, трофічну, в часі, просторову, лімітаційну, інформаційну, генетичну, етологічну, соціальну, кореляційну й інші структури. Структура домінування може у певному сенсі вважатися частиною таксономічної структури. Домінування можна вивчати з різних позицій, наприклад, досліджувати, чому в даному угрупованні домінує той або інший вид, яке значення має характер домінування для функціонування угруповання, як пов’язана структура домінування з іншими характеристиками екосистеми тощо. Для виділення класів домінування за чисельністю може використовуватися шкала Е. Л. Любарського [64], а для біомаси можна запропонувати аналогічну кубічно трансформовану шкалу, оскільки біомаса дорівнює чисельності, помноженій на середню вагу особини (табл. 24).

У контрольних умовах у грудні 2003 року структура домінування угруповання ґрунтової мезофауни центральної заплави за чисельністю представлена одним домінантним видом (точніше, групою, визначення якої до виду проблематичне – *Enchytraeidae* sp. sp.), трьома другорядними видами (*Schizothuranius dmitriewi*, *Eisenia nordenskioldi* і *Allolobophora rosea*) і 16 малозначущими видами (табл. 25). За біомасою в структурі домінування можна виділити два домінантних види (дощові черв’яки *Allolobophora rosea* і *Eisenia nordenskioldi*), один субдомінант, 9 другорядних і 8 малозначимих видів. Токсичний

Таблиця 24

Шкала домінування за чисельністю і біомасою
(за Е. Л. Любарським [64])

Бал	Межі класів за чисельністю	Межі класів за біомасою	Ступінь домінування
1	$0 < N \leq 4$	$0 < B \leq 1$	Малозначимий вид
2	$4 < N \leq 16$	$1 < B \leq 6$	Другорядний
3	$16 < N \leq 36$	$6 < B \leq 22$	Субдомінант
4	$36 < N \leq 64$	$22 < B \leq 50$	Домінант
5	$64 < N \leq 100$	$50 < B \leq 100$	Абсолютний домінант

вплив позначається на структурі домінування. При цьому за чисельністю домінанти переходять до категорії субдомінантів.

Зменшується кількість малозначимих, але збільшується кількість другорядних видів. Таким чином, відбувається структурування угруповання в напрямку до збільшення значення видів із середньою чисельністю. За біомасою в структурі домінування під токсичним впливом відбуваються зворотні процеси. Виділяється група абсолютних домінантів, збільшується група малозначимих видів. Ці процеси відбуваються за рахунок зменшення субдомінантів і другорядних видів, тобто за рахунок видів із середньою біомасою.

Навесні 2004 року за чисельністю в структурі домінування основну роль грали малозначимі види (табл. 26). Інтенсивне весняне зростання популяцій ґрунтових тварин призводить до того, що частка кожного виду в угрупованні зменшується і основна частина угруповання належить до малозначимих видів. Абсолютними домінантами в угрупованні є енхітреїди. У структурі домінування за біомасою важливу роль відіграють малозначимі і другорядні види. Абсолютними домінантами за біомасою є дощові черв’яки *Allolobophora rosea* і *Eisenia nordenskioldi*. Через те що навесні угруповання достатньо однорідне за структурою домінування за чисельністю, аналіз токсичного впливу є не дуже інформативним. Основною тенденцією є зменшення числа малозначимих видів.

Таблиця 25
Структура домінування тваринного населення центральної
заплави в грудні 2003 року
(експозиція – 1 місяць)

Ступінь домінування	Ni				Pb				Контроль	
	I		II		I		II			
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
За чисельністю										
Малозначимий вид	15	13	12	15	15	16	13	12	16	16
Другорядний	3	5	5	2	4	2	5	6	3	3
Субдомінант	1	2	3	3	–	1	1	2	–	–
Домінант	1	–	–	–	1	1	1	–	1	1
Абсолютний домінант	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
За біомасою										
Малозначимий вид	17	13	15	14	12	13	14	17	10	8
Другорядний	1	5	3	4	6	5	4	1	8	9
Субдомінант	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1
Домінант	1	2	2	1	1	2	1	1	2	2
Абсолютний домінант	1	–	–	1	1	–	1	1	–	–

A – варіанти без ізоляції, B – варіанти з ізоляцією; I – 2 ГДК, II – 5 ГДК.

Відносно зміни структури домінування за біомасою навесні можна говорити про зростання ролі видів-субдомінантів і зниження ролі малозначимих видів. Абсолютні домінанти переходять до категорії домінантів.

Восени в контрольних умовах структура домінування повторює ситуацію навесні (табл. 27). Це перевага в угрупованні малозначимих видів за чисельністю і важлива роль малозначимих і другорядних видів за біомасою.

Домінантами за чисельністю є Enchytraeidae, до другорядних належать Eisenia nordenskioldi, Schizothuranius dmitriewi і хижий вид Monotarsobius curtipes. За біомасою абсолютним домінантом

Таблиця 26
Структура домінування тваринного населення центральної
заплави в квітні 2004 року (експозиція – 5 місяців)

Ступінь домінування	Ni				Pb				Контроль	
	I		II		I		II			
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
За чисельністю										
Малозначимий вид	31	30	19	29	27	25	24	27	31	31
Другорядний	1	2	13	3	5	7	8	5	1	1
Субдомінант	–	–	1	–	–	1	1	–	–	–
Домінант	–	1	–	1	1	–	–	1	–	1
Абсолютний домінант	1	–	–	–	–	–	–	–	1	–
За біомасою										
Малозначимий вид	21	18	15	22	19	20	17	15	21	18
Другорядний	10	14	13	9	10	6	11	17	11	13
Субдомінант	1	–	4	1	3	6	4	–	–	1
Домінант	–	–	1	–	1	1	1	1	–	–
Абсолютний домінант	1	1	–	1	–	–	–	–	1	1

A – варіанти без ізоляції, B – варіанти з ізоляцією; I – 2 ГДК, II – 5 ГДК.

є Eisenia nordenskioldi. Необхідно підкреслити особливу роль у структурі домінування ще двох видів дощових черв'яків – Octodrilus transpadanus і Octolasion lacteum. За чисельністю ці види поступаються багатьом іншим видам ґрунтових тварин, за біомасою – мало. Насамперед, вони поступаються підстилковим формам. Але якщо врахувати горизонтальний аспект структури тваринного населення, то в ґрунтовій товщі ці форми є безумовними домінантами за біомасою, що особливо важливо у функціональному відношенні.

У цілому, в таксономічному відношенні у тваринному населенні ґрунту центральної заплави домінуючою групою є

Таблиця 27

Структура домінування тваринного населення центральної заплави в жовтні 2004 року (експозиція - 11 місяців)

Ступінь домінування	Ni				Pb				Контроль	
	I		II		I		II			
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
За чисельністю										
Малозначимий вид	29	32	29	32	28	28	28	31	31	30
Другорядний	4	1	3	1	5	5	5	1	2	3
Субдомінант			1					1		
Домінант	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Абсолютний домінант										
За біомасою										
Малозначимий вид	17	15	19	19	18	21	13	13	18	15
Другорядний	15	17	12	13	14	10	19	19	15	18
Субдомінант	1	1	2	1	1	2	1	1		
Домінант	1		1	1	1	1	1	1		
Абсолютний домінант		1							1	1

A – варіанти без ізоляції, B – варіанти з ізоляцією; I – 2 ГДК, II – 5 ГДК.

олігохети. У функціональному відношенні домінантами є сапрофаги.

Восени 2004 року у структурі домінування тваринного населення ґрунту за чисельністю в умовах забруднення складно виділити однозначні тенденції. Розходження в експериментальних варіантах, як видно, мають випадковий характер. У структурі домінування за біомасою важливою тенденцією є перехід абсолютних домінантів до категорії домінантів і поява категорії субдомінантів.

Протягом року експериментального впливу важких металів на угруповання ґрунтових тварин відбувалися зміни в структурі домінування тваринного населення. Основною тенденцією зміни

структури домінування як за чисельністю, так і за біомасою є зниження ролі в угрупованні як абсолютних домінантів, так і малозначимих видів і збільшення ролі другорядних видів і видів-домінантів. Зникнення видів з угруповання відбувається в основному за рахунок малозначимих видів. Необхідно врахувати, що структура домінування угруповання будується на основі відносних величин кількості. Тому зміни одного з елементів структури пов'язані зі змінами інших елементів. Токсичний вплив сильно знижує роль домінуючих видів в угрупованні, тому відносний внесок менш значимих видів зростає.

3.2.3. Теорія нейтральності розмаїття у вивченні динаміки угруповань ґрунтових тварин

Пошук механізмів, що лежать в основі розподілу чисельності видів, продовжує привертати значну увагу фахівців [184; 264; 279; 367; 382; 385]. Теорія нейтральності в екології надає додаткового імпульсу цим пошукам завдяки тому, що з її допомогою було показано, що типи різноманіття, що виникають у природних умовах, можуть бути виведені з припущення про те, що організми в угрупованні володіють однаковими демографічними властивостями в перерахуванні на одну особину. Розвиток цієї теорії останнім часом сконцентровано на описі відносної видової чисельності нейтрального угруповання в масштабі метаугруповання і локального угруповання [280; 382; 385]. Метаугруповання визначається як окрема в еволюційному відношенні біогеографічна одиниця, у межах якої багато видів угруповання виникають, живуть і гинуть [205]. На противагу цьому, локальне угруповання піддається обмінові мігрантами з метаугрупованням, або з іншими локальними угрупованнями через імміграцію або еміграцію. Розподіл чисельності видів локального угруповання може бути описаний мультиноміальним розподілом [280], або деякими іншими моделями [382; 385], у той час як розподіл лог-серій є добре відомим способом опису метаугруповання [385].

Концептуальна відмінність між метаугрупованням і локальним угрупованням відіграє важливу роль у теорії нейтральності біорізноманіття. Метаугруповання розглядається як джерело іммігрантів і є динамічно незалежним від локального угрупован-

ня. Види в цих моделях розглядаються не як цілком нейтрально-симетричні, тому що їх відносна чисельність у локальному угрупованні є функцією їх відносної чисельності в метаугрупованні. Під час відсутності імміграції ці моделі локального угруповання не можуть конвергувати в моделі метаугруповання (тобто мультиноміальні моделі з нульовою сумою не можуть бути зведені до розподілу лог-серій). Це зовсім справедливо при застосуванні для класичної системи острів-материк, у якій локальні чисельності видів на острові залежать як від імміграції, так і від фіксованих чисельностей видів у метаугрупованні. Тому ці моделі можуть бути більш точно названі острівними моделями.

Однак, у дійсності немає чіткої лінії, що відокремлює метаугруповання і локальне угруповання. У реальних ландшафтах існує континуум від локального угруповання до великомасштабного метаугруповання. Континуум змінюється в ступені, що визначається динамікою угруповання внаслідок міграції. На противагу системам типу острів-материк, у безперервних ландшафтах локальні угруповання вкладені в метаугруповання. Дуже загальним підходом для моделювання таких систем є припущення про повну симетричність локальних угруповань, у якому число видів зазнає впливу локальної народжуваності і смертності, так само як імміграції й еміграції. Було показано, що розгляд чотирьох фундаментальних процесів популяційної динаміки – народжуваність, смертність, імміграція й еміграція дозволяють вивести цілком симетричну модель розподілу відносної чисельності видів в угрупованні будь-якого масштабу [205]. Модель має вигляд:

$$\langle \phi_n \rangle = \theta \frac{\Gamma(n+\alpha)\Gamma(n+\beta)}{\Gamma(\alpha)\Gamma(n+1+\beta)} x^n,$$

(1)

де $n=1, 2, \dots$; $\langle \phi_n \rangle$ – кількість видів з чисельністю n особин; $\alpha=b/\lambda$, $\beta=\mu/d$, $x=b/d$, λ – швидкість імміграції, μ – швидкість еміграції, b – швидкість народжуваності, d – швидкість смертності. Параметр θ є чинником, що нормалізує і дозволяє при підсумовуванні рівняння по всіх n одержати кількість видів в

угрупованні (для частот підсумовування дасть 1). Параметр θ має форму:

$$\theta = \frac{1+\beta}{\alpha x} \frac{1}{F(1+\alpha, 2+\beta, x)} \quad (2)$$

де $F(1+\alpha, 2+\beta, x)$ – стандартна гіпергеометрична функція.

Запропонована модель є моделлю локального угруповання, тому що відбиває вплив міграційних процесів. Можна показати, що за відсутності міграції ($\alpha=\beta=0$) модель легко редукується до моделі розподілу лог-серій метаугруповання. Крім того, за відсутності еміграції ($\mu=0$ або $\beta=0$) модель набуває форму зрізаного негативного біноміального розподілу:

$$\langle \phi_n \rangle = \theta \frac{\Gamma(n+\alpha)}{\Gamma(\alpha)} \frac{x^n}{n!}. \quad (3)$$

Параметр x у моделі має таке ж значення, як і в розподілі лог-серій Фішера, дорівнює відношенню швидкості народжуваності до швидкості смертності [401]. Генералізована модель має два параметри (α і β), які є мірою відносної інтенсивності в угрупованні імміграції стосовно народжуваності й еміграції стосовно смертності. Доповнення в модель параметрів, що відбивають міграційні процеси, забезпечує більш детальний розгляд впливу чотирьох базових демографічних процесів – народжуваності, смертності, імміграції й еміграції – на розподіл чисельності видів. Високе значення параметра α (тобто інтенсифікація імміграції стосовно народжуваності) спричиняє згладжування розподілу видової чисельності з лівого боку. Така форма розподілу припускає, що чисельність рідкісних видів мала, а істотну частину угруповання складають більш чисельні види. Цей результат не суперечить висновкам метапопуляційної теорії, яка стверджує, що постійна імміграція повинна перешкоджати зникненню рідкісних видів шляхом збільшення їх чисельності. Захисний ефект, якого зазнають рідкісні види в цій моделі, розглядається з нейтральної позиції, тобто швидкість імміграції є незалежною від чисельності окремих видів. На противагу імміграції, еміграція згладжує криву розподілу чисельності видів із правого боку, що відбиває збільшення частки рідкісних видів.

Як і в розподілі лог-серій Фішера для метагрупування, параметр θ у даній моделі також виступає як параметр біорізноманіття і є функцією α , β і x .

У центрі теорії нейтрального різноманіття Хуббелла міститься універсальний безрозмірний параметр θ , що є результатом добутку розміру угруповання J_M і швидкості появи нових видів в угрупованні v , тобто $\theta=2*J_M*v$. Цей фундаментальний параметр біорізноманіття цілком визначає патерни біорізноманіття (розподіл чисельності видів species-abundance distribution (SAD) і відносини вид-площа – species-area relationship (SAR) для метагрупування, у той час як для локального угруповання SAD і SAR визначаються параметром біорізноманіття разом з імміграцією, еміграцією, народжуваністю і смертністю. Параметр θ має функціональний зв'язок з індексом різноманіття Сімпсона [206]:

$$D_s = \frac{\theta}{1+\theta}, \quad (4)$$

де D_s – індекс різноманіття Сімпсона. Визначення індексу Сімпсона є результатом випадкового добору проб, тому він має дисперсію, яку можна визначити через параметр θ :

$$V(D_s) = \frac{2\theta}{(1+\theta)^2(2+\theta)^2(3+\theta)}. \quad (5)$$

У свою чергу, дисперсія параметра θ може бути обчислена за формулою:

$$V(\theta) = \frac{2\theta(1+\theta)^2}{(2+\theta)(3+\theta)}. \quad (6)$$

Хуббелл визначив фундаментальну кількість біорізноманіття як безрозмірну величину. Однак у вираженні $\theta=2*J_M*v$ параметр v представляє кількість нових видів, яка з'являється на кожну подію народження, що має розмірність [вид/екземпляр]. Параметр J_M являє собою або розмір популяції [кількість екземплярів], або кількість народжень на кожне покоління [кількість екземплярів/генерація]. Таким чином, θ має розмірність або [вид], або [вид/генерація]. Отже, θ є альтернативним представленням числа видів [323]. Між параметром θ , кількістю екземплярів у метагрупуванні J_M і кількістю видів існує функціональний зв'язок:

$$S(\theta)=1+\theta \ln(1+(J_M-1)/\theta). \quad (7)$$

Коли J_M велике, а кількість видів істотно вище одиниці, вираження може бути спрощене:

$$S(\theta)=\theta \ln(J_M/\theta), \quad (8)$$

що еквівалентно $S=2*J_M*v \ln(2v)$. Відповідно, середня тривалість життя видів приблизно дорівнює S/J_M*v генерацій, що також може бути представлене як $-2\ln(2v)$. Таким чином, середня тривалість життя видів в угрупованні обернено залежить від натурального логарифма швидкості виникнення в угрупованні нових видів.

За допомогою наведених моделей був проведений аналіз структури тваринного населення ґрунту центральної заплави р. Самара-Дніпровська в умовах експериментального забруднення ґрунту нікелем і свинцем. Результати наведені в табл. 28, 29.

В угрупованнях ґрунтових тварин у квітні 2004 року фундаментальна кількість біорізноманіття має найбільше значення в контрольних умовах. При наростанні забруднення ґрунту, викликаного як свинцем, так і нікелем, простежується чітка тенденція до зниження фундаментального числа біорізноманіття. Ця тенденція дозозалежна: у цілому, при більш високому рівні забруднення ступінь зниження різноманіття виявляється в більшій мірі. У жовтні 2004 року через 11 місяців після початку експерименту, в структурі угруповання забруднення виявляється вже тільки при рівні забруднення 5 ГДК, що справедливо для обох токсикантів.

Міри різноманіття угруповання – фундаментальна кількість різноманіття й індекс Сімпсона – демонструють тісну кореляцію при токсикогенних змінах у структурі угруповання ($D_s=0,031\Theta+0,67$, $R^2=0,58$ – навесні; $D_s=0,04\Theta+0,62$, $R^2=0,55$ – восени), що відбиває тенденцію різноманіття угруповань педобіонтів до зниження при забрудненні ґрунту важкими металами.

Значення фундаментального числа різноманіття Θ , що знайдені двома способами – на підставі моделі (1) розподілу чисельності видів і на підставі індексу Сімпсона (4) – тісно скорельовані між собою ($\Theta_s=0,97\Theta$, $R^2=0,76$ – навесні; $\Theta_s=0,89\Theta$, $R^2=0,53$ – восени), що підтверджує гіпотезу про функціональний зв'язок цих двох індексів.

Демографічні характеристики тваринного населення описуються параметрами α , β , x .

Відношення процесів народжуваності і смертності визначається параметром x . В усіх варіантах цей параметр менше 1, що свідчить про перевагу процесів смертності над народжуваністю. У більшості представників ґрунтової мезофауни життєвий цикл займає період від декількох місяців до декількох років і період розмноження триває відносно короткий період стосовно тривалості

Таблиця 28

Синекологічні характеристики комплексу ґрунтових безхребетних центральної заплави р. Самара-Дніпровська в умовах експериментального забруднення середовища нікелем і свинцем у квітні 2004 року (період експозиції – 5 місяців)

Параметри	Ni				Pb				Контроль	
	I		II		I		II		A	B
	A	B	A	B	A	B	A	B		
Θ	4,84	5,30	2,99	4,71	3,16	4,56	3,85	4,08	5,56	7,83
Var(Θ)	2,58	2,36	1,43	2,14	2,24	2,71	2,18	1,78	2,67	3,35
Θ_s	5,13	4,49	2,18	3,90	4,16	5,55	4,00	3,00	5,42	7,70
α	0,11	0,09	0,15	0,25	0,07	0,12	0,17	0,136	0,06	0,05
β	0,02	0,03	0,00	0,00	0,00	0,02	0,03	0,196	0,04	0,03
x	0,84	0,87	0,85	0,54	0,98	0,81	0,76	0,880	0,94	0,94
Ds	0,84	0,82	0,69	0,80	0,81	0,85	0,80	0,75	0,84	0,89
V(Ds)	0,028	0,025	0,050	0,029	0,047	0,030	0,037	0,035	0,023	0,014
S	15	16	18	18	15	13	16	18	18,00	21
A	150	130	46	103	139	64	54	52	228	238
S(Θ)	18	18	9	16	13	13	11	12	22	28
LS	6,87	6,40	5,47	6,17	7,57	5,28	5,28	5,09	7,43	6,83

Умовні позначки: Θ , Var(Θ), α , β , x – оцінки параметрів розподілу чисельності видів ґрунтових безхребетних відповідно до моделі, Θ_s – оцінка Θ на основі індексу Сімпсона, A – чисельність, екз./м², S – кількість видів, S(Θ) – оцінка числа видів, Ds – індекс Сімпсона, V(Ds) – дисперсія Ds, LS – середня тривалість життя в угрупованні (кількість генерацій); I – рівень забруднення 2 ГДК, II – 5 ГДК, A – варіант без ізоляції; B – варіант з ізоляцією.

Таблиця 29

Синекологічні характеристики комплексу ґрунтових безхребетних центральної заплави р. Самара-Дніпровська в умовах експериментального забруднення середовища нікелем і свинцем у жовтні 2004 року (період експозиції – 11 місяців)

Параметри	Ni				Pb				Контроль	
	I		II		I		II		A	B
	A	B	A	B	A	B	A	B		
Θ	6,07	3,65	4,79	4,73	4,90	4,65	3,85	4,08	5,09	5,58
Var(Θ)	2,68	2,25	2,08	2,05	2,20	2,46	1,69	1,79	2,25	3,00
Θ_s	5,45	4,19	3,74	3,65	4,04	4,76	2,77	3,00	4,19	6,47
α	0,06	0,14	0,08	0,12	0,08	0,10	0,13	0,14	0,08	0,07
β	0,10	0,20	0,05	0,23	0,04	0,25	0,19	0,20	0,05	0,10
x	0,94	0,90	0,92	0,90	0,91	0,95	0,90	0,88	0,92	0,95
Ds	0,85	0,81	0,79	0,79	0,80	0,83	0,74	0,75	0,81	0,87
V(Ds)	0,020	0,040	0,028	0,029	0,027	0,029	0,037	0,035	0,026	0,023
S	21	22	22	21	23	15	21	21	32	22
A	152	175	119	113	119	107	89	79	174	147
S(Θ)	21	15	17	16	17	16	13	13	19	19
LS	6,44	7,74	6,42	6,35	6,38	6,27	6,28	5,93	7,06	6,54

Умовні позначки: див. табл. 28.

всього життєвого циклу. Смертність же має місце протягом усього життєвого циклу популяції. Тому відношення народжуваності до смертності поза періодом розмноження закономірно нижче одиниці. Між розмаїттю і параметром x існує позитивний зв'язок ($x = 0,03\Theta + 0,68$, $R^2 = 0,11$ – навесні; $x = 0,022\Theta + 0,81$, $R^2 = 0,51$ – восени). Це свідчить про те, що у відповідь на забруднення ґрунту відбувається зниження різноманіття угруповання ґрунтових тварин за рахунок збільшення смертності ґрунтових тварин.

Параметр розподілу чисельності видів α , що характеризує активність процесів імміграції, збільшується при наростанні забруднення і зниженні різноманіття угруповання ($\alpha = -0,03\Theta + 0,27$, $R^2 = 0,40$ – навесні; $\alpha = -0,037\Theta + 0,28$, $R^2 = 0,86$ – восени).

Параметр α вказує на активність процесів еміграції. Між цим параметром та іншими характеристиками угруповання не можна встановити однозначної залежності. Як видно, рівень еміграції, що існує в даних експериментальних умовах, не може бути цілком охарактеризованим обраним нами методом.

Оцінка кількості видів, зроблена на підставі моделі (1) за формулою (8), збігається з динамікою кількості видів, виявлених у пробах, але практично завжди нижча експериментальних даних. Очевидно, що не усі види, виявлені в пробах, відповідають припущенням теорії нейтральності, на основі якої отримана модель (1). Основним припущенням теорії є еквівалентність видів у демографічному відношенні. Таке обмеження правомірне стосовно однорідного в екологічному і таксономічному відношенні угруповання живих організмів. Тваринне населення ґрунту зв'язане спільністю середовища існування, але демонструє широку розмаїтість форм і таксономічного складу. Тому той факт, що деякі види не вписуються в рамки моделі, виведеної з гіпотези нейтральності видів, є цілком закономірним. З іншого боку, загальна картина динаміки угруповання, що стає очевидною за допомогою моделі (1), є цілком інформативною і заслуговує на довіру.

Тривалість життя ґрунтових тварин, розрахована з моделі (1) за формулою $S/J_M \cdot v$ наведена в одиницях, рівних тривалості однієї генерації. Тривалість поколінь ґрунтових тварин різна в кожного виду і змінюється від декількох тижнів (енхітреїди, деякі види дощових черв'яків) до декількох місяців і років. У середньому цю цифру можна прийняти рівною одному року, тому що період активності в багатьох ґрунтових тварин має місце один раз у роки і збігається з весною. Розрахунок тривалості життя ґрунтових тварин у центральній заплаві р. Самари показав, що цей параметр у середньому складає 6,83–7,43 періода генерації навесні і 6,54–7,06 восени. При забрудненні ґрунту важкими металами тривалість життя тварин знижується. Зниження тривалості життя пов'язане з рівнем токсичного навантаження.

3.3. ЧИСЕЛЬНІСТЬ І РОЗМАЙТТЯ ТВАРИННОГО НАСЕЛЕННЯ ҐРУНТУ

За синекологічні характеристики комплексу ґрунтової мезофауни центральної заплави р. Самари обрані такі показники, як

Функціональне розмаїття мезофауни....

кількість видів, сумарна чисельність ґрунтових тварин на одиницю ґрунтової поверхні, сумарна біомаса, індекси Шеннона, Пілоу, Сімпсона і Бергера–Паркера як міри видового різноманіття угруповання. Критерієм вірогідності розходжень чисельності і біомаси тварин обрано критерій парних порівнянь Вілкоксона, що є непараметричною альтернативою t-критерієві для залежних вибірок. З часом концентрація важких металів у різних горизонтах ґрунтового профілю змінювалася. Однак, для стислості, варіанти експерименту з різними дозами внесених токсикантів у тексті позначені за початковими дозами у верхньому 10 см шарі як 2 ГДК і 5 ГДК.

Синекологічні характеристики тваринного населення центральної заплави в грудні 2003 року наведені в табл. 30. Чисельність ґрунтової мезофауни в цей період в умовах без забруднення (контроль) складала 760 і 840 екз./м² (з ізоляцією і без ізоляції відповідно, розходження не достовірні, $Z=0,55$, $p=0,58$), а біомаса – 57,99 і 48,77 г/м² (з ізоляцією і без ізоляції відповідно,

Таблиця 30

Синекологічні характеристики ґрунтової мезофауни центральної заплави р. Самара в умовах токсичного впливу важких металів (грудень 2003 року)

Рівень забруднення	NSp	A	B	H	E	S	BP
Ni 2 ГДК, без ізоляції	8	276	45,42	2,36	0,79	4,07	2,46
Ni 2 ГДК, ізоляція	11	288	41,64	2,83	0,82	5,43	3,00
Ni 5 ГДК, без ізоляції	10	152	27,16	2,93	0,88	6,39	4,75
Ni 5 ГДК, з ізоляцією	9	148	14,69	2,59	0,82	4,80	3,08
Pb 2 ГДК, без ізоляції	12	332	46,62	2,71	0,76	4,47	2,44
Pb 2 ГДК, ізоляція	13	268	37,13	2,80	0,76	4,69	2,58
Pb 5 ГДК, без ізоляції	10	196	35,28	2,70	0,81	4,87	2,72
Pb 5 ГДК, з ізоляцією	11	156	32,31	3,09	0,89	7,21	4,88
Контроль без ізоляції	15	840	57,99	2,30	0,59	2,57	1,64
Контроль з ізоляцією	17	760	48,77	2,38	0,58	2,58	1,64

NSp – кількість видів; A – щільність населення, екз./м²; B – біомаса, г/м²; H – індекс Шеннона, біт/вид; E – індекс Пілоу; S – індекс Сімпсона; BP – індекс Бергера–Паркера.

розходження не достовірні, $Z=1,37$, $p=0,17$). Забруднення ґрунту важкими металами спричинило зниження кількості ґрунтових тварин. При забрудненні ґрунту нікелем у концентрації 2 ГДК чисельність знизилася на 65–71% порівняно з контролем і склала 276 екз./м² (без ізоляції, $Z=2,25$, $p=0,03$) і 288 екз./м² (з ізоляцією, $Z=3,11$, $p=0,002$). Зміна кількості при ізоляції ґрунтового зразка в умовах забруднення ґрунту нікелем 2 ГДК порівняно з не ізольованим зразком є статистично не достовірною ($Z=1,68$, $p=0,093$). Порівняно з чисельністю, зниження біомаси відбулося в меншій мірі – на 24–27% і біомаса склала 45,42 г/м² (без ізоляції, $Z=2,43$, $p=0,015$) і 41,64 г/м² (з ізоляцією, $Z=3,06$, $p=0,02$). Розходження ізольованого і неізольованого зразків за біомасою при 2 ГДК не достовірні ($Z=1,36$, $p=0,17$).

Збільшення токсичного впливу нікелю до рівня 5 ГДК викликало значне зниження кількості ґрунтових тварин. Чисельність мезофауни зменшилася на 88 і 90% ($Z=3,29$, $p=0,000$; $Z=3,52$, $p=0,000$, без ізоляції і з ізоляцією відповідно), а біомаса – на 73 і 74% ($Z=3,3$, $p=0,000$; $Z=3,52$, $p=0,000$ без ізоляції і з ізоляцією відповідно). Розходження ізольованих і неізольованих зразків за чисельністю і біомасою не достовірні.

Забруднення ґрунту свинцем у кількості 2 ГДК спричиняє зниження чисельності ґрунтової мезофауни на 81 і 82% ($Z=2,84$, $p=0,005$; $Z=3,14$, $p=0,002$ без ізоляції і з ізоляцією відповідно), а біомаси – на 41–42% ($Z=2,25$, $p=0,03$; $Z=2,42$, $p=0,02$ без ізоляції і з ізоляцією відповідно). При концентрації свинцю 5 ГДК чисельність тварин зменшується на 89–93% ($Z=3,29$, $p=0,000$; $Z=3,48$, $p=0,000$ без ізоляції і з ізоляцією відповідно), а біомаса – на 82–83% ($Z=3,29$, $p=0,000$; $Z=3,38$, $p=0,000$ без ізоляції і з ізоляцією відповідно). Ізоляція в умовах забруднення на першому етапі проведення експерименту не була чинником, що впливав на розходження біомаси і чисельності тварин.

Кількість видів, виявлених при різних рівнях забруднення, й індекси різноманіття Шеннона, Пілоу, Сімпсона і Бергера–Паркера демонструють чітку залежність від рівня забруднення. У табл. 31 представлена кореляційна матриця індексів різноманіття і кількості ґрунтової мезофауни в грудні 2003 року. З таблиці чітко видно, що між кількістю видів, щільністю і біомасою з одного

боку й іншими показниками – з іншого, є негативний кореляційний зв'язок, у той час як індекси Шеннона, Пілоу, Сімпсона і Бергера–Паркера мають тісний позитивний зв'язок. З наростанням рівня забруднення видове багатство і чисельність ґрунтової фауни знижується, а значення індексів різноманіття збільшується. Забруднення спричиняє розвиток двох негативних процесів: це вибування з угруповання видів (зниження видового різноманіття)

Таблиця 31

Кореляційна матриця синекологічних характеристик ґрунтової мезофауни (грудень 2003 року, 1 місяць експозиції)

	NSp	A	B	H	E	S	BP
NSp	1	0,85	0,61	-0,32	-0,82	-0,6	-0,53
A		1	0,79	-0,71	-0,96	-0,84	-0,73
B			1	-0,53	-0,72	-0,65	-0,66
H				1	0,8	0,93	0,85
E					1	0,94	0,87
S						1	0,95
BP							1

Умовні позначки – див. табл. 30. У таблиці наведені тільки статистично достовірні коефіцієнти кореляції.

і зниження чисельності видів, особливо домінуючих. Зниження рівня домінування є більш інтенсивним процесом із зазначених двох, що виявляє себе через збільшення вирівняності угруповання як відповідь на токсичний вплив.

Чисельність ґрунтової фауни в центральній заплаві в природних умовах у квітні 2004 року складала 912 екз./м² (табл. 32). В ізольованих зразках відмічене статистично не достовірне збільшення кількості ґрунтової мезофауни до рівня 952 екз./м² ($Z=1,03$, $p=0,31$). Забруднення ґрунту важкими металами викликає зниження щільності ґрунтових тварин. Масштаби негативного впливу токсикантів на педобіонтів залежать від інтенсивності впливу. При рівні забруднення ґрунту нікелем 2 ГДК відбувається зниження кількості мезофауни до 600 екз./м² ($Z=2,26$, $p=0,02$), а в умовах ізоляції зразків – до 520 екз./м² ($Z=2,57$, $p=0,01$). Щільність ґрунтових тварин при

Таблиця 32

Синекологічні характеристики ґрунтової мезофауни центральної заплави р. Самара в умовах токсичного впливу важких металів (квітень 2004 року)

Рівень забруднення	NSp	A	B	H	E	S	BP
Ni 2 ГДК, без ізоляції	15	600	36,69	2,24	0,57	2,11	1,47
Ni 2 ГДК, ізоляція	16	520	26,52	2,62	0,65	2,96	1,76
Ni 5 ГДК, без ізоляції	18	184	26,44	3,82	0,92	10,37	4,18
Ni 5 ГДК, з ізоляцією	18	412	25,02	3,18	0,76	3,18	1,84
Pb 2 ГДК, без ізоляції	15	556	50,51	2,85	0,73	4,10	2,17
Pb 2 ГДК, ізоляція	13	256	23,44	3,14	0,85	6,08	2,91
Pb 5 ГДК, без ізоляції	16	216	29,27	3,52	0,88	8,19	3,60
Pb 5 ГДК, з ізоляцією	18	204	22,97	3,35	0,80	5,55	2,55
Контроль без ізоляції	18	912	47,91	2,16	0,52	2,20	1,50
Контроль з ізоляцією	21	952	47,30	2,50	0,58	2,51	1,61

Умовні позначки – див. табл. 30.

рівні забруднення нікелем 5 ГДК складає 184 екз./м² ($Z=2,02$, $p=0,04$) і 412 екз./м² ($Z=2,81$, $p=0,005$) без ізоляції і з ізоляцією ґрунтових зразків відповідно.

Аналогічна закономірність спостерігається в зміні біомаси мезофауни. Максимальна біомаса характерна для контрольних ділянок – 47,91 і 47,30 г/м² у зразках з ізоляцією і без ізоляції відповідно. Статистично достовірне зниження біомаси угруповання ґрунтових тварин відбувається при забрудненні ґрунту нікелем у кількості 2 ГДК – 26,52 г/м² ($Z=1,93$, $p=0,05$) і 36,69 г/м² ($Z=2,1$, $p=0,04$) у зразках з ізоляцією і без ізоляції відповідно. Зростання забруднення ґрунту нікелем до 5 ГДК спричиняє зменшення біомаси ґрунтових тварин у 2–3 рази (до рівня 25,02–26,44 г/м²).

В умовах забруднення ґрунту свинцем також спостерігається зниження біомаси ґрунтової мезофауни, але розходження біомаси між ділянками з різними рівнями забруднення не значні. Біомаса при забрудненні свинцем складає 23–29 г/м² і тільки при рівні забруднення 2 ГДК в умовах без ізоляції біомаса мезофауни складає 50,51 г/м². Таким чином, між рівнем забруднення ґрунту важкими металами і біомасою ґрунтових тварин є зв'язок, але цей зв'язок не є лінійним при всіх діапазонах рівнів забруднення.

Таблиця 33

Кореляційна матриця синекологічних характеристик ґрунтової мезофауни (квітень 2004 року)

	NSp	A	B	H	E	S	BP
NSp	1,00	0,42			-0,27		
A		1,00	0,82	-0,87	-0,93	-0,78	-0,78
B			1,00	-0,65	-0,67	-0,49	-0,49
H				1,00	0,97	0,90	0,90
E					1,00	0,90	0,90
S						1,00	1,00
BP							1,00

Умовні позначки – див. табл. 30. У таблиці наведені тільки статистично достовірні коефіцієнти кореляції.

Комплекс ґрунтової фауни як система може пристосовуватися до стресового впливу забруднення таким чином, щоб стабілізуватися й у меншій мірі реагувати на зовнішній вплив, що і спостерігається в ситуації з забрудненням ґрунту свинцем.

Кількість видів у угрупованні у квітні 2004 року не має чіткого й однозначного зв'язку з рівнем забруднення. Відносно високий рівень видової кількості характерний для контрольних умов, де виявлений 18–21 вид ґрунтових тварин. Загальний рівень видового багатства для експериментальної ділянки в умовах забруднення перебуває в межах 15–18 видів. Тільки при рівні забруднення ґрунту свинцем 2 ГДК при ізоляції виявлено 13 видів тварин.

У табл. 33 наведена кореляційна матриця індексів різноманіття і кількості ґрунтової мезофауни в квітні 2004 року. Ця матриця якісно не відрізняється від тієї, котра обчислена для початкового етапу експерименту в грудні 2003 року. Однак коефіцієнти кореляції числа видів з індексами різноманіття значно менші за абсолютним значенням, що свідчить про послаблення зв'язку. З іншого боку, позитивні коефіцієнти кореляції між індексами різноманіття збільшилися за абсолютним значенням. Таким чином, до квітня в експериментальних умовах відбувся добір толерантних до обраного рівня забруднення видів тварин і видове багатство стабілізувалося на визначеному рівні. Основні перебудови в угрупованні у відповідь на забруднення торкаються кількісного

аспекту чисельності окремих видів. При цьому особливо чутливими виявляються домінантні види.

Чутливість структури домінування до забруднення простежується при порівнянні чутливості різних індексів у відповідь на забруднення. Варто згадати, що видове багатство, індекс Шеннона, індекс Сімпсона й індекс Бергера–Паркера являють собою ентропії розподілу видів нульового, першого, другого порядку і порядку, що прагне до нескінченності. Кожний з цих показників відбиває певний аспект різноманіття, при цьому цей аспект у зазначеному порядку розташування індексів все більше уваги приділяє домінантним видам, а менше – рідкісним.

Індекси різноманіття Шеннона і Пілоу демонструють мінливість, що визначається значною мірою випадковими причинами, а в меншому ступені – рівнем забруднення. Індекс Шеннона варіює в межах 2,88–3,68 біт/вид, а індекс Пілоу в межах 0,70–0,87. При рівнях забруднення 5 ГДК як нікелем, так і свинцем, значення індексу Шеннона трохи вище контрольних, а при 2 ГДК – трохи нижче. Однак цю варіабельність не можна визнати закономірною. Відсутність чіткого зв'язку між мінливістю індексів різноманіття Шеннона і Пілоу із забрудненням ґрунту важкими металами в обраному діапазоні концентрацій свідчить про стійкість до забруднення такого аспекту структури угруповання ґрунтових тварин, як розмаїтість. На ранніх етапах токсикогенної динаміки угруповання (листопад–грудень 2003 року) між рівнем забруднення й індексами різноманіття спостерігається виразна залежність, а навесні така залежність є досить нечіткою. Подібна залежність спостерігається не тільки у випадку з розмаїтістю ґрунтових тварин, а і з розмаїтістю ґрунтової мікрофлори в умовах токсичного впливу важких металів. При рівні забруднення ґрунту кадмієм 50 мкг/г спостерігалось зниження різноманіття ґрунтової мікрофлори, що характеризувалось індексом Шеннона, а при наростанні забруднення до 250 мкг/г відбувалося відновлення значень індексу до контрольного рівня [176]. Тому індекси різноманіття можуть розглядатися як сигнал перебудов організації угруповання на ранніх етапах реакції на токсичний вплив, а не як міра пертурбації угруповання.

Більш виразну картину реакції на забруднення демонструють індекси Сімпсона і Бергера–Паркера. Індекс Сімпсона в умовах забруднення збільшується на 38–96%, а індекс Бергера–Паркера – на 15–57%.

Таким чином, угруповання ґрунтових тварин демонструє різну мінливість своїх синекологічних характеристик узимку і навесні у відповідь на забруднення. Ця мінливість може розглядатися як міра стійкості угруповання. Навесні відхилення синекологічних характеристик від контрольного рівня значно менші або й відсутні порівняно з зимовими. Причин цього явища може бути кілька. Узимку, на першій фазі проведення експерименту, угруповання зазнає гострого токсичного навантаження. Навесні токсичний вплив стає вже хронічним. Відповідь живої системи на гострий вплив завжди більш динамічний, ніж на хронічний. Концентрація токсичних речовин знижується навесні порівняно з початковим рівнем забруднення узимку через горизонтальну і вертикальну міграцію токсичних речовин по профілю ґрунту. Узимку токсичний вплив здійснюється на фоні несприятливих умов навколишнього середовища. Навесні відбувається період активного зростання і розвитку ґрунтових тварин, що значно підсилює захисні механізми угруповання.

У жовтні 2004 року у центральній заплаві чисельність ґрунтових тварин складала 900 екз./м² (табл. 34). В експериментальному зразку при ізоляції чисельність тварин нижча і склала 788 екз./м². Критерій Вілкоксона не дозволяє це розходження розглядати як достовірне ($Z=1,37$, $p=0,17$), але можна про цю зміну говорити як про виражену тенденцію.

При забрудненні ґрунту нікелем і свинцем, навіть практично через рік експерименту, щільність населення тварин була істотно нижчою, ніж у контролі. При забрудненні ґрунту нікелем у кількості 2 ГДК щільність населення знизилася до рівня 608 і 700 екз./м² без ізоляції і з ізоляцією відповідно. Ці значення вірогідно не відрізняються від контрольних ($Z=1,44$, $p=0,15$; $Z=0,85$, $p=0,39$), однак при зростанні забруднення ця тенденція набуває вірогідності. При забрудненні ґрунту нікелем 5 ГДК щільність населення ґрунтових тварин складає 476 і 452 екз./м² (без ізоляції

Таблиця 34

Синекологічні характеристики ґрунтової мезофауни центральної заплави р. Самара в умовах різного токсичного впливу важких металів (жовтень 2004 року)

Рівень забруднення	NSp	A	B	H	E	S	BP
Ni 2 ГДК, без ізоляції	21	608	40,82	3,14	0,71	4,40	2,24
Ni 2 ГДК, ізоляція	22	700	41,67	2,78	0,62	3,04	1,79
Ni 5 ГДК, без ізоляції	22	476	33,68	3,27	0,73	5,28	2,64
Ni 5 ГДК, з ізоляцією	21	452	42,96	3,00	0,68	3,74	2,02
Pb 2 ГДК, без ізоляції	23	476	54,38	3,40	0,75	5,58	2,64
Pb 2 ГДК, ізоляція	15	428	55,25	2,93	0,75	4,63	2,43
Pb 5 ГДК, без ізоляції	21	356	42,69	3,20	0,73	4,71	2,34
Pb 5 ГДК, з ізоляцією	21	344	59,89	3,41	0,78	5,84	2,77
Контроль без ізоляції	32	900	55,80	3,05	0,61	3,18	1,81
Контроль з ізоляцією	22	788	50,89	2,76	0,62	2,98	1,76

Умовні позначки – див. табл. 30.

і з ізоляцією відповідно), що вірогідно нижче, ніж у контролі ($Z=2,24$, $p=0,03$; $Z=1,96$, $p=0,05$).

При забрудненні ґрунту свинцем у кількості 2 ГДК щільність населення знизилася до рівня 476 і 428 екз./м² без ізоляції і з ізоляцією відповідно. Ці значення вірогідно відрізняються від контрольних значень ($Z=2,40$, $p=0,02$; $Z=2,29$, $p=0,02$). При забрудненні ґрунту свинцем 5 ГДК щільність населення ґрунтових тварин складає 356 і 344 екз./м² (без ізоляції і з ізоляцією відповідно), що вірогідно нижче, ніж у контролі ($Z=3,51$, $p=0,00$; $Z=2,44$, $p=0,02$).

У кожній парі експериментальних умов забруднення фактор ізоляції статистично не достовірний і зниження щільності населення тварин при ізоляції має характер тенденції.

У жовтні 2004 року біомаса ґрунтової мезофауни в центральній заплаві р. Самара в контрольних умовах склала 55,8 г/м², а в умовах ізоляції зразка – 50,89 г/м². Розходження статистично не достовірні

($Z=0,39$, $p=0,69$). При забрудненні ґрунту нікелем 2 ГДК біомаса вірогідно знижується до рівня 40,82 г/м² ($Z=1,75$, $p=0,08$). Розходження зразків з ізоляцією при тім же рівні забруднення не достовірні ($Z=1,13$, $p=0,29$). Зниження біомаси при рівні забруднення ґрунту нікелем 5 ГДК вірогідно як для зразків без ізоляції, так і з ізоляцією ($Z=1,94$, $p=0,05$; $Z=2,28$, $p=0,02$). При забрудненні ґрунту свинцем достовірно зниження біомаси ґрунтових тварин зареєстроване тільки для варіанта 5 ГДК без ізоляції ($Z=2,54$, $p=0,01$).

Кількість видів у групуванні ґрунтових тварин у жовтні 2004 року трохи вища, ніж у квітні. Видове багатство не має чіткого й однозначного зв'язку з рівнем забруднення. Відносно високий рівень кількості видів характерний для контрольних умов без ізоляції, де виявлено 32 види ґрунтових тварин. Загальний рівень видового багатства для експериментальної ділянки в умовах забруднення складає 21–23 види. Тільки при рівні забруднення ґрунту свинцем 2 ГДК при ізоляції виявлено 15 видів тварин.

При розгляді зміни індексу Шеннона з урахуванням фактора ізоляції формується чітка картина: зі зростанням забруднення індекс збільшується. При цьому у варіанті без ізоляції загальний рівень різноманіття вищий, а розходження між рівнями забруднення – менше, ніж у варіантах з ізоляцією.

У табл. 35 наведена матриця коефіцієнтів кореляції індексів різноманіття і кількості угруповання ґрунтових безхребетних у жовтні 2004 року. Порівняння цієї матриці з кореляційною матрицею, отриманою для ситуації в квітні, показує, що вони статистично вірогідно не відрізняються (порівняння проведене за допомогою SEPATН-аналізу на основі статистики генералізованих найменших квадратів [150; 251], $\chi^2=12,82$, $p=0,91$). Порівняння кореляційної матриці жовтня і квітня не підтверджує гіпотези про їх відмінність ($\chi^2=12,82$, $p=0,94$), так само, як немає відмінності між матрицями грудень–квітень – $\chi^2=13,36$, $p=0,92$. Одночасне порівняння трьох матриць також свідчить про їх рівність – $\chi^2=24,54$, $p=0,99$. Таким чином, протягом часу проведення експерименту характер кількісного взаємозв'язку між синекологічними характеристиками ґрунтової мезофауни центральної заплави не змінювався й у якісному відношенні система не зазнала змін. Це

свідчить про толерантність комплексу ґрунтових тварин до токсичного впливу в обраному діапазоні рівнів забруднення.

У таблиці 36 показана консолідована матриця коефіцієнтів кореляції синекологічних характеристик ґрунтової мезофауни, одержана як результат SEPATH-аналізу трьох кореляційних матриць грудня, квітня і жовтня. Зміни синекологічних характеристик, що відбувалися протягом року, обумовлені сезонними

Таблиця 35

Кореляційна матриця синекологічних характеристик ґрунтової мезофауни (жовтень 2004 року)

	NSp	A	B	H	E	S	BP
NSp	1,00	0,67			-0,52		-0,31
A		1,00		-0,59	-0,90	-0,80	-0,80
B			1,00				
H				1,00	0,77	0,90	0,86
E					1,00	0,95	0,96
S						1,00	0,99
BP							1,00

Умовні позначки – див. табл. 30. У таблиці наведені тільки статистично достовірні коефіцієнти кореляції.

коливаннями структури тваринного населення ґрунту і токсичним впливом. Кількість видів і чисельність населення тісно позитивно пов'язані. Немає достовірного зв'язку між кількістю видів і біомасою. Ці особливості свідчать про те, що кількість видів змінюється в основному за рахунок дрібних видів тварин, біомаса яких мала. Між показниками різноманіття – кількістю видів та індексами різноманіття – існує позитивний кореляційний зв'язок. Стосовно числа видів, сила зв'язку убуває в ряді – індекс Шеннона, індекс Сімпсона, індекс Бергера–Паркера. Цей кількісний результат є наслідком властивостей зазначених індексів. Їх чутливість у зазначеній послідовності змінюється від безлічі рідкісних видів до оцінки кількісної участі в угрупованні доміантних видів. Вирівняність за Пілоу інваріантна до числа видів за визначенням. Індекс Пілоу має зворотний кореляційний зв'язок з чисельністю і біомасою угруповання ґрунтових тварин. Таким чином, зміна

чисельності і біомаси угруповання ґрунтових тварин відбувається не за рахунок пропорційної зміни усіх видів угруповання, а за рахунок пріоритетної зміни більш чисельних видів. Однак індекс Бергера–Паркера не має зв'язку ні з показниками кількості ґрунтової фауни, ні з вирівняністю угруповання. Отже, істотний внесок у динаміку угруповання вносять не тільки види-домінанти. Індекс Сімпсона має тісний позитивний зв'язок з індексом Бергера–Паркера, що вказує на його високу чутливість до ролі доміантних видів.

Таблиця 36

Консолідована кореляційна матриця синекологічних характеристик ґрунтової мезофауни (грудень 2003–жовтень 2004 року)

	NSp	A	B	H	E	S	BP
NSp	1,00	0,64		0,81		0,64	0,50
A		1,00	0,63		-0,81		
B			1,00		-0,53		
H				1,00		0,85	0,63
E					1,00		
S						1,00	0,92
BP							1,00

Умовні позначки – див. табл. 30. У таблиці наведені тільки статистично достовірні коефіцієнти кореляції.

Таким чином, застосування ряду індексів різноманіття до аналізу тваринного населення дозволяє одержати інформацію про різні аспекти структури угруповання. Це особливо актуально, тому що токсичний вплив на угруповання має складний характер і для його адекватного діагнозу необхідний множинний підхід із застосуванням індикативних показників, роль і значення яких є визначеними.

3.4. БІОЛОГІЧНА АКТИВНІСТЬ ҐРУНТІВ

3.4.1. Біологічна активність ґрунтів в умовах забруднення важкими металами

Важкі метали істотно впливають на чисельність, видовий склад і життєдіяльність ґрунтової мікробіоти [127; 179]. Більшість важких металів у підвищених концентраціях інгібують активність ферментів у ґрунтах: амілази, дегідрогенази, уреазы, інвертази, каталази [30; 70]. Іноді низькі концентрації металів призводять до слабкої стимулювальної дії на активність ферментів [63].

Безліч ферментів, вироблених мікроорганізмами, рослинами і тваринами, можуть різний час існувати екстрацелюлярно в ґрунті. Час активності ферментів у ґрунті залежить від безлічі факторів зовнішнього середовища [370]. Таким чином, не можна вплив на біологічну активність ґрунтів токсичними речовинами інтерпретувати як вплив тільки на мікроорганізми. Ґрунтові ферменти надають важливу інформацію про функціонування в ґрунті процесів розкладання органічної речовини. До складу цих ферментів належать уреазы, які каталізують гідроліз сечовини в CO_2 і NH_3 ; фосфатази, що каталізують гідроліз фосфорних ефірів і ангідридів; арилсульфатази, що каталізують гідроліз арилсульфатних іонів; амідази, що каталізують гідроліз кислот амідів з виділенням NH_3 ; амілази, ферменти, що каталізують гідроліз крохмалю і глікогену; дегідрогенази, група ферментів, що каталізують дегідрогенізацію безлічі органічних сполук. Жоден із зазначених ферментів не відбиває повною мірою реакцію біологічної активності ґрунтів на токсичний вплив [370].

У роботі [231] була використана целофанова плівка для оцінки впливу свинцю на целюлолітичну активність ґрунту. Після експозиції 30 днів було відмічене зниження активності на 23% при рівні забруднення ґрунту 1000 мкг/г, а при рівні забруднення 500 мкг/г ефекту не спостерігалось. У роботі [247] вивчався вплив свинцю на мінералізацію азоту в різних ґрунтах, що відрізнялися рН, вмістом глинистих фракцій і органічної речовини. Зниження швидкості мінералізації азоту відмічене при концентрації свинцю 1035 мкг/г. Свинець впливає і на мінералізацію вуглецю в ґрунті [142]. У роботі [288] була зроблена спроба порівняти

токсичність двох форм свинцю (ацетат і нітрат) на активність ґрунтових кислот і лужних фосфатаз. Дві форми мали однаковий ефект на активність фосфатаз при концентрації свинцю 5175 мкг/г у ґрунтах з низьким рН і низьким вмістом органічної речовини і глинистих фракцій. Тільки ацетат свинцю інгібував активність фосфатаз у ґрунтах з високою кількістю органіки і глинистих фракцій. У роботі [172] оцінений вплив свинцю на ґрунтове дихання і активність дегідрогеназ. Після експозиції 24 години дихання у піщаних ґрунтах (рН 5,7, вміст органічної речовини – 3%) було знижене при вмісті свинцю 750 мкг/г – найменша випробувана концентрація. Активність дегідрогенази при цій концентрації не змінилася. В іншому піщаному ґрунті (рН 5,4, вміст органічної речовини 6,7%) активність дегідрогенази була інгібована при концентрації свинцю 1500 мкг/г, але не змінилася при 750 мкг/г протягом експозиції 24 години. Дихання не було піддано впливові. У глинистому ґрунті активність дегідрогенази інгібувалася при концентрації свинцю 375 мкг/г. Концентрація свинцю в ґрунті 900 мкг/г розглядається як контрольна точка, після якої найбільш імовірно екологічно значимі наслідки [182].

Концентрація нікелю в ґрунті 30 мкг/г може знизити активність дегідрогеназ на 39% [327]. Концентрації нікелю від 50 до 750 мкг/г і вище здатні знижувати міцелярне зростання ґрунтових грибів [127]. У роботах [192; 193] оцінений вплив оксиду [192] і сульфату [193] нікелю на мінералізацію азоту і вуглецю. Після 42 діб інкубації ґрунтове дихання (мінералізація вуглецю) було знижене в ґрунті, що містить 10 мкг/г нікелю у формі сульфату. Мінералізація азоту зазнала впливу нікелю при концентрації 100 мкг/г. Ґрунтове дихання знижувалося при концентрації нікелю 50 мкг/г у формі оксиду і мінералізація азоту змінювалася при 1000 мкг/г. Рівень вмісту нікелю в ґрунті 90 мкг/г встановлено як екологічно значима критична точка [182].

При вивченні впливу важких металів на біохімічну активність у польових умовах знайти закономірний взаємозв'язок значно важче, ніж у модельних експериментах. Це багато в чому відбувається завдяки високій варіабельності природного середовища. У результаті в деяких роботах не виявлено достовірних змін у нітрифікуючих й азотфіксувальних активностях, виділення CO_2 ,

активності ряду ферментів навіть при значному вмісті важких металів у ґрунті [329; 395]. З іншого боку, відзначається, що активність азотфіксації може значною мірою пригнічуватися важкими металами [69], інші процеси циклу азоту слабкіше інгібуються цими елементами [129; 409]. Показано зниження активності азотфіксації в ґрунтах під хвойними лісами при дії міді, нікелю і цинку [34], у дерено-підзолистих, торф'яно-глеєвих ґрунтах і чорноземі типовому при дії кадмію і ртуті [31; 69; 96]. Свинець давав менш помітний ефект, а в малих концентраціях навіть стимулював азотфіксацію [109].

3.4.2. Динаміка протеолітичної активності ґрунту

Через тиждень після початку експерименту протеолітична активність контрольної ділянки без ізоляції склала 44% від поверхні активного шару, а ділянки з ізоляцією – 42% (рис. 9.). Розходження статистично не достовірні. При забрудненні ґрунту нікелем у кількості 2 ГДК відбувається зниження протеолітичної активності ґрунту до рівня 34–36%. Наростання забруднення до рівня 5 ГДК спричиняє ще значніше гальмування протеолітичної активності – до рівня 21–24%. Рівень забруднення ґрунту свинцем 2 ГДК не спричиняє достовірних відхилень протеолітичної активності ґрунту від контролю. Активність складає 41–42%. Але при рівні забруднення 5 ГДК зниження активності є достовірним і складає 33–35%.

Місяць по тому рівень активності в контрольних умовах вірогідно не відрізнявся від активності на початку експерименту і склав 44%. При забрудненні ґрунту 2 ГДК як нікелем, так і свинцем, достовірних відхилень від контрольного рівня не відзначено. Більш значне забруднення викликає зниження протеолітичної активності. При концентрації 5 ГДК нікелю в ґрунті зниження відбулося до рівня 34–36%, а свинцю – 38–39%. Таким чином, протягом першого місяця експерименту під впливом токсичного забруднення ґрунту важкими металами відбувається зниження протеолітичної активності, а потім відбувається поступове її відновлення до початкового рівня. Принципово відмінна картина спостерігається навесні, коли основною тенденцією зміни протеолітичної активності є її зростання під впливом важких металів.

Функціональне розмаїття мезофауни...

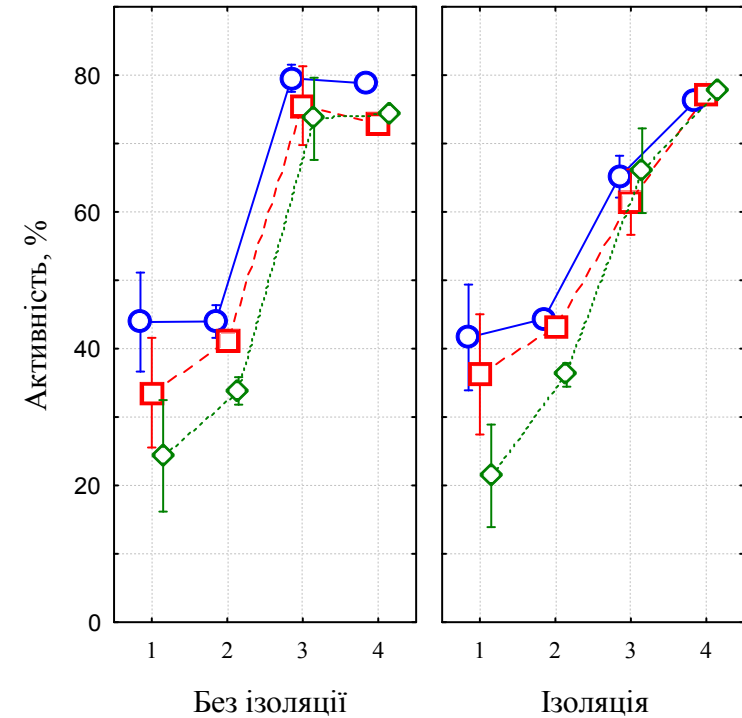


Рис. 9. Динаміка протеолітичної активності ґрунту в умовах експериментального забруднення ґрунту нікелем. Активність наведено в % від поверхні субстрату. Умовні позначки: \circ – Контроль; \square – 2 ГДК; \diamond – 5 ГДК; по осі абсцис: 1 – листопад 2003 року; 2 – грудень 2003 року; 3 – квітень 2004 року; 4 – жовтень 2004 року.

У квітні 2004 року при рівні забруднення ґрунту нікелем 2 ГДК протеолітична активність знижується на 5,04% (без ізоляції) і 5,7% (з ізоляцією). При концентрації нікелю в ґрунті 5 ГДК активність знижується порівняно з контролем без ізоляції 7,45% і не змінюється порівняно з контролем за умов ізоляції. При концентрації свинцю 2 ГДК зростання активності відбувається на 3,22 і 10,39% (без ізоляції і з ізоляцією відповідно), а при 5 ГДК за умов без

ізоляції зниження становить 5,63% порівняно з контролем, а за умов ізоляції зростання відбувається на 5,05%. У характері відхилення значень протеолітичної активності навесні дуже важко визначити одну спрямовану тенденцію. При забрудненні ґрунту нікелем відбувається зниження активності, при цьому чим більший рівень забруднення, тим більшого пресингу зазнає протеолітична активність. Але при високому рівні забруднення (5 ГДК) за умов ізоляції на протидію зазначеній тенденції відбувається зростання активності. При забрудненні ґрунту свинцем відбувається зростання активності і це зростання залежить від рівня забруднення. Але при рівні забруднення 5 ГДК без ізоляції спостерігається зниження активності. Очевидно, протеолітична активність є відображенням не одного, а декількох процесів, що відбуваються у ґрунті.

У жовтні 2004 року максимальні рівні протеолітичної активності спостерігалися в умовах ізоляції ґрунтових зразків при забрудненні ґрунту свинцем – 2 і 5 ГДК (рис. 10). У цих умовах активність складала 82% від поверхні пластинки. У контрольних умовах в ізольованих зразках активність була нижча (76%), ніж у зразках без ізоляції (79%). Варіанти без ізоляції при забрудненні ґрунту свинцем не відрізнялися від контрольних. При забрудненні ґрунту нікелем у цілому показники протеолітичної активності були нижчими від контрольних зразків. При цьому в ізольованих зразках спостерігалася виражена тенденція збільшення протеолітичної активності.

Таким чином, між рівнем забруднення і протеолітичною активністю немає простого однозначного зв'язку. Протеолітична активність ґрунту є інтегративним показником, що охоплює результати різних ґрунтових процесів. Протеолітичні ферменти продукуються живими організмами, тому, чим більша біомаса ґрунтового населення, тим більшої активності ґрунту варто очікувати. Однак джерелом ферментів може бути мертва органіка, тому процес, зворотний зростанню біомаси – смертність – також може викликати збільшення протеолітичної активності, у зв'язку з чим розуміння закономірностей зміни протеолітичної активності ґрунту можливе в більш широкому контексті, у тому числі відносно такого важливого компонента ґрунтового угруповання, як тваринне населення.

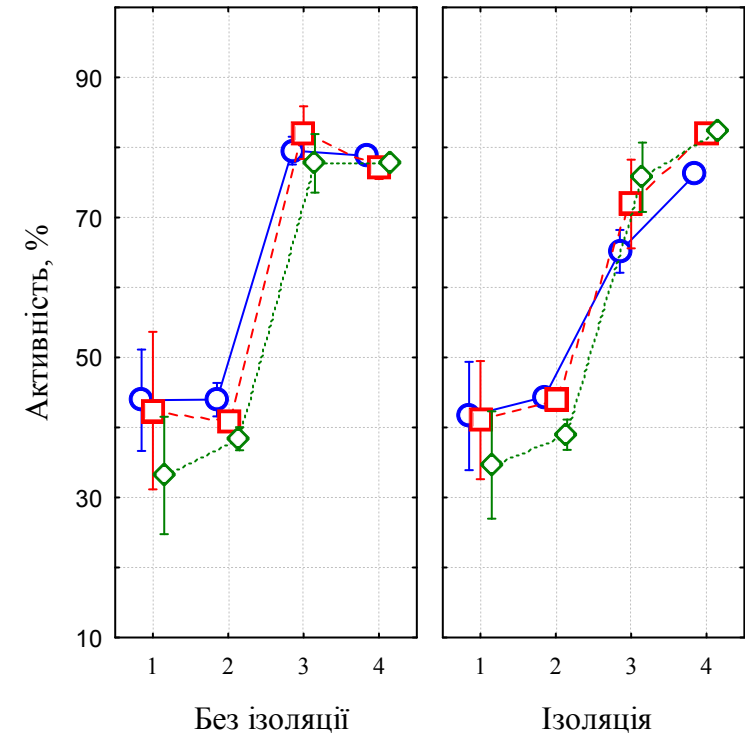


Рис. 10. Динаміка протеолітичної активності ґрунту в умовах експериментального забруднення ґрунту свинцем. Активність наведено в % від поверхні субстрату. Умовні позначки: див. рис. 9.

Як у випадку з нікелем, так і у випадку зі свинцем ізоляція зразків спричиняє зміни характеру динаміки протеолітичної активності в ґрунті центральної заплави. Пізньої осені й узимку протеолітична активність у цілому нижча, ніж навесні й у першу половину осені. Однак навесні протеолітична активність в умовах ізоляції набагато нижча, ніж без ізоляції. При забрудненні ґрунту нікелем без ізоляції рівень протеолітичної активності в контрольних ділянках завжди вищий, ніж в умовах забруднення, а при забрудненні 2 ГДК – вищий, ніж при 5 ГДК. Тільки восени

2004 року розходження активності ґрунту при забрудненні 2 ГДК і 5 ГДК практично не було. При ізоляції розходження в контрольних і забруднених зразках зникають уже навесні 2004 року. При забрудненні ґрунту свинцем зниження протеолітичної активності відбувається восени й узимку 2003 року, тобто на початковій фазі експерименту. В умовах експерименту без ізоляції активність у контролі і при забрудненні стає практично однаковою весною. А в умовах ізоляції, навпаки, при забрудненні спостерігається активізація протеолітичної активності.

Таблиця 37

Дисперсійний аналіз впливу ізоляції, рівня та часу забруднення нікелем на протеолітичну активність ґрунту

Фактори	СК	СС	СКЕ	F	р-рівень
Постійна	275,7	1,00	275,70	13610,6	0,00
Час	30,73	3,00	10,24	505,76	0,00
Забруднення	1,02	2,00	0,51	25,21	0,00
Ізоляція	0,13	1,00	0,13	6,57	0,01
Час*Забруднення	0,88	6,00	0,15	7,23	0,00
Час*Ізоляція	0,75	3,00	0,25	12,37	0,00
Забруднення*Ізоляція	0,06	2,00	0,03	1,51	0,22
Час*Забруднення*Ізоляція	0,09	6,00	0,01	0,72	0,64
Помилка	18,05	891,0	0,02	—	—

Умовні позначки: СК – сума квадратів; СС – ступені свободи; СКЕ – середній квадрат ефекту; F– F-значення

Дисперсійний аналіз факторів, що впливають на протеолітичну активність, наведений у табл. 37 і 38. Як в умовах забруднення ґрунту нікелем, так і свинцем, досліджувані фактори – рівень забруднення, час і умова проведення експерименту (з ізоляцією і без ізоляції) роблять статистично достовірним вплив на протеолітичну активність ґрунту.

3.4.3. Динаміка целюлозолітичної активності

Мікробіологічна деструкція целюлози і рослинних матеріалів, що містять целюлозу, у ґрунті є одним з центральних процесів, проведених ґрунтовими мікроорганізмами [118]. Целюлозолітична активність ґрунтової мікробіоти стосовно біополімерів характеризує “агресивність” ґрунту як середовище існування рослин. Збільшення целюлозолітичної активності ґрунтів корелює зі зниженням ґрунтової родючості і збільшенням фітопатогенних влас-

Таблиця 38

Дисперсійний аналіз впливу ізоляції, рівня та часу забруднення свинцем на протеолітичну активність ґрунту

Фактор	СК	СС	СКЕ	F	р-рівень
Постійна	316,77	1,00	316,7	14604,6	0,00
Час	30,82	3,00	10,27	473,59	0,00
Забруднення	0,13	2,00	0,06	2,88	0,06
Ізоляція	0,05	1,00	0,05	2,30	0,13
Час*Забруднення	0,49	6,00	0,08	3,75	0,00
Час*Ізоляція	0,46	3,00	0,15	7,02	0,00
Забруднення*Ізоляція	0,14	2,00	0,07	3,15	0,04
Час*Забруднення*Ізоляція	0,11	6,00	0,02	0,85	0,54
Помилка	19,41	895,0	0,02	—	—

Умовні позначки: СК – сума квадратів; СС – ступені свободи; СКЕ – середній квадрат ефекту; F– F-значення

тивостей ґрунту [108]. Важливим завданням є вивчення зміни целюлозолітичної активності ґрунту в умовах його забруднення важкими металами і ролі у цьому процесі ґрунтових тварин.

Вже на першому етапі експерименту відмічена реакція целюлозолітичної активності ґрунтів на забруднення важкими металами (рис. 11 і 12). У цілому, це підвищення активності. У листопаді 2003 року при рівні забруднення ґрунту свинцем 2 ГДК целюлозолітична активність практично не змінилася порівняно з

контролем, як в умовах ізоляції, так і без ізоляції. При рівні забруднення 5 ГДК відмічене зростання активності порівняно з контролем на 22% (без ізоляції) і 35% (з ізоляцією). Нікель сильніше впливає на целюлозолітичну активність. При забрудненні ґрунту нікелем 2 ГДК активність зростає на 12 і 26% (без ізоляції і з ізоляцією відповідно), а при 2 ГДК – на 46 і 50% (без ізоляції і з ізоляцією відповідно). В усіх варіантах ізоляція спричиняє сильніше відхилення активності ґрунту від контрольних значень.

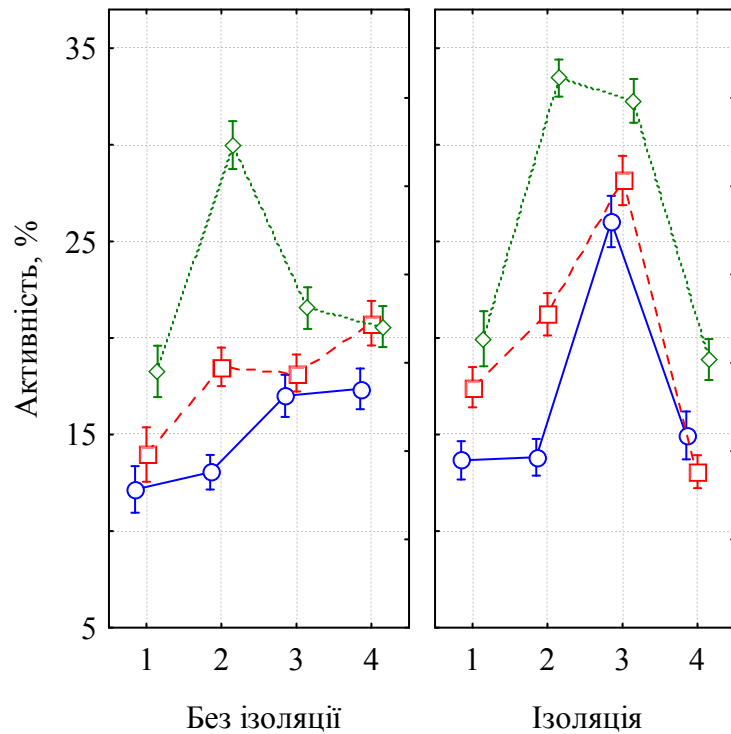


Рис. 11. Динаміка целюлозолітичної активності ґрунту в умовах експериментального забруднення ґрунту нікелем. Активність наведено в % від поверхні субстрату. Умовні позначки: див. рис. 9.

Місяць по тому експерименту, в грудні 2003 року спостерігалося зростання токсикогенної реакції целюлозолітичної активності ґрунту. Збільшилась амплітуда відхилень від контрольних значень при забрудненні ґрунту нікелем і свинцем. Ступінь відхилення залежить від дози забруднення ґрунту.

У квітні 2004 року природний рівень целюлозолітичної активності зростає порівняно з активністю пізньої осені й узимку. При умовах ізоляції зразків відмічене різке зростання активності

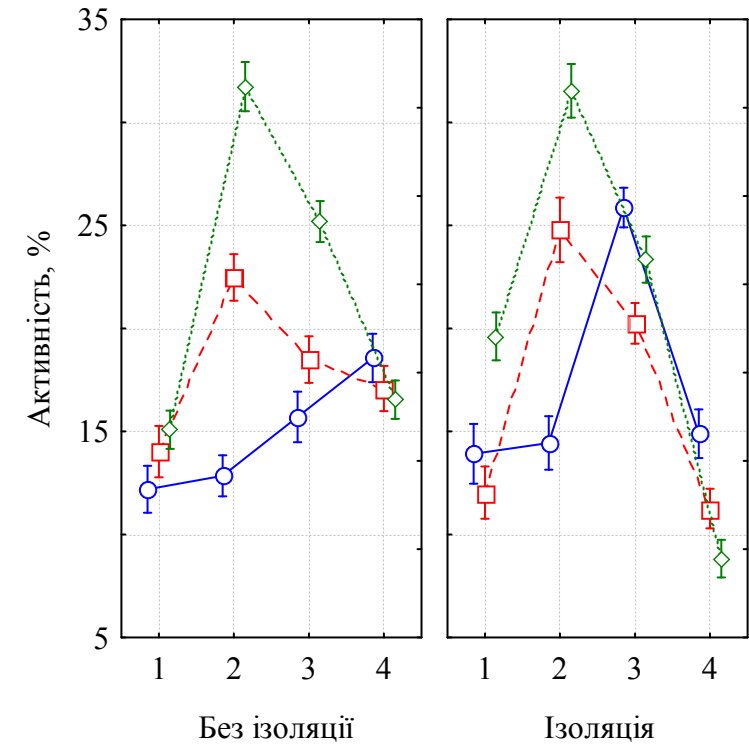


Рис. 12. Динаміка целюлозолітичної активності ґрунту в умовах експериментального забруднення ґрунту свинцем. Активність наведено в % від поверхні субстрату. Умовні позначки: див. рис. 9.

порівняно зі зразками без ізоляції. У варіантах із внесенням важких металів відбулося зниження целюлозолітичної активності порівняно зі сплеском на перших етапах експерименту. Однак активність у забруднених ділянках усе-таки вища, ніж у контрольних. Виняток складає варіант із внесенням свинцю при ізоляції. У цьому випадку активність варіанта без забруднення набагато вища активності в забруднених ділянках.

У жовтні 2004 року розходження між варіантами експерименту в ряді випадків стерті. При забрудненні нікелем без ізоляції активність контрольної ділянки нижча, ніж забруднених. Однак між рівнями 2 ГДК і 5 ГДК розходжень практично немає. В умовах ізоляції

Таблиця 39

Дисперсійний аналіз впливу ізоляції, рівня та часу забруднення нікелем на целюлозолітичну активність ґрунту центральної заплави

Фактор	СК	СС	СКЕ	F	р-рівень
Постійна	35,48	1,00	35,48	30239,2	0,00
Час	0,91	3,00	0,30	259,59	0,00
Забруднення	1,07	2,00	0,54	458,06	0,00
Ізоляція	0,16	1,00	0,16	133,92	0,00
Час*Забруднення	0,51	6,00	0,09	72,74	0,00
Час*Ізоляція	0,58	3,00	0,19	164,10	0,00
Забруднення*Ізоляція	0,01	2,00	0,00	3,98	0,02
Час*Забруднення*Ізоляція	0,05	6,00	0,01	6,62	0,00

Умовні позначки: СК – сума квадратів; СС – ступені свободи; СКЕ – середній квадрат ефекту; F– F-значення

немає розходжень між контролем і рівнем забруднення 2 ГДК. При забрудненні свинцем у варіанті без ізоляції немає розходжень чистої ділянки і забруднених відносно целюлозолітичної активності ґрунту. А при ізоляції активність контрольної ділянки максимальна, трохи менша активність при забрудненні свинцем 2 ГДК і ще менша – 5 ГДК.

У табл. 39 і 40 наведено результати дисперсійного аналізу впливу рівня забруднення, ізоляції і часу на целюлозолітичну активність. Дисперсійний аналіз свідчить про статистичну вірогідність розгля-

нутих тенденцій зміни целюлозолітичної активності і впливу на активність вивчених факторів.

Таким чином, основною тенденцією зміни целюлозолітичної активності ґрунту у відповідь на забруднення є її збільшення в обраному діапазоні доз токсикантів. На початковій фазі експерименту спостерігається дозозалежний сплеск активності.

Ізоляція ґрунтових зразків, що знижує міграційні можливості ґрунтових тварин, відбивається на целюлозолітичній активності ґрунту. Розходження ізольованих і неізольованих варіантів експерименту найсильніше виявляються в період найбільшої активності

Таблиця 40

Дисперсійний аналіз впливу ізоляції, рівня та часу забруднення свинцем на целюлозолітичну активність ґрунту центральної заплави

Фактор	СК	СС	СКЕ	F	р-рівень
Постійна	30,78	1,00	30,78	25399,6	0,00
Час	1,37	3,00	0,46	377,29	0,00
Забруднення	0,48	2,00	0,24	198,21	0,00
Ізоляція	0,00	1,00	0,00	0,09	0,77
Час*Забруднення	1,01	6,00	0,17	138,95	0,00
Час*Ізоляція	0,28	3,00	0,09	78,34	0,00
Забруднення*Ізоляція	0,07	2,00	0,03	27,20	0,00
Час*Забруднення*Ізоляція	0,14	6,00	0,02	19,54	0,00

Умовні позначки: СК – сума квадратів; СС – ступені свободи; СКЕ – середній квадрат ефекту; F– F-значення

тварин – навесні. Більш згладжена динаміка целюлозолітичної активності в умовах без ізоляції спостерігається як у природних умовах, так і при забрудненні ґрунту важкими металами. Безумовно, у цьому виявляються буферні властивості ґрунтової фауни, що стабілізує ґрунтові процеси.

Отже, у ряді експериментальних робіт було встановлено, що важкі метали значною мірою можуть пригичувати біохімічну активність

грунтових мікроорганізмів [63]. Концентрації важких металів, які вірогідно інгібують біохімічну активність ґрунтів, істотно різняться в модельних і польових умовах. У модельних експериментах ці дози для найчутливіших ферментів перевищували фонові в 3–10 (іноді 25) разів, а в польових умовах мінімальна достовірна реакція була виявлена при концентраціях металів, що у 10–50 разів перевищували фонові [63].

Складність у виявленні достовірних залежностей при низьких концентраціях важких металів у навколишньому середовищі обумовлена високою природною варіабельністю мікробіологічних показників. Важливою причиною природної варіабельності мікробіологічних властивостей ґрунту та його біологічної активності є зоогенний фактор.

Урахування зоогенного фактора дозволило нам пояснити мінливість протеолітичної і целюлозолітичної активності ґрунтів в умовах невисоких рівнів забруднення ґрунту, що у кілька разів перевищували фонові. Детальніше характер взаємозв'язку біологічної активності ґрунту з забрудненням його важкими металами з урахуванням екологічної структури і розмаїтості тваринного населення розглядається в наступних розділах.

3.5. ЕКОЛОГІЧНЕ РОЗМАЇТТЯ УГРУПОВАНЬ ҐРУНТОВОЇ МЕЗОФАУНИ І БІОЛОГІЧНА АКТИВНІСТЬ ҐРУНТІВ

3.5.1. Функціональні групи

В екології використовується безліч засобів для визначення функціональних груп, і ця практика має довгу історію [1; 2; 42]. Функціональна група визначається як сукупність видів, що або демонструє подібну *відповідь* на зміни навколишнього середовища, або впливає на екосистемні процеси. Крім того, функціональна група може бути ідентифікована як кластер у просторі ознак, виділений засобами багатомірної статистики, без апріорної класифікації стосовно реакції на навколишнє середовище, або за впливом на екосистемні процеси (так звані емерджентні групи [159]). Терміни «функціональна група» і «функціональний тип» часто використовуються як синоніми. Інші близькі терміни – «гільдія» і «екологічна група» мають тісне відношення до

концепції екологічної ніші [353]. Під функціональною розмаїттю розуміються множина і кількісний прояв ознак організмів, що впливають на екосистемні властивості [373]. Функціональна розмаїтність може бути представлена різними способами. Це кількість і відносна чисельність функціональних груп [211; 376], «множина взаємодій з екологічними процесами», середнє розходження між видами за функціонально важливими ознаками [388] тощо.

Серед ґрунтових мешканців наведені всі основні трофічні групи голозойних тварин – фітофаги, сапрофаги, хижакі і некрофаги. Найважливіша особливість екології ґрунтових безхребетних полягає в тому, що їхні харчові відносини набагато менше стабільні і менш облігатні, ніж у мешканців верхніх надземних ярусів біогеоценозів. Багато видів і груп ґрунтових тварин характеризуються досить складними і непостійними харчовими відносинами. При класифікації ґрунтових тварин за типом харчування частіше доводиться мати справу зі змішаними і проміжними варіантами, ніж зі строго визначеними харчовими зв'язками. Мобільність трофічних зв'язків і потенційний взаємозв'язок компонентів можуть розглядатися як найважливіший механізм роботи багатовидового функціонального комплексу [10].

При виділенні трофічних груп ґрунтових безхребетних було запропоновано виходити з принципу оптимальності для вирішення питання зоологічної діагностики ґрунтів [45]. Характеристики тваринного населення, що використовуються в діагностичних цілях, повинні задовольняти деяким умовам. По-перше, застосування цих характеристик має бути теоретично обґрунтованим. По-друге, ці характеристики мають бути досить простими і доступними в практиці не тільки наукового дослідження, а й господарської діяльності. Точність діагностики вимагає певного рівня деталізації ознак тваринного населення, а практичність потребує зворотного їх укрупнення.

Трофічні зв'язки ґрунтових хижаків виявити досить складно, це вимагає спеціалізованих досліджень. Облігатні фітофаги мають тісний зв'язок з їх харчовими об'єктами, тому для зоодіагностики їх цінність набагато нижча, ніж інших груп безхребетних. Особливості екології більше обумовлюються їхніми харчовими

об'єктами, а не властивостями ґрунтів. Виходячи з цього, можна вважати вищевказані групи досить однорідними і не провадити подальшу деталізацію в рамках розв'язуваного завдання діагностики ґрунтів [45].

У комплексі сапрофільних безхребетних можна виділити кілька функціональних груп, що відіграють різну роль у детритних харчових ланцюгах – фітосапрофаги, мікрофітофаги і детритофаги [9].

Сапрофільні безхребетні різняться також за результатами впливу на рослинні залишки в процесі їх переробки, відповідно з чим можуть бути виділені групи карболіберантів і нітроліберантів [45]. Карболіберанти впливають на міграцію вуглецю в біогеоценозі, а нітроліберанти – на міграцію азоту. Ці групи можна розглядати як аналоги мінералізаторів і гуміфікаторів [9].

Таблиця 41

Трофічні групи мезофауни [45]

Трофічні групи		Систематичні групи
Хижаки		Aranea, Lithobiomorpha, Geophilomorpha, Carabidae, Staphilinidae, Tabanidae, Dolichopodidae, Asilidae
Облігатні фітофаги		Curculionidae, Cerambicidae, Birrhidae
Некрофаги		Silphidae, Elateridae, Carabidae
Сапрофаги-первинні руйнівники рослинних залишків	Нітроліберанти	Lumbricidae
	Карболіберанти	Mollusca, Isopoda, Diplopoda, Scarabaeidae, Elateridae
Сапрофаги-вторинні руйнівники рослинних залишків	Нітроліберанти	Enchytreidae, Lumbricidae, Tipulidae, Bibionidae
	Карболіберанти	Scarabaeidae, Elateridae, Carabidae, Tenebrionidae, Alleculidae

Функціональне розмаїття мезофауни....

Система трофічних груп, запропонована для характеристики мезофауни ґрунтів Присамар'я, наведена в табл. 41 [45].

Система включає хижаків, некрофагів, облігатних фітофагів і сапротрофний блок. Сапротрофний блок складається з двох груп: первинних і вторинних руйнівників мертвих рослинних залишків. Кожна група включає підгрупи – нітроліберантів і карболіберантів. До групи карболіберантів входять тварини з широким трофічним спектром. Карболіберанти–первинні руйнівники підстилки відповідають фітосапрофагам за Б. Р. Стригановою [45]. Карболіберанти–вторинні руйнівники мертвих рослинних залишків близькі за функціональною значимістю до сапрофітофагів. Обидві ці підгрупи досить близькі і трофічний спектр їх залежить від гідротермічних умов.

У заплавно-лісових ґрунтах у прирусловій частині заплави р. Самари досить велика біомаса хижаків – 0,98–2,42 г/м². Динаміка співвідношення трофічних груп у цьому біогеоценозі дуже нестабільна. Яскраво виражених домінантів визначити важко. Біомаси нітроліберантів і карболіберантів розміщені приблизно на одному рівні, а біомаса облігатних фітофагів стосовно цих груп не велика (0,07–0,39 г/м²). Тенденція до фітофагії розглядається як адаптація ґрунтових безхребетних до дефіциту вологи. У зв'язку з тим, що значення дефіциту вологи як лімітуючого фактора зменшується від степових ценозів до лісових, так і біомаса облігатних фітофагів менша в лісі, ніж у степу. Відносно високий рівень карболіберантів у прирусловій заплаві свідчить про високу інтенсивність процесів мінералізації рослинних залишків у заплавно-лісових ґрунтах. Гумусонакопичення виражене не сильно, тому ці ґрунти належать до малогумусних. Серед трофічних груп тваринного населення прируслової заплави важливу роль відіграють форми з неспеціалізованим трофічним режимом і широким трофічним спектром, що варто розглядати як адаптацію до нестабільності середовища існування. Прируслова частина є досить динамічною ділянкою заплави. Тут сильно виражені фактори заплавної й алювіальності, рівень ґрунтових вод змінюється в широких межах протягом сезону [1; 13]. Усі ці особливості відображаються в специфіці трофічної структури мезофауни заплавно-лісових ґрунтів прируслової заплави.

Едафічні умови в центральній заплаві досить сприятливі для педобіонтів, що позитивно впливає на збільшення біомаси різних трофічних угруповань. Так, біомаса хижаків у лісо-лугових ґрунтах центральної заплави більша (2,89–7,11 г/м²), ніж у будь-якому іншому біоценозі Присамар'я. Домінуючою трофічною групою є нітроліберанти (13,73–87,27 г/м²). Первинні руйнівники підстилки переважають як серед нітроліберантів, так і серед карболіберантів. Дуже незначна біомаса облігатних фітофагів (0,19–1,13 г/м²). Домінування нітроліберантів свідчить про активізацію процесів гумусонакопичення. Кількість гумусу в лісо-лугових ґрунтах центральної заплави складає 4–9%. Загальмований кругообіг речовин сприяє зростанню біомаси первинних руйнівників підстилки.

У болотно-лугових заплавних лісових ґрунтах притерасної заплави спостерігається специфічна структура трофічних груп мезофауни. Практично відсутні облігатні фітофаги. Біомаса карболіберантів і нітроліберантів – вторинних руйнівників підстилки значно поступається біомасі первинних руйнівників. Біомаса нітроліберантів у цілому більша, ніж карболіберантів. Таким чином, надлишок вологи і пов'язані з цим анаеробні умови, що мають місце вже на невеликій глибині в ґрунтах притерасної заплави, призводять до загасання процесів мінералізації рослинних залишків. Процеси гумусонакопичення відбуваються досить інтенсивно і поєднані з торфоутворенням.

Основу комплексу ґрунтової мезофауни бересто-липової діброви складають сапрофаги (49% за чисельністю). Майже рівні частини мають фітофаги і хижаки (25 і 24% відповідно). Некрофаги мають досить незначний відсоток (не більше 2%). У липовій діброві з зірчаткою спостерігається значне зростання частки хижаків (до 61%) за рахунок сапрофагів (28%) і фітофагів (9%). Відсоток некрофагів залишається на колишньому рівні (2%). Така трофічна структура не є порушенням правила трофічної піраміди Елтона, відповідно до якого чисельність більш низьких трофічних рівнів (консументів першого порядку) повинна бути вищою чисельності більш високих трофічних рівнів. Кількісний облік мезофауни дозволяє виявити чисельність ґрунтових тварин тільки певної розмірної групи. Дрібні тварини – мікрофауна, що виступають як трофічні об'єкти хижаків з числа мезофауни, не

враховуються за допомогою ручного розбирання ґрунтових проб. Тому така структура тваринного населення свідчить про зрушення у бік дрібніших розмірних груп, або r-стратегів.

Така тенденція свідчить про жорсткість умов існування тварин, тому що в нестабільних умовах перевагу дістають форми з коротким життєвим циклом і, відповідно, з малими розмірами.

Високий відсоток хижих форм (35%) у липовій діброві у прируслової заплави також свідчить про екстремальність умов у цьому біотопі.

У центральній заплаві в усіх біогеоценозах частка сапрофагів понад 50%. У бересто-чорнокленовому дубняку доля хижаків максимальна з усіх біогеоценозів у центральній заплаві (37%). Даний біогеоценоз відноситься до трофотопу E, де має місце засолення ґрунту. Тому в умовах надлишкової мінералізації ґрунтового розчину спостерігається явище фізіологічної сухості. Це явище впливає як на рослини, так і на ґрунтових тварин. Більш сприятливі умови виявляються для підстилкових форм, серед яких важливе місце займають хижі герпетобіонти (пауки, жури, стафіліниди, кістянки тощо). Крім того, порівняно з ґрунтом підстилковий ярус є більш динамічним місцеперебуванням. Як наслідок, у трофічній структурі спостерігається збільшення частки хижих форм.

Для болотно-лугових лісових ґрунтів у притерасній заплаві властиве тваринне населення з перевагою сапрофагів. У більш вологому біотопі – вільшняк з болотним великотрав'ям – відбувається зниження частки фітофагів. Це пов'язано з тим, що здебільшого фітофаги – власнеґрунтові форми, а в умовах надлишкового зволоження такі форми сильно елімінуються.

Максимальна участь сапрофагів у комплексі ґрунтових безхребетних спостерігається в найпродуктивніших лісових екосистемах, що відповідає трофотопу D_{ac}. Як при збільшенні трофності, так і при її зменшенні частка сапрофагів знижується.

Участь фітофагів у комплексі ґрунтових безхребетних сильно залежить від мінералізованості ґрунтового розчину. В міру наростання кількості солей у ґрунтового розчині частка фітофагів зменшується.

Некрофаги в цілому не є групою, яка може бути точно кількісно врахована методом, що застосовувався в даній роботі. Це пов'язано з особливостями екології і просторового розміщення тварин, що відносяться до даної групи, яка досить сильно відрізняється

від інших представників мезофауни. Тому отримані дані варто розглядати як приблизну оцінку достатку некрофагів. Тенденція зміни достатку некрофагів така, що їх представництво в комплексі зменшується в ряді трофотопів $D_c \rightarrow D_{ac} \rightarrow D_n \rightarrow E$.

Якщо відносно чисельність хижаків розглядати як показник нестійкості умов існування, то за цим критерієм трофотопи розподілені таким чином. Найбільшою стабільністю умов існування й оптимальністю трофічної структури тваринного населення ґрунтів характеризується трофотоп D_{ac} . Трофотоп D_n досить близький за структурою до попереднього. Підвищена мінералізованість ґрунтового розчину (трофотоп E), або знижена (трофотоп D_c) спричиняє зростання чисельності хижаків.

Зволоження ґрунту є одним з найважливіших лімітуючих факторів, який визначає формування мезофауни в умовах степової зони. Тому зміна трофічної структури ґрунтової мезофауни у різних гігротопах досить легко інтерпретується.

Основна тенденція зміни – це зростання чисельності сапрофагів зі збільшенням вологості ґрунту і зменшенням чисельності фітофагів.

У процесі вивчення ґрунтової мезофауни в заплавах біогеоценозах р. Самара вдалося виявити 128 видів ґрунтових безхребетних [45]. Найбільша кількість видів відзначена для прируслової заплави – 97, трохи менше видів виявлено в центральній – 71. У притерасній заплаві список видів складає 69 найменувань [45].

Кількість видів в угрупованні не дає повного уявлення про розмаїтість комплексу, тому що не враховує співвідношення чисельностей тварин. Обидва ці параметри є визначальними при обчисленні ентропійного індексу Шеннона. Цей показник розмаїтості залежить від числа елементів у вибірці (у даному випадку від числа видів) і від співвідношення їх чисельностей. Якщо чисельності елементів рівні, то індекс набуває максимального значення. Біологічний зміст останньої властивості досить умовний, тому що в реальних екосистемах рівності чисельностей усіх видів не існує. Однак для цілей порівняння різних комплексів індекс Шеннона є досить зручним інструментом.

У таблиці 42 наведені значення індексу Шеннона в різних типах заплавних лісів. На підставі даних, наведених у таблиці, можна зробити висновки, що найбільшою розмаїтістю характеризуються

мезофільні свіжі гігротопи. При збільшенні або зменшенні вологості ґрунту відбувається зниження розмаїтості ґрунтових безхребетних. Найменші показники розмаїтості спостерігаються в біогеоценозах з фізичною (D_c 1–2) і фізіологічною (E 2–3) сухістю – 3,72 і 3,77 відповідно. Обидва ці фактори є екстремальними і спричиняють зниження розмаїтості комплексів ґрунтових безхребетних.

У вилужених ґрунтах (D_c) спостерігається максимальна розмаїтість, однак стабільним його визнати не можна. Вже в ксеромезофільних і мезогірофільних умовах при зазначеній трофності едафотопу спостерігається різке зниження розмаїтості.

Таким чином, частина сапрофагів у комплексі ґрунтових безхребетних спостерігається в найпродуктивніших лісових екосистемах, що

Таблиця 42

Зміна розмаїтості комплексів ґрунтової мезофауни (індекс Шеннона) залежно від типологічних характеристик лісового біогеоценозу [434]

Гігротоп	Трофотоп			
	D_c	D_{ac}	D_n	E
"1-2"	3,72	–	–	–
"2"	5,28	5,03	–	–
"2-3"	2,45	4,23	–	3,77
"4"	–	–	4,98	–
"5"	–	–	4,01	–

відповідає трофотопу D_{ac} . Як при збільшенні трофності, так і при її зменшенні відбувається зниження частки сапрофагів. Участь фітофагів у комплексі ґрунтових безхребетних сильно залежить від мінералізованості ґрунтового розчину. В міру наростання кількості солей у ґрунтовому розчині частка фітофагів зменшується. Основна тенденція зміни трофічної структури ґрунтових безхребетних у градієнті вологості – це ріст кількості сапрофагів зі збільшенням вологості ґрунту і зменшення достатку фітофагів. Найбільшою розмаїтістю характеризуються мезофільні свіжі гігротопи. При збільшенні або зменшенні вологості ґрунту відбувається зниження розмаїтості ґрунтових безхребетних.

3.5.2. Трофічний аспект функціональної розмаїтості тваринного населення ґрунту

Ґрунтові тварини в цій роботі розділені на три трофічні групи: зоофаги, сапрофаги і фітофаги. У дійсності трофічні режими ґрунтових тварин неможливо звести до трьох трофічних груп, тому що трофічні взаємини тварин, що живуть у ґрунті, дуже різноманітні і залежать від безлічі факторів [98; 99]. Це знайшло своє відображення в існуванні цілого ряду трофічних систем, розроблених для різних таксономічних груп ґрунтових тварин. Приналежність тварини до групи зоофагів, сапрофагів або фітофагів свідчить про переважний харчовий режим тієї тварини, що віднесена до відповідної трофічної групи. Аналіз трофічної структури тваринного населення ґрунтів дозволяє проводити зоологічну діагностику ґрунтів [29; 42].

Найрізноманітнішою у видовому відношенні трофічною групою ґрунтових тварин у центральній заплаві р. Самара є хижаки (17 видів), трохи поступаються видовою кількістю хижакам сапрофаги (15 видів). До складу групи фітофагів належать 11 видів ґрунтових тварин (табл. 43).

Біомаса ґрунтових тварин у контрольних умовах у грудні 2003 року перебувала на рівні 48,77–57,99 г/м². В міру наростання токсичного навантаження спостерігалось зниження біомаси ґрунтових тварин. При рівні забруднення ґрунту нікелем 2 ГДК біомаса знижується до рівня 41,64–45,42 г/м², а при 5 ГДК – до 14,69–27,16 г/м². Забруднення ґрунту свинцем 2 ГДК уже на початковому етапі експерименту спричиняє зменшення біомаси тваринного населення до 37,13–46,62 г/м², а при рівні забруднення 5 ГДК – до 32,31–35,28 г/м². Ядро комплексу ґрунтових тварин у центральній заплаві формується із сапрофагів, частка яких у комплексі складає 93,69–95,69%. Підлегле значення мають хижаки, що складають 2,91–4,29% і фітофаги – 1,41–2,02%. При забрудненні ґрунту нікелем у кількості 2 ГДК цілком зі структури ґрунтових тварин випадають фітофаги, а частка зоофагів сильно знижується до 1,07–1,14%, таким чином, сапрофаги складають 98,86–98,93%.

Наростання токсичного впливу до рівня 5 ГДК викликає активізацію значення зоофагів (4,63–5,77%) і фітофагів (1,41–

2,27%). При забрудненні ґрунту свинцем у кількості 2 ГДК частка сапрофагів практично не змінюється – 94,66–95,91%, у той час як істотно збільшується частка фітофагів (3,93–4,94%) і знижується частка зоофагів (0,16–0,40%). При рівні забруднення ґрунту свинцем 5 ГДК із комплексу випадають фітофаги, а частка зоофагів майже не відрізняється від цього значення в контролі (2,62–3,60%), тому частка сапрофагів дещо вища, ніж у контролі (96,4–97,38%).

Таким чином, токсичний вплив важких металів спричиняє істотну дестабілізацію трофічної структури тваринного населення вже на перших етапах експерименту.

Таблиця 43

Видовий склад трофічних груп ґрунтової мезофауни
центральної заплави р. Самара

Трофічні групи	Види ґрунтових безхребетних
1	2
Зоофаги	Araneomorpha
	Aranea sp. sp.
	Opilio redicorzevi
	Insecta
	Asilidae sp. sp.
	Athous haemorrhoidalis F.
	Carabidae sp.sp.
	Rhagionidae sp. sp.
	Staphilinidae sp. sp.
	Staphilin (St.) caesareus Ceder.
	Stratiomyidae sp. sp.
	Tabanidae sp. sp.
	Therevidae
	Myriapoda
	Arctogeophilus macrocephalus Folkmanova, Dobroruka, 1960
Geophilus proximus C.L. Koch	
Lithobius forficatus L.	
Monotarsobius aeruginosus L.K.	
Monotarsobius crassipes L.K.	
Monotarsobius curtipes C.K.	

Таблиця 43 (закінчення)

1	2
Сапрофаги	Crustacea <i>Protracheoniscus topcziewi</i> Bor. <i>Trachelipus rathkei</i> C.L. Koch Insecta <i>Silpha carinata</i> Hbst. <i>Tipulidae</i> sp. sp. Myriapoda <i>Brachyiulus jawlowskii</i> (Lohmander, 1928) <i>Megaphyllum rossicum</i> (Timotheew, 1897) <i>Schizothuranius dmitriewi</i> (Timotheew, 1897) Oligochaeta <i>Allolobophora rosea rosea</i> (Savigny, 1826) <i>Dendrobaena octaedra</i> (Savigny, 1826) <i>Dendrodrilus rubidus tenuis</i> (Eisen, 1874) <i>Eisenia nordenskioldi nordenskioldi</i> (Eisen, 1879) <i>Enchytraeidae</i> sp. sp. <i>Monotarsobius aeruginosus</i> L.K. <i>Octodrilus transpadanus</i> (Rosa, 1884) <i>Octolasion lacteum</i> (Oerley, 1885)
Фітофаги	Insecta <i>Curculionidae</i> sp.sp. <i>Hypoganus cinctus</i> <i>Lepidoptera</i> sp. sp. Mollusca <i>Cochlicopa lubrica</i> (Mull.) <i>Euomphalia strigella</i> (Drap.) <i>Limax</i> sp. <i>Pseudotrichia rubiginosa</i> (A. Schm.) <i>Retinella</i> (P.) <i>hammonis</i> (Strom.) <i>Succinea oblonga</i> Drap. <i>Succinea pfeifferi</i> Rssm. <i>Zonitoides nitidus</i> (Mull)

Між трофічною структурою тваринного населення ґрунту в умовах токсичного впливу і біологічною активністю ґрунту існує зв'язок. У табл. 44 показані результати регресійного аналізу, що відбиває залежність протеолітичної і целюлозолітичної активностей ґрунту від

Функціональне розмаїття мезофауни...

чисельності трофічних груп ґрунтових тварин. Істотну роль у зміні протеолітичної активності ґрунту відіграють сапрофаги і фітофаги.

Зростання протеолітичної активності ґрунту тісно пов'язане з чисельністю цих трофічних груп. Вплив зоофагів на протеолітичну активність не вірогідний. Статистично вірогідно може бути підтверджений тільки вплив сапрофагів на целюлозолітичну активність ґрунту. Між чисельністю сапрофагів і целюлозолітичною активністю зв'язок зворотний – зниження кількості сапрофагів під впливом токсичного навантаження поєднується з ростом целюлозолітичної активності. Необхідно відзначити, що ця тенденція справедлива в обраному діапазоні концентрацій токсикантів.

Біомаса тваринного населення ґрунту в квітні 2004 року складала 47,3–47,90 г/м². Токсичний вплив важких металів викликав зниження біомаси мезофауни в експериментальних умовах більше ніж удвічі. Вплив фактора ізоляції зразків на біомасу педобіонтів не є очевидним.

Переважною трофічною групою мезофауни центральної заплави р. Самара навесні є сапрофаги (табл. 44). Їх частка в біомасі ґрунтової мезофауни в природних умовах складає 92,21–92,65%. Біомаса зоофагів (4,74–5,07%) і фітофагів (2,28–3,05%) значно менша біомаси сапрофагів. Домінування сапрофагів над фітофагами свідчить про перевагу процесів гуміфікації над процесами мінералізації при розкладанні мертвих рослинних залишків у ґрунті центральної заплави р. Самара. Забруднення ґрунту важкими металами спричиняє зниження ролі сапрофагів у комплексі ґрунтової мезофауни. При забрудненні ґрунту нікелем частка сапрофагів знижується до 86,14–90,23% (рівень токсичного впливу 2 ГДК) і до 80,38–85,96% (5 ГДК). При забрудненні ґрунту свинцем частка сапрофагів складає 86,58–88,1% і 82,05–85,72% (2 і 5 ГДК відповідно). Зменшення частки сапрофагів в умовах забруднення ґрунту важкими металами відбувається в першу чергу за рахунок зростання частки зоофагів і меншою мірою – за рахунок зростання частки фітофагів.

Харчовими об'єктами зоофагів в основному виступають представники мікрофауни – мікроартроподи, нематоди і енхітреїди. Серед мікроартропод домінуючою групою є колемболи. У лабораторному дослідженні [347] показано, що ногохвістки *Folsomia*

fimetaria (Isotomidae) зазнають впливу нікелю при концентрації в ґрунті вище 173 мкг/г. Найчутливішим показником є репродукція. Зростання смертності спостерігається при концентрації вище 427 мкг/г, а зростання дорослих колембол не зазнавало впливу нікелю навіть при концентрації 1000 мкг/г. Можливо, відносна толерантність харчових об'єктів зоофагів серед мікрофауни може бути

Таблиця 44

Трофічна структура ґрунтової мезофауни, протеолітична (PR) і целюлозолітична (CL) активності ґрунту в умовах експериментального забруднення його важкими металами (грудень 2003 року)

Умова	Зоофаги	Сапрофаги	Фітофаги	Усього, г/м ²	Активність	
					PR	CL
Ni 2 ГДК, без ізоляції	1,07	98,93	–	45,42	33,57	19,25
Ni 2 ГДК, ізоляція	1,14	98,86	–	41,64	36,25	20,81
Ni 5 ГДК, без ізоляції	4,63	93,10	2,27	27,16	24,34	31,00
Ni 5 ГДК, з ізоляцією	5,77	92,81	1,41	14,69	21,40	33,00
Pb 2 ГДК, без ізоляції	0,16	95,91	3,93	46,62	42,42	22,00
Pb 2 ГДК, ізоляція	0,40	94,66	4,94	37,13	41,06	25,00
Pb 5 ГДК, без ізоляції	2,62	97,38	–	35,28	33,15	31,00
Pb 5 ГДК, з ізоляцією	3,60	96,40	–	32,31	34,65	32,00
Контроль без ізоляції	2,91	95,69	1,41	57,99	43,90	13,00
Контроль з ізоляцією	4,29	93,69	2,02	48,77	41,65	14,00

Біомаса трофічних груп представлена в % від загальної біомаси, протеолітична активність – у % від поверхні субстрату, целюлозолітична – у % від ваги субстрату.

причиною зростання їх частки в трофічній структурі угруповання мезофауни в умовах забруднення ґрунту важкими металами.

Таким чином, токсичний вплив важких металів відчувають представники різних трофічних груп, що знаходить своє відображення в зниженні загальної біомаси угруповання ґрунтових безхребетних при наростанні токсичного пресу. Але ще істотніше знижується біомаса ґрунтових сапрофагів, унаслідок чого частка цієї трофічної групи в загальній біомасі знижується в тих експериментальних варіантах, де концентрація токсичних речовин вища.

Біомаса трофічних груп представлена в % від загальної біомаси, протеолітична активність – у % від поверхні субстрату, целюлозолітична – у % від ваги субстрату.

Причиною більшої чутливості ґрунтових сапрофагів до забруднення ґрунту є тісніший контакт із забрудненим субстратом. У процесі життєдіяльності сапрофаги через кишечник пропускають велику кількість ґрунту, або ґрунту, змішаного з рослинними залишками. Крім того, дощові черв'яки і енхітреїди мають тонкі покриви тіла, через які в організм тварини також проникають токсиканти. Як показано нами в процесі експериментального дослідження в лабораторних умовах, забруднення ґрунту призводить як до зниження швидкості зростання тварин, так і до зростання смертності. У цілому, на екосистемному рівні, це спричиняє зниження біомаси трофічної групи.

Виявлені тенденції в зміні трофічної структури угруповання мають наслідки на екосистемному рівні в аспекті зміни функціонування ґрунтового блоку. Насамперед, це послаблення зоогенного фактора в процесах розкладання і трансформації органічної речовини в ґрунті. Зменшення частки сапрофагів і збільшення частки фітофагів і хижаків властиве для більш екстремальних місцеперебувань, ніж центральна заплава [42]. Наприклад, хижаки і фітофаги відіграють провідну роль у трофічній структурі комплексів ґрунтової мезофауни заплавно-лісових ґрунтів приуслової заплави і дерено-борових ґрунтів на арені [42]. Необхідно відзначити кореляцію між зниженням частки сапрофагів у трофічній структурі і перевагою процесів мінералізації над гуміфікацією. Ці процеси відбуваються у ґрунті за активної участі мікрофлори. Тому дуже важливо розглянути

зміну трофічної структури ґрунтової мезофауни у взаємозв'язку зі змінами біологічної активності ґрунтів.

У таблиці 45 наведені результати регресійного аналізу, що відбиває взаємозв'язок протеолітичної і целюлозолітичної активностей ґрунту з чисельністю представників трофічних груп зоофагів, сапрофагів і фітофагів при різних рівнях забруднення.

Високий рівень значимості впливу на протеолітичну активність у весняний період відзначений для зоофагів. Зі збільшенням кількості хижих форм ґрунтових тварин протеолітична активність знижується. Позитивний вплив сапрофагів на протеолітичну активність може розглядатися як тенденція, тому що рівень статистичної значимості цього впливу не великий.

Фітофаги не впливають на протеолітичну активність ґрунту. Як видно, це пов'язано з підлеглою роллю фітофагів у комплексі ґрунтових тварин навесні в центральній заплаві. Ця особливість поширюється і на целюлозолітичну активність – фітофаги не є головним чинником, що визначає динаміку цієї ознаки.

У той же час зоофаги і сапрофаги активно впливають на целюлозолітичну активність ґрунту. Зі збільшенням кількості зоофагів і зниженням кількості сапрофагів целюлозолітична активність ґрунту збільшується.

У жовтні 2004-го, через рік з моменту початку експерименту, розходження в біомасі ґрунтової мезофауни в експериментальних варіантах були не значні. У контрольних умовах біомаса складала 50,89–55,80 г/м² (табл. 46). В експериментальних умовах вона варіювала в межах 40,82–59,89 г/м². Тільки при забрудненні ґрунту нікелем у концентрації 5 ГДК без ізоляції біомаса знизилася до рівня 33,68 г/м². Таким чином, рік по тому можна говорити про стабілізацію показників кількості ґрунтової мезофауни в умовах забруднення ґрунту нікелем і свинцем. Складно говорити про спрямовані зміни трофічної структури тваринного населення під впливом забруднення ґрунту важкими металами. Більш коректно мінливість трофічної структури визначити як дестабілізацію структури.

Результати множинного регресійного аналізу взаємозв'язку трофічної структури тваринного населення ґрунту в умовах забруднення важкими металами і протеолітичної і целюлозолітичної

активностей показані в табл. 47. Активними факторами, що визначають динаміку протеолітичної ативності ґрунту восени, є зоофаги і фітофаги. Характер цього впливу взаємний: зростання кількості фітофагів і зниження кількості зоофагів викликають посилення протеолітичної активності ґрунту.

Таблиця 45

Регресійний аналіз впливу трофічної структури угруповання ґрунтових тварин на протеолітичну і целюлозолітичну активності ґрунту в умовах забруднення важкими металами (грудень 2003 року)

Параметри	Beta	Std. Err.	B	Std. Err.	t(6)	p-рівень
Протеолітична активність ($R^2=0,9$, $F(3,6)=18,824$ $p<0,00187$)						
Вільний член			15,30	3,23	4,74	0,00
Зоофаги	0,10	0,18	6,22	10,69	0,58	0,58
Сапрофаги	0,62	0,17	1,62	0,45	3,57	0,01
Фітофаги	0,42	0,14	18,37	6,34	2,90	0,03
Целюлозолітична активність ($R^2=0,92$, $F(3,6)=11,37$ $p<0,0069$)						
Вільний член			44,45	3,95	11,24	0,00
Зоофаги	-0,28	0,22	-16,24	13,10	-1,24	0,26
Сапрофаги	-0,66	0,22	-1,71	0,55	-3,08	0,02
Фітофаги	-0,09	0,18	-4,02	7,76	-0,52	0,62

Умовні позначки: Beta – стандартизований регресійний коефіцієнт; B – не стандартизований регресійний коефіцієнт; Std. Err. – стандартна помилка

Аналогічна залежність, але зі зворотним знаком, знайдена для целюлозолітичної активності – збільшення кількості зоофагів і зниження кількості фітофагів призводять до збільшення целюлозолітичної активності ґрунту. Сапрофаги на фоні зоофагів і фітофагів відіграють меншу роль у динаміці біологічної активності восени. Однак самостійний регресійний аналіз впливу сапрофагів на протеолітичну активність ($y = 1,1 * x + 66$, $R^2=0,62$, $p=0,007$) і на целюлозолітичну активність ($y = -1,09 * x + 28$, $R^2=0,48$, $p=0,028$) свідчить про роль сапротрофного комплексу в динаміці біологічної

активності ґрунту. Сапрофаги сприяють збільшенню протеолітичної активності ґрунту і зниженню целюлозолітичної активності.

Представники різних трофічних груп ґрунтових тварин складають єдиний взаємодіючий комплекс, функціонування якого впливає на стан рослинного покриву і хід розкладання мертвої органічної речовини. У ряді досліджень було показано, що ґрунтові організми

Таблиця 46

Трофічна структура ґрунтової мезофауни, протеолітична (PR) і целюлозолітична (CL) активності ґрунту в умовах експериментального забруднення ґрунту важкими металами (квітень 2004 року)

Умова	Зоофаги	Сапрофаги	Фітофаги	Усього, г/м ²	Активність	
					PR	CL
Ni 2 ГДК, без ізоляції	9,04	86,14	4,82	36,69	75,5	18,5
Ni 2 ГДК, ізоляція	7,94	90,23	1,83	26,52	61,4	29,0
Ni 5 ГДК, без ізоляції	14,28	80,38	5,34	26,44	73,6	22,0
Ni 5 ГДК, з ізоляцією	11,97	85,96	2,07	25,02	66,0	32,5
Pb 2 ГДК, без ізоляції	9,75	86,58	3,67	50,51	82,1	18,5
Pb 2 ГДК, ізоляція	8,73	88,10	3,17	23,44	71,9	20,5
Pb 5 ГДК, без ізоляції	9,38	85,72	4,89	29,27	77,7	24,5
Pb 5 ГДК, з ізоляцією	13,17	82,05	4,78	22,97	75,7	24,0
Контроль без ізоляції	5,07	92,65	2,28	47,91	79,5	16,0
Контроль з ізоляцією	4,74	92,21	3,05	47,30	75,0	26,0

Функціональне розмаїття мезофауни....

впливають на взаємодію рослина-фітофаг у надґрунтовому ярусі за допомогою зміни швидкості зростання рослин [406].

Ґрунтові тварини прямо і побічно впливають на рослини. Прямий ефект є наслідком дійсних трофічних зв'язків між коренями рослин і ґрунтовими тваринами, у той час як непрямий ефект обумовлений доступністю ґрунтових поживних речовин і ґрунтовою структурою. Збільшений вміст органічної речовини і мінеральних поживних речовин у дрилосфері стимулює зростання коренів рослин [196]. Вплив ґрунтових сапрофагів на рослини транслюється

Таблиця 47

Регресійний аналіз впливу трофічної структури угруповання ґрунтових тварин на протеолітичну і целюлозолітичну активності ґрунту в умовах забруднення важкими металами (квітень 2004 року)

Параметри	Beta	Std. Err.	B	Std. Err.	t(6)	p-рівень
Протеолітична активність ($R^2=0,76$, $F(3,6)=6,468$ $p<0,0261$)						
Вільний член			88,42	7,88	11,22	0,00
Зоофаги	-0,86	0,31	-28,34	10,32	-2,75	0,03
Сапрофаги	0,33	0,23	0,77	0,55	1,39	0,21
Фітофаги	0,14	0,35	6,97	17,30	0,40	0,70
Целюлозолітична активність ($R^2=0,77$, $F(3,6)=6,54$ $p<0,025$)						
Вільний член			14,87	5,96	2,50	0,05
Зоофаги	0,73	0,31	18,11	7,80	2,32	0,06
Сапрофаги	-0,46	0,23	-0,82	0,42	-1,96	0,10
Фітофаги	-0,08	0,35	-2,93	13,08	-0,22	0,83

Умовні позначки: Beta – стандартизований регресійний коефіцієнт; B – не стандартизований регресійний коефіцієнт; Std. Err. – стандартна помилка.

на фітофаги [188; 189; 272; 273; 283; 339]. Ґрунтові сапрофаги впливають на представників високих трофічних рівнів [273].

Діяльність сапрофагів спричиняє збільшення біологічної активності ґрунту. Зокрема, у копролітах дощових черв'яків відбувається збільшення протеолітичної активності [119]. Однак спостерігаються процеси, протилежні тим, що активізують біологі-

чну активність. Наприклад, біомаса мікробіального вуглецю знижується в дрилосфері дощового черв'яка *Lumbricus terrestris* на 34–82% [195]. Тіла самих дощових черв'яків можуть бути сильним медіатором обміну азоту в ґрунті. Надходження азоту з тілами дощових черв'яків у результаті їх смерті може впливати на

Таблиця 48

Трофічна структура ґрунтової мезофауни, протеолітична (PR) і целюлозолітична (CL) активності ґрунту в умовах експериментального забруднення ґрунту важкими металами (жовтень 2004 року)

Умова	Зоофаги	Сапрофаги	Фітофаги	Усього, г/м ²	Активність	
					PR	CL
Ni 2 ГДК, без ізоляції	8,07	88,69	3,24	40,82	72,94	21,00
Ni 2 ГДК, ізоляція	7,11	87,64	5,25	41,67	77,06	13,25
Ni 5 ГДК, без ізоляції	11,26	85,87	2,87	33,68	74,29	21,00
Ni 5 ГДК, з ізоляцією	5,50	91,55	2,94	42,96	77,84	18,25
Pb 2 ГДК, без ізоляції	4,86	91,74	3,41	54,38	77,04	16,50
Pb 2 ГДК, ізоляція	2,43	93,50	4,08	55,25	82,01	11,75
Pb 5 ГДК, без ізоляції	6,02	91,02	2,95	42,69	77,84	16,25
Pb 5 ГДК, з ізоляцією	3,04	89,97	7,00	59,89	82,30	12,25
Контроль без ізоляції	5,97	90,18	3,85	55,80	78,79	17,00
Контроль з ізоляцією	6,27	88,77	4,96	50,89	76,16	14,50

Біомаса трофічних груп представлена в % від загальної біомаси, протеолітична активність – у % від поверхні субстрату, целюлозолітична – у % від ваги субстрату.

протеолітичну активність ґрунту [195]. В умовах токсичного впливу важких металів остання обставина може мати вирішальне значення. Вивчення впливу нікелю на дощового черв'яка *Eisenia veneta* показало, що при концентрації металу в ґрунті вище 85 мг/кг спостерігається зниження репродукції черв'яка, а вище 255 мг/кг – значне зростання смертності, у той час як значних змін ваги ста-

Таблиця 49

Регресійний аналіз впливу трофічної структури угруповання ґрунтових тварин на протеолітичну і целюлозолітичну активності ґрунту в умовах забруднення важкими металами (жовтень 2004 року)

Параметри	Beta	Std. Err.	B	Std. Err.	t(6)	p-рівень
Протеолітична активність ($R^2=0,89$, $F(3,6)=16,036$ $p<0,00286$)						
Вільний член			85,11	5,56	15,31	0,00
Зоофаги	-0,81	0,21	-12,80	3,35	-3,82	0,01
Сапрофаги	-0,17	0,33	-0,24	0,47	-0,52	0,62
Фітофаги	0,51	0,26	7,60	3,84	1,98	0,09
Целюлозолітична активність ($R^2=0,80$, $F(3,6)=8,08$ $p<0,0157$)						
Вільний член			4,29	8,31	0,52	0,62
Зоофаги	0,81	0,28	14,36	5,02	2,86	0,03
Сапрофаги	0,54	0,44	0,86	0,70	1,23	0,26
Фітофаги	-0,85	0,34	-14,27	5,74	-2,49	0,05

Умовні позначки: Beta – стандартизований регресійний коефіцієнт; B – не стандартизований регресійний коефіцієнт; Std. Err. – стандартна помилка

тевозрілих тварин і коконів не спостерігалось при рівні забруднення навіть вище 700 мг/кг [347].

Очевидно, токсичний вплив викликає зростання смертності ґрунтових сапрофагів, що відбивається в зміні трофічної структури і збільшенні протеолітичної активності, ініційованої активним надходженням органічної речовини тваринного походження в ґрунт.

Вивчення впливу забруднення ґрунту цинком показало, що в концентраціях нижче 200 мг/кг метал стимулює нітрифікуючу і

денітрифікуючу ферментативну активність ґрунту, однак при більш високому вмісті цинку спостерігається зворотний ефект. Дощові черв'яки стимулюють трансформацію азоту, і їх дія може цілком нейтралізувати негативний вплив важкого металу на обмін азоту в ґрунті [407].

Забруднення алювіальних дернових ґрунтів зростаючими дозами свинцю (від 125 до 2500 мг/кг) знижує чисельність агрономічно важливих груп ґрунтових і ризосферних мікроорганізмів – амоніфікаторів і денітрифікаторів і викликає майже повну загибель нітрифікаторів. Це негативно позначається на накопиченні в ґрунті нітратів і амонію. Целюлозолітична активність ґрунтів у зазначеному інтервалі доз не інгібується. Вивчені групи мікроорганізмів ранжуються за ступенем стійкості до свинцю в наступний ряд: целюлозолітики > амоніфікатори > денітрифікатори > нітрифікатори [108].

Джерелом протеолітичної активності ґрунтів можуть бути протеолітичні ферменти кишкового тракту тварин, що разом з екскрементами надходять у ґрунт. У середній кишці багатьох ґрунтових личинок комах, що споживають живі рослини (корені), мертві рослинні залишки і ґрунт, спостерігається значне підвищення рН, що полегшує десорбцію органічної речовини з мінерального матрикса і робить їх доступним для ензиматичної обробки [228]. У середній кишці личинки пластинчастовусих жуків *Cetonia aurata* і *Potosia cuprea* (рН у середній кишці 11 і 11,5 відповідно) відзначена активність лужних протеаз і амілаз, у той час як активність целюлази в задній кишці (рН 7,0) сильно знижувалася [341].

Високий рівень гідролізу целюлози виявлений у середній і задній кишці ґрунтової личинки *Oryctes nasicornis* [133]. Високу активність гідролітичних ферментів (ксиланаза і карбоксиметилцелюлаза) в середній і задній кишці мають личинки *P. marginata* [158]. Існують дані про високу протеазну активність в середній кишці личинок третього віку *Costelytra zealandica* [143]. У середній кишці *Melolontha melolontha* міститься суміш протеїназ [386].

3.5.3. Топічний аспект функціонального розмаїття тваринного населення ґрунту

За ознакою приуроченості до певного ґрунтового горизонту ґрунтови безхребетні можуть бути розділені на наступні групи: епігейні, ендегейні і норники. Епігейні тварини тісно пов'язані з підстилкою. Найчастіше епігейні форми мають виражене забарвлення, серед представників окремих таксономічних груп епігейні тварини частіше мають порівняно менші розміри і більш високу репродуктивну здатність, тому серед ґрунтових тварин г-стратегі в числі епігейних тварин зустрічаються частіше. Ці тварини можуть ефективно використовувати сприятливі мікростації для своєї життєдіяльності, активно мігрують у горизонтальному напрямку по поверхні ґрунту в пошуках необхідних ресурсів, активно проникають у сусідні яруси – верхні ґрунтові горизонти і травостій, можуть жити під корою живих або мертвих дерев. Ендегейні тварини пов'язані з мінеральними горизонтами ґрунту, це частіше непігментовані представники своїх таксономічних груп, що мають відносно більші розміри. Їх можна охарактеризувати як К-стратегів. Ці тварини чутливі до коливань умов існування, вимагають тривалішого періоду для накопичення ваги і досягнення статевозрілості. Крайні прояви К-стратегії демонструють норники – тварини, що сприймають ґрунт як ціле, здатні активно використовувати як життєве середовище підстилку і мінеральну товщу ґрунту. Можуть бути пігментованими, мають найбільші розміри серед ґрунтових безхребетних, роблять амплітудні вертикальні міграції в ґрунтовій товщі, що в зв'язку з великими розмірами тварин вимагає використання нір. Норники прокладають самостійно (наприклад, дощові черв'яки), або використовують існуючу систему нір (геофіліди). Чутливі до змін в умовах існування у всіх ґрунтових горизонтах, тому можуть розглядатися як показники цілісності ґрунтового покриву.

Найрізноманітніша у видовому відношенні група епігейних мешканців, далі йдуть ендегейні тварини, і тільки двома видами наведені види-норники (табл. 50).

Зміни топічної структури угруповань ґрунтових тварин в умовах експериментального забруднення ґрунту наведені в табл. 51. У ній представлено індекс $Ep/(Anec+End)$, що відбиває відношення кількості підстилкових (епігейних – *Ep*) форм порівняно з кількістю власнеґрунтових форм і норників (*Anec+End*). Цей індекс відбиває зв'язок активності ґрунтових тварин із ґрунтовими горизонтами. Збільшення індексу свідчить про тренд функціональної активності ґрунтової фауни в напрямку підстилкового блоку, а зниження – про активізацію зоогенних процесів у ґрунтовій товщі.

У природних умовах у центральній заплаві р. Самара взимку за чисельністю підстилкової і власне ґрунтової форми практично рівні. Токсичний вплив порушує цей баланс. У цілому відбувається дестабілізація топічної структури тваринного населення з тенденцією збільшення епігейних форм при забрудненні ґрунту нікелем і збільшення власнеґрунтових форм при внесенні в ґрунт свинцю. Норники взимку знайдені не були. Ізоляція зразків спричиняє збільшення кількості підстилкових форм. Імовірно, ізоляція зразків від хижаків сприяє зростанню чисельності підстилкових мешканців.

Навесні в контрольних умовах частка ендогейних тварин складає 41,3 і 39% (варіанти без ізоляції і з ізоляцією відповідно). Важливу роль у комплексі відіграють норники, вони складають 22,4 і 10,8% (варіанти без ізоляції і з ізоляцією відповідно). Частка епігейних тварин складає 36,3–50,2%. При забрудненні ґрунту важкими металами чітко виявляється тенденція зниження відносної кількості підстилкових форм. Ізоляція зразків спричиняє збільшення кількості підстилкових форм.

Восени 2004 року відзначена стабілізація топічної структури тваринного населення в умовах експерименту. Відношення підстилкових форм з одного боку і ґрунтових форм із норниками – з іншого близьке до одиниці. Тільки у варіанті з забрудненням нікелем відзначене різке зростання показника $Ep/(Anec+End)$, що пов'язано з випадінням норників. Це явище, як видно, має випадковий характер. Восени, як і раніше, ізоляція сприяє збільшенню чисельності підстилкових форм тварин.

У табл. 52 наведені результати регресійного аналізу впливу топічної структури угруповання ґрунтових безхребетних на

Видовий склад топічних груп ґрунтової мезофауни центральної заплави р. Самара

Топічні групи	Види ґрунтових безхребетних
1	2
Епігейні	Araneomorpha
	Aranea sp. sp.
	Opilio redicorzevi
	Crustacea
	Protracheoniscus topcziewi Bor.
	Trachelipus rathkei C.L. Koch
	Insecta
	Carabidae sp.sp.
	Hypoganus cinctus
	Lepidoptera sp. sp.
	Silpha carinata Hbst.
	Staphilin (St.) caesareus Ceder.
	Stratiomyidae sp. sp.
	Therevidae
	Tipulidae sp. sp.
	Mollusca
	Cochlicopa lubrica (Mull.)
	Euomphalia strigella (Drap.)
	Pseudotrichia rubiginosa (A. Schm.)
	Retinella (P.) hammonis (Strom.)
	Succinea oblonga Drap.
	Succinea pfeifferi Rssm.
	Zonitoides nitidus (Mull)
	Myriapoda
	Brachyiulus jawlowskii (Lohmander, 1928)
	Lithobius forficatus L.
	Megaphyllum rossicum (Timotheew, 1897)
Monotarsobius crassipes L.K.	
Monotarsobius curtipes C.K.	
Schizothuranius dmitriewi (Timotheew, 1897)	
Oligochaeta	
Dendrobaena octaedra (Savigny, 1826)	
Dendrodrilus rubidus tenuis (Eisen, 1874)	
Eisenia nordenskioldi nordenskioldi (Eisen, 1879)	

Таблиця 50 (закінчення)

1	2	
Ендогейні	Insecta Asilidae sp. sp. Athous haemorrhoidalis F. Curculionidae sp.sp. Lepidoptera sp. sp. Rhagionidae sp. sp. Staphilinidae sp. sp. Tabanidae sp. sp.	
	Mollusca Limax sp.	
	Myriapoda Arctogeophilus macrocephalus Folkmanova, Dobroruka, 1960 Monotarsobius aeruginosus L.K.	
	Oligochaeta Allolobophora rosea rosea (Savigny, 1826) Enchytraeidae sp. sp. Octolasion lacteum (Oerley, 1885)	
	Норники	Myriapoda Geophilus proximus C.L. Koch
		Oligochaeta Octodrilus transpadanus (Rosa, 1884)

протеолітичну і целюлозолітичну активності. Для ситуації в грудні регресійна модель має значну пояснювальну силу і статистично достовірна. Ендогейні і епігейні групи сприяють зростанню протеолітичної активності і зниженню целюлозолітичної активності ґрунту в експериментальних умовах. Розходження цих груп мають кількісний характер. Ендогейні тварини в більшою мірою впливають на протеолітичну активність (значення параметра Beta дорівнює 0,60 і 0,37 для ендогейних і епігейних груп), а епігейні – на целюлозолітичну активність (Beta = -0,21 і -0,80 для ендогейних і епігейних груп відповідно).

Для ситуації квітня 2004 року статистично достовірною є регресійна модель, що відбиває вплив на протеолітичну активність

Функціональне розмаїття мезофауни...

($R^2=0,83$, $p=0,0105$). Модель впливу на целюлозолітичну активність відбиває значною мірою тенденції, ніж статистично достовірні процеси ($R^2=0,52$, $p=0,198$). Це пов'язано з тим, що з перемінних в аналізі тільки вплив ендогейних форм є достовірним ($p=0,07$). Між целюлозолітичною активністю і чисельністю власне ґрунтових форм існує негативний зв'язок. Чисельність ендогейних форм і норників позитивно відбивається на протеолітичній активності, а чисельність епігейних форм – негативно.

Таблиця 51

Топічна структура ґрунтової мезофауни в умовах експериментального забруднення ґрунту важкими металами

Період	Умова	Ізоляція	Anec	EndG	EpG	EpG/ (Anec+End)
1	2	3	4	5	6	7
Грудень	Ni 2	1		58,1	41,9	0,72
	Ni 2	2		42,1	57,9	1,37
	Ni 5	1		44,2	55,8	1,26
	Ni 5	2		46,4	53,6	1,16
	Pb 2	1		61,6	38,4	0,62
	Pb 2	2		48,8	51,2	1,05
	Pb 5	1		59,7	40,3	0,67
	Pb 5	2		65,3	34,7	0,53
	Контроль	1		50,6	49,4	0,98
	Контроль	2		49,2	50,8	1,03
Квітень	Ni 2	1	10,7	63,5	25,8	0,35
	Ni 2	2	1,0	42,4	56,5	1,30
	Ni 5	1	23,6	42,6	33,8	0,51
	Ni 5	2	28,7	25,8	45,6	0,84
	Pb 2	1	30,5	50,5	19,0	0,24
	Pb 2	2		58,1	41,9	0,72
	Pb 5	1		76,5	23,5	0,31
	Pb 5	2	41,9	36,6	21,6	0,27
	Контроль	1	22,4	41,3	36,3	0,57
	Контроль	2	10,8	39,0	50,2	1,01

Таблиця 51 (закінчення)

1	2	3	4	5	6	7
Жовтень	Ni 2	1	18,5	28,8	52,6	1,11
	Ni 2	2	1,0	24,9	74,1	2,86
	Ni 5	1	8,7	18,1	73,2	2,73
	Ni 5	2	23,2	16,0	60,8	1,55
	Pb 2	1	21,3	31,1	47,6	0,91
	Pb 2	2		43,5	56,5	1,30
	Pb 5	1		53,2	46,8	0,88
	Pb 5	2	16,1	25,7	58,3	1,40
	Контроль	1	19,1	36,3	44,6	0,81
	Контроль	2	6,5	27,6	65,8	1,93

Чисельність трофічних груп представлена в % від сумарної біомаси тваринного населення. Ізоляція: 1 – варіанти без ізоляції; 2 – варіанти з ізоляцією; *Anec* – норники; *End* – ендегейні; *Ep* – епігейні.

У жовтні 2004 року не відзначений вплив норників на протеолітичну і целюлозолітичну активності ґрунту. Характер впливу епігейних і ендегейних форм на активності ґрунту близький у якісному і кількісному аспектах. Ці групи сприяють збільшенню протеолітичної активності і зниженню целюлозолітичної активності ґрунту.

Угрупування рослин і тварин структуруються під впливом абіотичних (стохастичність навколишнього середовища) і біотичних (конкуренція, хижацтво) факторів. Трофічні рівні угруповань тварин можуть контролюватися ресурсами (висхідний ресурсний контроль) або хижаків (спадний контроль хижаків) [201; 220; 317; 355]. Передбачається, що сапрофаги, а також інші первинні руйнівники рослинних залишків, такі як бактерії і гриби, лімітовані ресурсами [201; 219]. Однак спадний контроль хижаків також може бути дуже важливим у структуруванні угруповань ґрунтових тварин [201; 219].

Експериментальне внесення вуглецю, азоту і фосфору призвело до збільшення біомаси ґрунтових організмів у природній лісовій екосистемі, при цьому максимум спостерігався при спільному внесенні всіх трьох

елементів [338]. Однак жодна з досліджених груп ґрунтових тварин (мезофауна) не реагувала паралельно змінам біомаси мікроорганізмів.

Очевидно, немає однозначного контролювального впливу ґрунтових мікроорганізмів на угруповання ґрунтових тварин. Проте деякі групи ґрунтових сапрофагів контролюються доступністю трофічних ресурсів.

Таблиця 52

Регресійний аналіз впливу топічної структури угруповання ґрунтових тварин на протеолітичну і целюлозолітичну активності ґрунту

Параметри	Beta	Std. Err.	B	Std. Err.	T(6)	p-рівень
1	2	3	4	5	6	7
Грудень 2003 року						
Протеолітична активність, $R^2=0,78$, $p=0,0048$						
Вільний член			14,14	4,42	3,20	0,02
Ендегейні	0,60	0,23	2,54	0,95	2,67	0,03
Епігейні	0,37	0,23	1,77	1,07	1,65	0,14
Целюлозолітична активність, $R^2=0,89$, $p=0,0042$						
Вільний член			45,51	3,06	14,88	0,00
Ендегейні	-0,21	0,16	-0,87	0,66	-1,32	0,23
Епігейні	-0,80	0,16	-3,72	0,74	-5,01	0,00
Квітень 2004 року						
Протеолітична активність, $R^2=0,83$, $p=0,0105$						
Вільний член			67,83	3,73	18,20	0,00
Норники	0,42	0,17	2,23	0,91	2,46	0,05
Ендегейні	0,59	0,17	2,35	0,70	3,37	0,02
Епігейні	-0,54	0,17	-2,61	0,83	-3,14	0,02
Целюлозолітична активність, $R^2=0,52$, $p=0,198$						
Вільний член			30,40	4,74	6,42	0,00
Норники	-0,24	0,29	-0,96	1,15	-0,83	0,44
Ендегейні	-0,63	0,29	-1,93	0,89	-2,18	0,07
Епігейні	0,18	0,29	0,65	1,05	0,61	0,56

Таблиця 52 (закінчення)

1	2	3	4	5	6	7
Жовтень 2004 року						
Протеолітична активність, $R^2=0,67$, $p=0,069$						
Вільний член			63,64	4,42	14,40	0,00
Норники	0,16	0,24	0,40	0,60	0,66	0,53
Ендогейні	0,61	0,24	1,15	0,45	2,55	0,04
Епігейні	0,57	0,24	1,34	0,55	2,41	0,05
Целюлозолітична активність, $R^2=0,89$, $p=0,003$						
Вільний член			33,26	2,89	11,50	0,00
Норники	0,15	0,14	0,40	0,39	1,04	0,34
Ендогейні	-0,50	0,14	-1,07	0,30	-3,60	0,01
Епігейні	-0,76	0,14	-2,00	0,36	-5,52	0,00

Умовні позначки: Beta – стандартизований регресійний коефіцієнт; B – не стандартизований регресійний коефіцієнт; Std. Err. – стандартна помилка.

Наприклад, дощові черв'яки можуть конкурувати з мікроорганізмами за доступні ресурси вуглецю (у формі глюкози). В умовах, що сприяють зростанню мікроорганізмів (доступний вуглець, фосфор і азот) дощові черв'яки можуть виявитися підлеглими конкурентами [338]. При збільшенні біомаси мікроорганізмів біомаса дощового черв'яка *A. rosea* значно знижувалася [338].

Таким чином, наше дослідження і дані, що наводяться в літературі, свідчать про важливість взаємодії ґрунтових тварин з мікрофлорою. Ця взаємодія впливає на структуру тваринного населення й особливості його функціонування. Така взаємодія дуже чутлива до зовнішніх впливів, особливо токсичного впливу важких металів.

3.6. РОЗМАЇТТЯ І ФУНКЦІОНУВАННЯ МОДЕЛЬНОЇ ЕКОСИСТЕМИ

3.6.1. Дощові черв'яки в умовах експериментального забруднення ґрунту нікелем та свинцем у присутності пшениці

Більшість екотоксикологічних робіт вивчають вплив токсичних речовин на окремі види живих організмів або їх угруповання в цілому. При вивченні впливу токсикантів на окремий вид можна дізнатися про реакцію біологічної системи на токсичний вплив на рівні організму. При вивченні впливу на екосистему в цілому виникає проблема інтерпретації результатів, тому що кожна екосистема дуже складна і простежити функціональні зв'язки, які змінюються в забрудненому середовищі, дуже важко. Дана робота має на меті вивчення реакції гетеротрофного організму *Eisenia fetida* на забруднення ґрунту важкими металами - нікелем та свинцем за присутності автотрофа – пшениці.

Наявний рівень досліджень дозволяє визначити особливості впливу важких металів на дощових черв'яків і надати кількісну характеристику реагування цих ґрунтових тварин на токсиканти. Так, у роботі [89] було вивчено ефект свинцю на дощового черв'яка *Dendrobaena rubida* в умовах різної кислотності ґрунту. Після 4 місяців експозиції при рН 4,5 кількість коконів, що з'явилися від однієї особини, кількість виводків з одного кокона, процент коконів, який дав виводки, було зменшено на 75, 100 і 100% відповідно при концентрації свинцю в ґрунті 500 мкг/г, у той час як при концентрації 100 мкг/г не спостерігалось ніякого ефекту. При рН 5,5 і 6,5 свинець не впливав у досліджуваних концентраціях на параметри, які були виміряні в дощових черв'яках. Spurgeon та Norpin [360] вивчали вплив свинцю (в формі нітрату) на виживання, зростання, продукцію коконів та життєздатність коконів дощового черв'яка *Eisenia fetida* в штучному OECD ґрунті (OECD – Organization for Economic Cooperation and Development – організація, під егідою якої встановлено стандарт проведення екотоксикологічних досліджень). Мінімальне значення EC_{50} в 1629 мкг/г було отримане для продукції коконів. У дослідженні Spurgeon et al. [364] дорослих дощових черв'яків *Eisenia fetida* утримували

в забрудненому штучному ґрунті (рН 6,3) протягом 8 тижнів з метою вивчення впливу свинцю (в формі нітрату) на їх виживання та зростання. Обчислене значення LC_{50} склало 3760 мкг/г, а EC_{50} для продукції коконів – 1940 мкг/г. В експерименті, який було проведено протягом 14 днів, LC_{50} нітрату свинцю було встановлено 5941 мкг/г [297]. При вивченні впливу свинцю (в формі ацетату) на дощового черв'яка *Eisenia fetida* встановлено, що найвразливішим параметром була продукція коконів. В експерименті, який відбувався протягом 8 тижнів, концентрація свинцю 4000 мкг/г призводила до скорочення на 50% продукції коконів, у той час як концентрація 2000 мкг/г не мала ефекту. У тесті протягом 20 тижнів концентрація свинцю 5000 мкг/г спричинила зниження продукції коконів до 28%, у той час як концентрація 1000 мкг/г не мала ефекту [265].

Вплив нікелю (доданого до кінського перегною в формі ацетату) на дощового черв'яка *Eisenia fetida* було вивчено в роботі [265]. Встановлено, що найбільш чутливим параметром є продукція коконів. В експерименті, який відбувався протягом 8 тижнів, концентрація нікелю 300 мкг/г спричинила зниження на 41% продукції коконів, в той час при концентрації 200 мкг/г впливу не відбулося. Після експозиції 20 тижнів концентрація нікелю 200 мкг/г знизила продукцію коконів на 23%, а при концентрації 100 мкг/г черв'яки не зазнали впливу. Показник LC_{50} для нікелю для дощового черв'яка *Eisenia fetida* після експозиції 14 діб визначений 757 мкг/г [297]. У дослідженні для визначення ефекту нікелю на дощового черв'яка *Lumbricus rubellus* був використаний піщаний ґрунт (рН 7,3, 8% органічної речовини). Після 12 діб експозиції концентрація нікелю 1000 мкг/г спричинила зниження виживання тварин на 31%, а концентрація 150 мкг/г не вплинула на черв'яків [257].

На підставі вивчення впливу важких металів на дощових черв'яків екологічно значуща концентрація нікелю встановлена в 200 мкг/г, а для свинцю – 500 мкг/г [182].

Для вивчення впливу важких металів – нікелю і свинцю – на дощового черв'яка *Eisenia fetida* був проведений лабораторний експеримент. У посудини по 0,5 л кожна був внесений ґрунт (чорнозем звичайний), а також статевозрілі особини дощового черв'яка *Eisenia fetida* у кількості 6 екземплярів на кожную посудину. У

половину посудин засіяне насіння пшениці. У ґрунт внесені важкі метали – нікель і свинець. Контролем служили посудини без забруднення з пшеницею і без пшениці. Нікель внесений у ґрунт у формі нітрату з розрахунку для досягнення концентрації 46 і 115 мкг/г, що еквівалентно 2 і 5 ГДК цього елемента в ґрунті. Свинець внесений у концентрації 40 і 100 мкг/г, що також відповідає 2 і 5 ГДК цього металу в ґрунті. Через 2, 4, 8 і 12 тижнів був зроблений вимір ваги дощових черв'яків, їх кількості, числа проростків пшениці та біомаси.

Таблиця 53

Динаміка зміни біомаси *Eisenia fetida* при забрудненні ґрунту нікелем і свинцем (в мг живої ваги)

Забруднення	Пшениця	Початок	2 тижні	4 тижні	8 тижнів	12 тижнів	Середній приріст, у % на місяць
Контроль	Відсутня	296	339	358	396	481	18,15
	Присутня	297	333	343	376	455	15,24
Ni 2 ГДК	Відсутня	297	331	343	392	444	14,38
	Присутня	280	325	314	321	383	11,72
Ni 5 ГДК	Відсутня	364	305	256	277	319	-10,34
	Присутня	386	285	177	203	249	-22,63
Pb 2 ГДК	Відсутня	331	335	335	346	426	7,23
	Присутня	350	376	399	429	491	12,25
Pb 5 ГДК	Відсутня	324	304	253	246	298	-6,95
	Присутня	329	321	303	316	402	3,81

У табл. 53 представлена динаміка зміни біомаси дощових черв'яків *Eisenia fetida* в умовах забруднення ґрунту нікелем і свинцем. У контрольних умовах у присутності пшениці швидкість приросту біомаси дощових черв'яків трохи нижча (у середньому 15,24% на місяць), ніж без пшениці (середній приріст 18,15% на місяць). Розбіжності у швидкості приросту в присутності пшениці починають виникати через 2 тижні від моменту початку експерименту. При концентрації в ґрунті нікелю 2 ГДК швидкість зростання біомаси дощових черв'яків знижується. У середньому вона складає 11,72 і

14,38% на місяць у присутності пшениці і без неї відповідно. При наростанні токсичного впливу нікелю до рівня 5 ГДК відбувається вже не приріст біомаси, а її втрата. У середньому втрата біомаси складає 22,63 і 10,34% на місяць у присутності пшениці і без неї відповідно. Однак зниження біомаси протягом експерименту не є монотонним. У перший період тривалістю один місяць відбувається різке зниження біомаси на 32–76%, а потім біомаса поступово зростає, але загальний підсумок за період експерименту є негативним.

При забрудненні ґрунту свинцем у концентрації 2 ГДК швидкість приросту біомаси дощових черв'яків складає 12,25 і 7,23% у присутності і без пшениці відповідно.

Таблиця 54

Динаміка зміни числа *Eisenia fetida* при забрудненні ґрунту нікелем і свинцем

Забруднення	Пшениця	Початок	2	4	8	12
			тижні	тижні	тижнів	тижнів
Контроль	Відсутня	6	6	5	4	4
	Присутня	6	6	5	4	4
Ni 2 ГДК	Відсутня	6	6	4	3	3
	Присутня	6	6	4	3	3
Ni 5 ГДК	Відсутня	6	6	5	5	4
	Присутня	6	6	6	3	2
Pb 2 ГДК	Відсутня	6	6	5	5	4
	Присутня	6	6	6	6	5
Pb 5 ГДК	Відсутня	6	6	5	3	2
	Присутня	6	6	5	5	3

Без пшениці в цих умовах забруднення істотний приріст ваги відзначений тільки в останній місяць експерименту і він склав 23%. Протягом двох місяців перебування в забрудненому ґрунті без пшениці зростання біомаси тварин практично не відбувалося. При концентрації свинцю в ґрунті 5 ГДК у присутності пшениці відбувається приріст ваги черв'яків на 3,81%, а без пшениці – зниження ваги на 6,95%. У присутності пшениці зниження ваги відбувається в перший місяць, у другий місяць зміни ваги практично не відбувається, а протягом третього місяця відбувається різке компенсаторне

зростання. За останній місяць експерименту приріст ваги складає 27%. За відсутності пшениці процес трохи уповільнений у часі. Період зниження ваги займає два місяці, а потім відбувається не таке сильне, але досить істотне зростання біомаси тварин у 21% за третій місяць. Таким чином, у присутності пшениці при забрудненні ґрунту свинцем швидкість зростання біомаси дощових черв'яків вища, ніж без пшениці.

Крім зміни біомаси тварин, у процесі експерименту відбувалася зміна числа тварин як наслідок процесу смертності. У більш екстремальних умовах збільшується зростання смертності. У табл. 54

Таблиця 55

Регресійний аналіз впливу забруднення ґрунту нікелем, біомаси пшениці і часу експозиції на кількість дощових черв'яків в експерименті ($R^2=0,98$, $F=124,77$, $p=0,000$)

Перемінні	Коефіцієнти	Стандартна помилка	t-статистика	P-значення
Y-перетинання	15,89	9,24	1,72	0,12
Рівень забруднення	-2,33	0,75	-3,10	0,01
Пшениця	9,67	2,48	3,90	0,00
Час	0,22	0,21	1,01	0,34
Рівень*Час	-0,16	0,07	-2,47	0,03

Таблиця 56

Регресійний аналіз впливу забруднення ґрунту свинцем, біомаси пшениці і часу експозиції на кількість дощових черв'яків в експерименті ($R^2=0,97$, $F=90,71$, $p=0,000$)

Перемінні	Коефіцієнти	Стандартна помилка	t-статистика	P-значення
Y-перетинання	5,13	1,04	4,95	0,00
Рівень забруднення	-0,33	0,11	-3,01	0,01
Пшениця	0,30	0,29	1,03	0,33
Час	0,06	0,03	2,10	0,06
Рівень*Час	-0,04	0,01	-4,71	0,00

наведені дані про кількість тварин, що вижили на різних етапах експерименту.

Для виявлення взаємозв'язків, що визначають інтенсивність процесів смертності при забрудненні ґрунту важкими металами в присутності пшениці, нами був проведений регресійний аналіз. Як змінні, котрі впливають на кількість дощових черв'яків, обраний рівень забруднення, біомаса пшениці, час експозиції і взаємодія рівня забруднення і часу експозиції. Регресійний аналіз проведений окремо для умов забруднення ґрунту нікелем і свинцем. Результати наведені в табл. 55 і 56. Регресійна модель для забруднення ґрунту нікелем описує 98% мінливості числа екземплярів дощових черв'яків у процесі експерименту і статистично достовірною. Статистично достовірними є коефіцієнти моделі,

Таблиця 57

Динаміка зміни біомаси особин дощових черв'яків при забрудненні ґрунту нікелем і свинцем (в мг живої ваги)

Забруднення	Пшениця	Початок	2	4	8	12
			тижні	тижні	тижнів	тижнів
Контроль	Відсутня	49,31	46,11	52,00	60,00	52,50
	Присутня	49,54	48,33	50,00	60,00	52,50
Ni 2 ГДК	Відсутня	49,54	43,89	40,00	40,00	31,67
	Присутня	46,62	43,89	42,50	31,67	31,67
Ni 5 ГДК	Відсутня	51,67	36,67	36,00	24,00	19,00
	Присутня	48,33	32,50	22,78	25,00	22,50
Pb 2 ГДК	Відсутня	55,14	43,89	44,00	35,00	36,25
	Присутня	58,33	49,44	41,67	32,78	32,00
Pb 5 ГДК	Відсутня	54,07	38,33	31,60	31,67	32,50
	Присутня	54,91	41,67	40,80	31,60	33,33

що відбивають вплив на кількість черв'яків рівня забруднення, біомаси пшениці і взаємодії забруднення і часу експозиції. Вплив часу як фактора смертності не вірогідний.

Забруднення ґрунту сприяє зростанню смертності черв'яків, у той час як пшениця виступає в ролі протектора, що зм'якшує негативний вплив токсиканта. У процесі експерименту смертність зумовлена не часом, тому що час проведення експерименту менший часу життя цього виду дощових черв'яків. Фактор часу переломлюється через рівень

забруднення ґрунту. Смертність тим вища, чим тривалішою є експозиція в більш агресивному середовищі існування.

Регресійна модель при забрудненні ґрунту свинцем описує 97% мінливості числа дощових черв'яків в експерименті і є статистично достовірною. При забрудненні ґрунту свинцем захисна функція рослини

Таблиця 58

Регресійний аналіз впливу забруднення ґрунту нікелем, біомаси пшениці і часу експозиції на біомасу особин дощових черв'яків в експерименті
($R^2=0,98$, $F=109,37$, $p=0,000$)

Перемінні	Коефіцієнти	Стандартна помилка	t-статистика	P-значення
Y-перетинання	34,15	11,82	2,89	0,02
Рівень забруднення	-12,01	4,55	-2,64	0,03
Пшениця	3,40	3,45	0,99	0,36
Час	-1,85	2,24	-0,83	0,44
Рівень*Пшениця	3,55	1,79	1,98	0,09
Рівень*Час	2,19	0,97	2,25	0,06
Пшениця*Час	0,93	0,55	1,69	0,13
Рівень*Пшениця*Час	-0,93	0,43	-2,18	0,07

Таблиця 59

Регресійний аналіз впливу забруднення ґрунту свинцем, присутності проростків пшениці і часу експозиції на біомасу особин дощових черв'яків в експерименті
($R^2=0,98$, $F=47,54$, $p=0,000$)

Перемінні	Коефіцієнти	Стандартна помилка	t-статистика	P-значення
Y-перетинання	30,99	9,19	3,37	0,01
Рівень забруднення	1,10	1,65	0,67	0,53
Пшениця	5,37	2,52	2,13	0,07
Час	0,36	1,22	0,30	0,77
Рівень*Пшениця	-1,15	0,79	-1,45	0,19
Рівень*Час	-0,04	0,21	-0,19	0,85
Пшениця*Час	-0,07	0,31	-0,22	0,83
Рівень*Пшениця*Час	-0,01	0,12	-0,12	0,91

виражена статистично не вірогідно і виявляється у формі тенденції. Крім того, інтенсивність токсичного впливу свинцю в обраному діапазоні концентрацій нижча, ніж токсичного впливу нікелю. Ця розбіжність спостерігається при порівнянні відповідних коефіцієнтів регресійних моделей.

У табл. 57 наведена динаміка зміни середньої ваги особин дощових черв'яків в умовах експерименту. Біомаса тварин є істотним екологічним показником, що відбиває інтенсивність участі тварин у функціонуванні екосистеми. При аналізі токсичного впливу важких металів на екосистемному рівні функціональний аспект дуже важливий.

Результати регресійного аналізу, що дозволив розкрити характер впливу ряду факторів на середню вагу особин дощових черв'яків, наведені в табл. 58 і 59. Як фактори, що впливають на біомасу особин дощових черв'яків, нами розглянуті рівень забруднення ґрунту важкими металами, біомаса пшениці, час експозиції, взаємодія рівня забруднення з біомасою пшениці, взаємодія рівня забруднення з часом, а також взаємодія рівня забруднення, біомаси пшениці і часу експозиції.

В умовах забруднення ґрунту нікелем на біомасу особин дощових черв'яків статистично вірогідно впливають рівень забруднення, взаємодія рівня забруднення і біомаси пшениці, рівня забруднення і часу експозиції і потрійна взаємодія «Рівень*Пшениця*Час». Закономірно, забруднення сприяє зниженню біомаси особин дощових черв'яків.

Цікавий характер впливу пшениці на біомасу особин черв'яків. Позитивний вплив пшениці виявляється тим більше, чим вищий рівень забруднення, тому що достовірним є коефіцієнт моделі, що відбиває вплив фактора «Рівень*Пшениця», а вплив фактора однієї біомаси пшениці «Пшениця» не є достовірним. Як чітко виражену тенденцію можна розглядати позитивний вплив пшениці з часом (фактор «Пшениця*Час», рівень значимості 0,13).

Окремо фактори забруднення і часу експозиції негативно впливають на біомасу особин дощових черв'яків. Однак взаємодія «Рівень*Час» має позитивний знак впливу на біомасу. Як видно, цей фактор відбиває адаптивні процеси, що відбуваються в організмі дощових черв'яків у відповідь на забруднення з часом.

Очевидно, що реакція організму тим сильніша, чим вищий рівень забруднення, й адаптивна реакція наростає з часом.

При забрудненні ґрунту свинцем вплив токсичного фактора на біомасу особин дощових черв'яків виявляється тільки у вигляді тенденції – рівні значимості відповідних коефіцієнтів не високі. Це цілком відповідає літературним даним, де екологічно значимий рівень забруднення ґрунту свинцем для дощових черв'яків визначений у 500 мкг/г [182], що істотно вище, ніж максимально випробувана в експерименті концентрація. Статистично достовірним є позитивний вплив біомаси пшениці на біомасу дощових черв'яків в умовах забруднення ґрунту свинцем. Інші фактори не є такими, що статистично вірогідно впливають на біомасу черв'яків.

Таким чином, проведений експеримент показав, що на особливості реакції дощових черв'яків на забруднення ґрунту нікелем і свинцем істотно впливає екологічне оточення тварин у вигляді автотрофного блоку. Експериментальна модель у найпростішому вигляді показує мінливість чутливості тварин до забруднення при зміні розмаїтості екосистеми. Варіант експерименту без рослини – це екосистема, що складається з трьох блоків: ґрунт–мікроорганізм–тварина. Ускладнення екосистеми

Таблиця 60

Кількість проростків пшениці в експерименті

Токсикант	Рівень забруднення	Дощові черв'яки	1 тиж-день	2 тиж-ні	3 тиж-ні	4 тиж-ні	8 тижнів	12 тижнів
Нікель	Контроль	Відсутні	15	16	14	13	5	10
		Присутні	17	22	22	21	21	12
	2 ГДК	Відсутні	13	13	14	14	9	7
		Присутні	20	22	17	17	18	12
	5 ГДК	Відсутні	14	14	15	13	13	11
		Присутні	16	18	19	19	9	9
Свинець	Контроль	Відсутні	15	16	14	13	5	10
		Присутні	17	22	22	21	21	12
	2 ГДК	Відсутні	10	13	10	9	7	7
		Присутні	16	16	17	15	7	11
	5 ГДК	Відсутні	11	12	12	12	7	8
		Присутні	10	13	14	12	10	9

автотрофним блоком значно пом'якшує гостроту токсичного впливу як нікелю, так і свинцю.

3.6.2. Реакція проростків пшениці на забруднення ґрунту нікелем і свинцем в експерименті

В експериментальних умовах проводилося вивчення впливу трьох факторів на динаміку зростання пшениці – різних доз нікелю і свинцю в ґрунті, а також присутності в ґрунті дощових черв'яків *Eisenia fetida*. У контрольних умовах без внесення токсика-

Таблиця 61

Середня вага одного проростка пшениці (в г)

Токсикант	Рівень забруднення	Дощові черв'яки	1 тиж-день	2 тиж-ні	3 тиж-ні	4 тиж-ні	8 тиж-нів	12 тиж-нів
Нікель	Контроль	Відсутні	0,10	0,14	0,17	0,18	0,19	0,18
		Присутні	0,09	0,16	0,19	0,20	0,22	0,23
	2 ГДК	Відсутні	0,08	0,15	0,19	0,19	0,21	0,31
		Присутні	0,09	0,15	0,17	0,18	0,18	0,19
	5 ГДК	Відсутні	0,08	0,12	0,19	0,19	0,27	0,24
		Присутні	0,09	0,15	0,19	0,23	0,28	0,29
Свинець	Контроль	Відсутні	0,10	0,14	0,17	0,18	0,19	0,18
		Присутні	0,09	0,16	0,18	0,21	0,18	0,23
	2 ГДК	Відсутні	0,08	0,13	0,15	0,17	0,17	0,23
		Присутні	0,08	0,15	0,17	0,19	0,25	0,21
	5 ГДК	Відсутні	0,09	0,14	0,16	0,17	0,22	0,28
		Присутні	0,07	0,16	0,17	0,19	0,18	0,24

нтів кількість проростків пшениці в присутності дощових черв'яків перевищувала варіанти, де черв'яки були відсутні (табл. 60). У середньому за період експерименту кількість проростків у варіанті з черв'яками в 1,51 раза більша, ніж без черв'яків ($F=9,2$, $p=0,009$). Відомо, що дощові черв'яки є динамічними учасниками ґрунтових екосистем. Вони споживають органічні залишки і полегшують перерозподіл органічної речовини по ґрунтовому профілю [262; 337; 408]. Існує безліч досліджень, у яких показано вплив дощових черв'яків на потік поживних речовин у ґрунті. Виявлено, що копроліти дощових черв'яків містять підвищену кількість NH_4 , NO_3 , Mg, K і P щодо навколишнього ґрунту [200; 255; 304; 369]. Мікробіальна трансформа-

ція азоту, пов'язана з норами дощових черв'яків, сприяє зростанню нітрифікації і денітрифікації. Таким чином, дощові черв'яки як фактор, що поліпшує умови зростання рослин, чітко проявили себе в експерименті.

При рівні забруднення нікелем 2 ГДК варіанти експерименту по числу проростків пшениці з черв'яками і без них розрізняються в 1,54 раза ($F=11,81$, $p=0,004$). При концентрації нікелю 5 ГДК кількість проростків розрізняється в 1,15 раза, але це розходження не можна

Таблиця 62

Регресійний аналіз впливу забруднення ґрунту нікелем, дощових черв'яків і часу на кількість проростків пшениці в експерименті

($R^2=0,78$, $F=14,18$, $p=0,000$)

Перемінні	Коефіцієнти	Стандартна помилка	t-статистика	P-значення
У-перетинання	9,04	3,68	2,46	0,02
Рівень забруднення	0,11	1,16	0,09	0,93
Дощові черв'яки	6,69	2,33	2,87	0,01
Час	-1,22	0,58	-2,09	0,05
Забруднення*Черв'яки	-0,32	0,74	-0,43	0,67
Забруднення*Час	0,32	0,18	1,74	0,09
Черв'яки*Час	0,37	0,37	0,99	0,33
Забруднення*Черв'яки*Час	-0,21	0,12	-1,78	0,09

визнати статистично достовірним ($F=1,87$, $p=0,193$). Подібна картина спостерігається і при забрудненні ґрунту свинцем. При концентрації свинцю в ґрунті 2 ГДК наявність дощових черв'яків збільшує кількість проростків у 1,5 раза ($F=10,4$, $p=0,006$), а при 5 ГДК – у 1,11 раза ($F=1,08$, $p=0,32$), що є не достовірним розходженням. Таким чином, з наростанням рівня забруднення ґрунту нікелем і свинцем позитивний вплив дощових черв'яків на кількість проростків пшениці знижується (табл. 61).

Кількість проростків пшениці в процесі експерименту не залежить від рівня забруднення ґрунту нікелем і свинцем, за винятком варіанта експерименту зі свинцем у присутності дощових черв'яків. У зазначено-

му варіанті при внесенні в ґрунт 2 ГДК свинцю кількість проростків знижується в 1,31 раза ($F=5,02, p=0,04$), а при наростанні забруднення до 5 ГДК кількість проростків знижується ще в 1,25 раза порівняно з попереднім рівнем забруднення ($F=4,23, p=0,05$).

Таким чином, в обраному діапазоні рівнів забруднення ґрунту токсикантами пшениця демонструє значний рівень толерантності, що виявляється у відносній стійкості числа проростків до токсично-

Таблиця 63

Регресійний аналіз впливу забруднення ґрунту нікелем, дощових черв'яків і часу на кількість проростків пшениці в експерименті
($R^2=0,78, F=14,18, p=0,000$)

Перемінні	Коефіцієнти	Стандартна помилка	t-статистика	P-значення
У-перетинання	6,39	4,47	1,43	0,16
Рівень забруднення	1,04	1,41	0,74	0,47
Дощові черв'яки	8,34	2,83	2,95	0,01
Час	-0,58	0,71	-0,82	0,42
Забруднення*Черв'яки	-1,59	0,89	-1,77	0,09
Забруднення*Час	0,02	0,22	0,08	0,94
Черв'яки*Час	-0,09	0,45	-0,21	0,83
Забруднення*Черв'яки*Час	0,04	0,14	0,25	0,80

го впливу. Дощові черв'яки є сильним чинником, що визначає характер динаміки щільності проростків пшениці і модулює вплив токсикантів на пшеницю.

У процесі експерименту змінювалася як кількість проростків, так і їх середня вага. Динаміка зміни ваги проростків показана в табл. 62. Вплив присутності дощових черв'яків на середню вагу проростків пшениці не вірогідний статистично для обох токсикантів при усіх випробуваних рівнях забруднення. Істотні розходження в абсолютних значеннях ваги одного проростка і динаміки їх зростання спостерігалися останні 8–12 тижнів експерименту.

Ці зміни ми пов'язуємо зі зміною числа проростків, а точніше, з щільністю проростків на одиницю площі поверхні ґрунту. Кореляція між кількістю проростків і їх вагою на 12-й тиждень експерименту складає $-0,58$. Як видно, забруднення в обраному діапазоні концентрацій не здійснює прямого впливу на середню вагу проростка, однак має опосередкований вплив через щільність проростків.

Таблиця 64

Біомаса проростків пшениці в експерименті (в г)

Токсикант	Рівень забруднення	Дощові черв'яки	1 тиждень	2 тижні	3 тижні	4 тижні	8 тижнів	12 тижнів
Нікель	Контроль	Відсутні	1,50	2,24	2,38	2,34	0,95	1,80
		Присутні	1,53	3,52	4,18	4,20	4,62	2,76
	2 ГДК	Відсутні	1,04	1,95	2,66	2,66	1,89	2,17
		Присутні	1,80	3,30	2,89	3,06	3,24	3,12
	5 ГДК	Відсутні	1,12	1,96	2,85	2,73	3,51	2,64
		Присутні	1,44	2,70	3,61	4,37	2,52	2,61
Свинець	Контроль	Відсутні	1,50	2,24	2,38	2,34	0,95	1,80
		Присутні	1,53	3,52	4,18	4,20	4,62	2,76
	2 ГДК	Відсутні	0,80	1,69	1,50	1,53	1,33	1,61
		Присутні	1,28	2,40	2,89	2,85	1,54	3,19
	5 ГДК	Відсутні	0,99	1,68	1,92	2,16	1,47	2,24
		Присутні	0,90	2,08	2,38	2,28	1,95	2,16

Для того, щоб зрозуміти роль основних факторів, що впливають на зміну числа проростків пшениці в експерименті, нами був проведений множинний регресійний аналіз. За перемінні, котрі можуть впливати на досліджуваний показник, нами обрані рівень забруднення, фактор присутності дощових черв'яків, час експозиції, взаємодії забруднення ґрунту і присутності дощових черв'яків, забруднення – час експозиції, черв'яки – часекспозиції і забруднення – черв'яки – час експозиції. Результати аналізу для нікелю і свинцю показані в табл. 63 і 64.

В умовах забруднення ґрунту нікелем позитивний вплив на кількість проростків пшениці здійснюють дощові черв'яки ($p=0,01$) і цей вплив згодом не змінюється (для фактора "Черв'яки*Час" $p=0,33$). З часом експерименту кількість проростків зменшується

Таблиця 65

Регресійний аналіз впливу забруднення ґрунту важкими металами, дощових черв'яків, числа проростків і часу на біомасу пшениці в експерименті
($R^2=0,75$, $F=10,09$, $p=0,000$)

Перемінні	Коефіцієнти	Стандартна помилка	t-статистика	P-значення
Нікель				
Y-перетинання	-1,36	0,95	-1,44	0,16
Рівень забруднення (1)	-0,06	0,27	-0,24	0,81
Дощові черв'яки (2)	-0,90	0,62	-1,45	0,16
Час (3)	0,13	0,15	0,88	0,39
1*2	0,08	0,17	0,46	0,65
1*3	0,00	0,05	0,00	1,00
2*3	0,04	0,09	0,44	0,66
1*2*3	0,01	0,03	0,24	0,81
Кількість проростків	0,28	0,04	6,26	0,00
Свинець				
Y-перетинання	-0,86	0,61	-1,40	0,17
Рівень забруднення (1)	-0,16	0,19	-0,85	0,40
Дощові черв'яки (2)	-0,73	0,43	-1,71	0,10
Час (3)	-0,02	0,10	-0,17	0,86
1*2	0,18	0,12	1,41	0,17
1*3	0,04	0,03	1,44	0,16
2*3	0,13	0,06	2,16	0,04
1*2*3	-0,03	0,02	-1,74	0,09
Кількість проростків	0,24	0,03	9,52	0,00

(регресійний коефіцієнт $-1,22$, $p=0,05$). Забруднення в цілому не здійснює істотного впливу на досліджуваний показник ($p=0,93$), однак з часом забруднення ґрунту набуває значення у відношенні числа проростків.

Незважаючи на те, що дощові черв'яки впливають на кількість проростків, а також на позитивне значення взаємодії забруднення–час, потрібна взаємодія забруднення–черв'яки–час має достовірний негативний вплив. Це свідчить про те, що наприкінці експерименту (зростає значення фактора часу) при високих рівнях забруднення в присутності дощових черв'яків відбувається зниження числа проростків пшениці.

Забруднення ґрунту свинцем не здійснює прямого достовірного впливу на кількість проростків пшениці в експерименті в обраному діапазоні доз токсиканта. Як у випадку з нікелем, при забрудненні ґрунту свинцем дощові черв'яки стимулюють кількість проростків пшениці. Ця стимуляція не залежить від часу. Закономірно, що з часом відбувається зменшення числа проростків і у варіанті зі свинцем.

Таким чином, у випадках з обома важкими металами – нікелем і свинцем – характер реакції числа проростків на умови експерименту досить подібний як у якісному, так і в кількісному аспектах. Дощові черв'яки або стимулюють появу проростків пшениці, або запобігають їхній передчасній загибелі, що природним чином відбувається з часом. Стимулювальний вплив дощових черв'яків на зростання рослин відзначається в ряді досліджень [126; 180]. Токсичний вплив на кількість проростків не значний, він значною мірою передається за допомогою впливу токсикантів на дощових черв'яків, що наростає згодом. У табл. 65 показана динаміка зміни біомаси пшениці в експерименті. В обраному діапазоні концентрацій токсикантів складно виявити залежність між рівнем токсичного забруднення ґрунту і біомасою рослин.

Наші дані узгоджуються з літературними відомостями про резистентність рослин до важких металів. Вміст свинцю в ґрунті значно впливав на врожайність крес-салату і моркви [108]. Фітотоксичність металу стосовно крес-салату проявилася при дозах, що перевищують 250 мг/кг. Стосовно моркви свинець менше токсичний, зниження врожайності на 10% відзначене тільки при дозах понад 500 мг/кг. Вплив нікелю на ріст брюссельської капусти

Таблиця 66

Дисперсійний аналіз впливу рівня забруднення ґрунту нікелем, дощових черв'яків і пшениці на протеолітичну активність ґрунту в експерименті

Параметри	Сума квадратів	Ступені свободи	Середн. квадр. ефекту	F-значення	p-рівень
У-перетинання	26,71	1,00	26,71	3356,97	0,00
Рівень забруднення (1)	0,80	2,00	0,40	50,23	0,00
Дощові черв'яки (2)	0,04	1,00	0,04	4,95	0,03
Пшениця (3)	0,97	1,00	0,97	121,86	0,00
1*2	0,01	2,00	0,00	0,45	0,64
1*3	0,49	2,00	0,24	30,74	0,00
2*3	0,01	1,00	0,01	1,30	0,26
1*2*3	0,03	2,00	0,01	1,65	0,20
Помилка	0,86	108,00	0,01		

відзначався при концентрації металу вище 5 ммоль, а на зростання саджанців помідора – вище 3 ммоль [154]. Таким чином, при рівні забруднення ґрунту нікелем і свинцем до 115 і 100 мг/кг, що є досить значним, продуктивність рослин може не реагувати на токсичне навантаження.

Для виявлення механізмів, що лежать в основі зміни біомаси пшениці в експерименті, нами проведений регресійний аналіз. Поряд з перемінними, задіяними у попередньому варіанті аналізу, вивчено вплив числа проростків на біомасу. Як у випадку з нікелем, так і у випадку зі свинцем (табл. 66) ведучою перемінною, яка визначає біомасу пшениці, є чисельність проростків. При забрудненні ґрунту свинцем, крім щільності рослин, на їх біомасу статистично вірогідно впливає фактор присутності дощових черв'яків, що наростає з часом (фактор «Черв'яки*Час» – рівень значимості – 0,04), а також у вигляді чітко вираженої тенденції виступає фактор потрібної взаємодії «Забруднення*Черв'яки*Час» (рівень значимості – 0,09).

Таким чином, динаміка найважливішого екологічного показника – біомаси рослини – найбільшою мірою визначається фактором

щільності рослин, що у свою чергу зазнає впливу від токсичних речовин, ґрунтових тварин і часу експозиції.

3.6.3. Розмаїття експериментальної екосистеми і динаміка біологічної активності ґрунту

Для вивчення впливу ґрунтових тварин на різні властивості ґрунтів, протікання ґрунтоутворювальних процесів і динаміки мікробіальної активності широко використовуються польові і лабораторні експерименти. Лабораторні експерименти проводяться в мікрокосмах – ємкостях, у яких моделюються умови природних екосистем, або їхніх компонентів. План лабораторного експерименту є дуже поширеним засобом організації дослідження для подальшої обробки результатів методами дисперсійного і

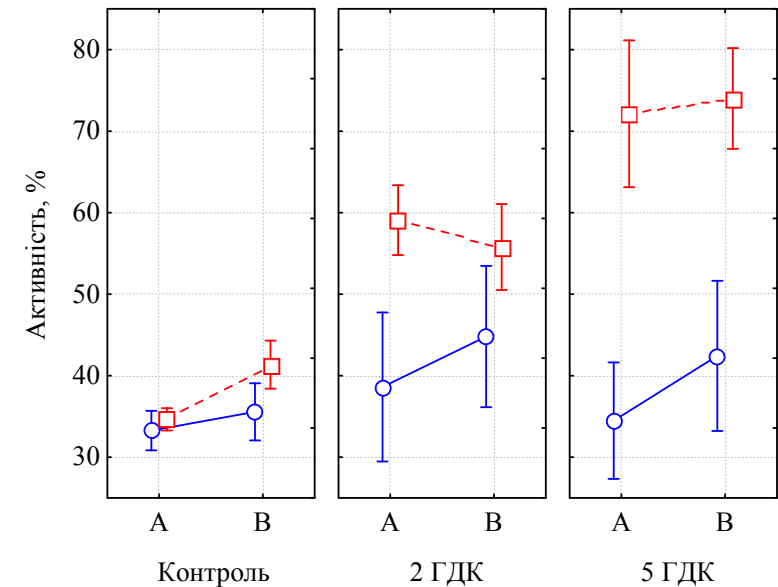


Рис. 13. Вплив рівня забруднення ґрунту нікелем, дощових черв'яків та пшениці на протеолітичну активність ґрунту в експерименті. Умовні позначки: А – дощові черв'яки відсутні; В – дощові черв'яки присутні; \circ – пшениця відсутня; \square – пшениця присутня.

регресійного статистичних аналізів. Однак для інтерпретації результатів експерименту ми пропонуємо глянути на нього не тільки з точки зору виявлення взаємозв'язку між досліджуваними явищами. Цікавим є аспект взаємозв'язку функціональних властивостей екосистеми і зміни її розмаїтості. Експеримент дозволяє змодельовати зміни розмаїтості дуже простої системи, що включає усього кілька елементів – ґрунт, мікробіальне населення ґрунту,

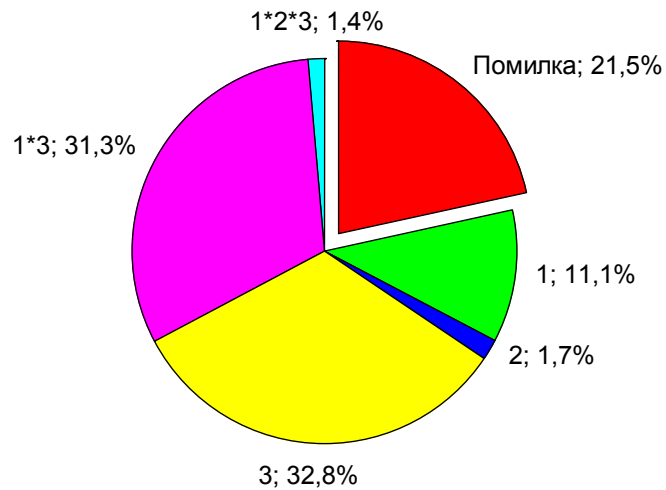


Рис. 14. Компоненти мінливості протеолітичної активності ґрунту в умовах експериментального забруднення ґрунту нікелем. Умовні позначки: 1 – рівень забруднення; 2 – дощові черв'яки; 3 – пшениця.

автотрофний організм – пшениця і гетеротрофний організм – дощовий черв'як.

У процесі лабораторного експерименту був проведений вимір протеолітичної і целюлозолітичної активностей ґрунту аплікаційним методом. Субстрат для оцінки активності (пластинки із шаром желатини і шматочки матерії з целюлози) були закладені в експериментальні бокси на 20-й день проведення експерименту. Час експозиції субстратів склав 10 діб.

При забрудненні ґрунту нікелем спостерігається тенденція збільшення протеолітичної активності ґрунту (рис. 13). Присутність в експериментальних боксах пшениці і дощових черв'яків підсилює наростання протеолітичної активності. Рівень забруднення ґрунту нікелем, присутність дощових черв'яків і пшениці в боксах є статистично достовірними факторами, що впливають на протеолітичну активність (табл. 67). Крім того, значення має взаємодія пшениці і забруднення. Інші взаємодії – дощових чер-

Таблиця 67

Дисперсійний аналіз впливу рівня забруднення ґрунту свинцем, дощових черв'яків і пшениці на протеолітичну активність ґрунту в експерименті

Параметри	Сума квадратів	Ступені свободи	Середн. квадр. ефекту	F-значення	p-рівень
У-перетинання	192861,4	1,00	192861,4	3128,3	0,00
Рівень забруднення (1)	4155,7	2,00	2077,85	33,70	0,00
Дощові черв'яки (2)	8,6	1,00	8,65	0,14	0,71
Пшениця (3)	1709,3	1,00	1709,30	27,73	0,00
1*2	204,4	2,00	102,20	1,66	0,20
1*3	318,5	2,00	159,25	2,58	0,08
2*3	863,1	1,00	863,15	14,00	0,00
1*2*3	903,6	2,00	451,78	7,33	0,00
Помилка	5733,4	93,00	61,65	–	–

в'яків і пшениці, а також взаємодія всіх досліджуваних факторів – забруднення, пшениці і дощових черв'яків – мають характер виражених тенденцій. Відносно значення основних джерел мінливості протеолітичної активності ґрунту в експерименті представлено на рис. 14. Помилка, або частка мінливості ознаки, що не описується обраними для аналізу факторами, складає 21,5%. Важливими факторами в динаміці протеолітичної активності є присутність пшениці і взаємодія забруднення з пшеницею. Ці фактори відповідають за 32,8 і 31,3% мінливості ознаки відповідно.

Важливу роль відіграє забруднення як самостійний фактор. Він відповідає за 11,1% мінливості протеолітичної активності ґрунту. Вплив дощових черв'яків статистично вірогідний, але значно поступається за своєю значимістю перерахованим вище факторам. Зоогенний фактор в експерименті самостійно впливає на 1,7%

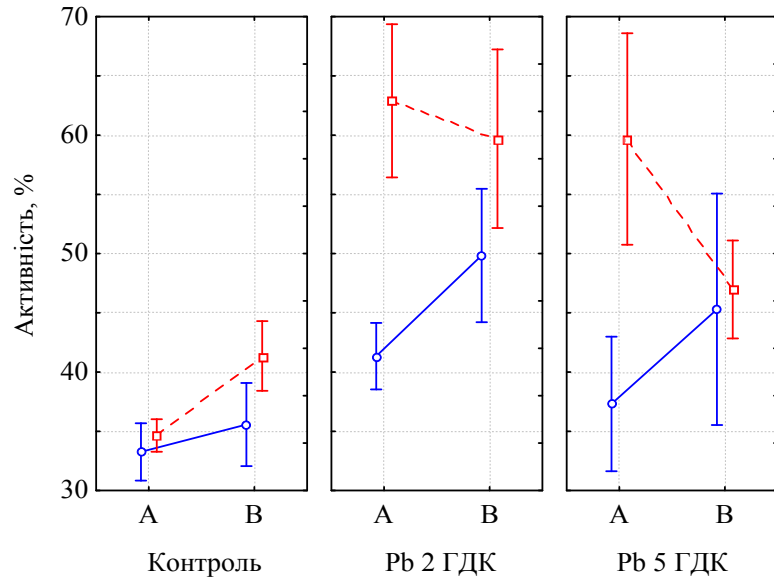


Рис. 15. Вплив рівня забруднення ґрунту свинцем, дощових черв'яків та пшениці на протеолітичну активність ґрунту в експерименті. Умовні позначки: А – дощові черв'яки відсутні; В – дощові черв'яки присутні; \circ – пшениця відсутня; \square – пшениця присутня.

мінливості активності ґрунту. Взаємодія трьох факторів визначає 1,4% мінливості досліджуваного фактора.

Таким чином, у динаміці протеолітичної активності в умовах забруднення ґрунту нікелем самостійна дія фактора забруднення не є єдиним чинником. Дія забруднення переломлюється через автотрофний блок (пшениця) і гетеротрофний (дощові черв'яки).

Забруднення ґрунту свинцем сприяє зростанню протеолітичної активності (рис. 15). Результати дисперсійного аналізу наведені в табл.

67. Достовірний вплив на протеолітичну активність ґрунту здійснюють рівень забруднення ґрунту свинцем, присутність пшениці, взаємодія пшениці і забруднення, взаємодія пшениці і дощових черв'яків, а також потрійна взаємодія рівня забруднення, пшениці і дощових черв'яків. Відносний вплив вивчених факторів і їх взаємодії на протеолітичну активність при забрудненні свинцем показано на рис. 16. Самостійний вплив забруднення ґрунту

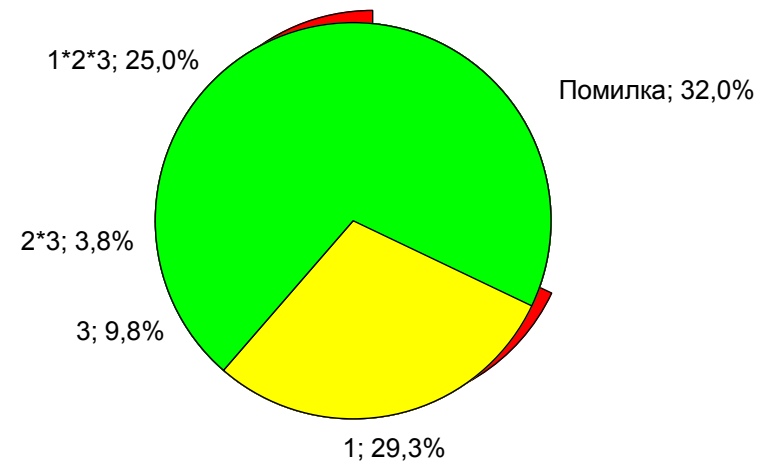


Рис. 16. Компоненти мінливості протеолітичної активності ґрунту в умовах експериментального забруднення ґрунту свинцем. Умовні позначки: 1 – рівень забруднення; 2 – дощові черв'яки; 3 – пшениця.

протеолітичної активності. Фактор забруднення відповідає за 29,3% мінливості досліджуваної ознаки. Наступним за значенням після забруднення є фактор, що відбиває потрійну взаємодію забруднення, пшениці і дощових черв'яків. Він визначає 25% мінливості протеолітичної активності ґрунту. Пшениця відповідає за 9,8% мінливості активності, а взаємодія пшениці і дощових черв'яків – за 3,8%.

Загальною особливістю при забрудненні ґрунту свинцем і нікелем є збільшення протеолітичної активності. При впливі як свинцю, так і нікелю забруднення як самостійний фактор не є єдиною причиною мінливості протеолітичної активності.

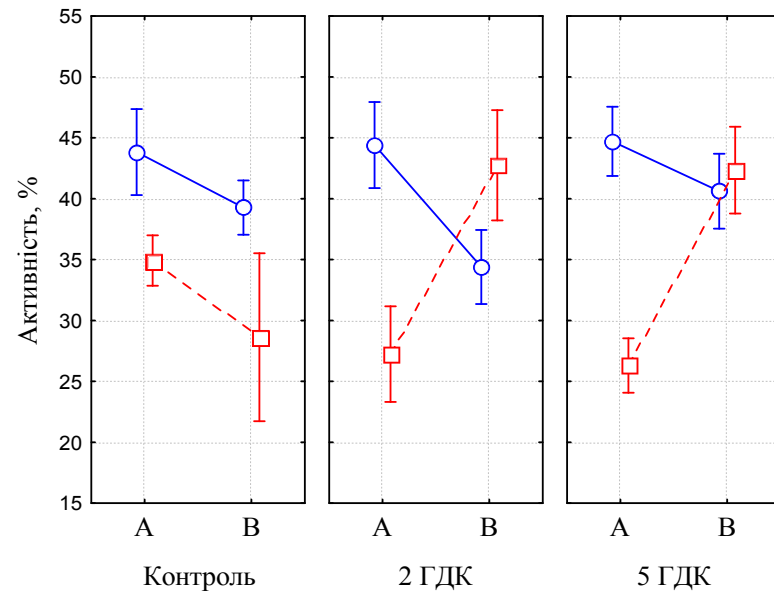


Рис. 17. Вплив рівня забруднення ґрунту нікелем, дощових черв'яків та пшениці на целюлозолітичну активність ґрунту в експерименті. Умовні позначки: А - дощові черв'яки відсутні; В - дощові черв'яки присутні; — □ - пшениця присутня; - - - □ - пшениця відсутня.

Велике значення мають результати взаємодії біотичних компонентів експериментальної системи – рослин і тварин – з токсичним фактором. Безумовно, мова йде саме про взаємодію, тому що токсиканти впливають на рослини і тварин, а ті, у свою чергу, впливають на результати забруднення.

На рис. 17 представлена динаміка зміни целюлозолітичної активності ґрунту при його забрудненні нікелем в умовах експерименту. У контрольних умовах без забруднення ґрунту токсикантом рівень

целюлозолітичної активності значно вищий у відсутності пшениці і дощових черв'яків. У варіанті, де присутні і дощові черв'яки і пшениця, целюлозолітична активність найменша. У варіантах з відсутністю пшениці при забрудненні целюлозолітична активність практично не змінюється. Але якщо в боксах присутня пшениця, то

Таблиця 68
Дисперсійний аналіз впливу рівня забруднення ґрунту нікелем, дощових черв'яків і пшениці на целюлозолітичну активність ґрунту в експерименті

Параметри	Сума квадратів	Ступені свободи	Середн. квадр. ефекту	F-значення	p-рівень
У-перетинання	97838,34	1,00	97838	7836,55	0,00
Рівень забруднення (1)	524,88	2,00	262,44	21,02	0,00
Дощові черв'яки (2)	45,95	1,00	45,95	3,68	0,06
Пшениця (3)	518,34	1,00	518,34	41,52	0,00
1*2	180,34	2,00	90,17	7,22	0,00
1*3	154,08	2,00	77,04	6,17	0,00
2*3	45,96	1,00	45,96	3,68	0,06
1*2*3	54,80	2,00	27,40	2,19	0,12
Помилка	599,27	48,00	12,48		

з наростанням рівня забруднення целюлозолітична активність збільшується.

У табл. 68 наведені результати дисперсійного аналізу впливу експериментальних факторів на целюлозолітичну активність ґрунту. Статистично вірогідно на целюлозолітичну активність ґрунту впливають рівень забруднення, присутність дощових черв'яків, присутність пшениці, взаємодія рівня забруднення і пшениці і рівня забруднення і дощових черв'яків.

Взаємодія дощових черв'яків і пшениці, а також потрібна взаємодія рівня забруднення, пшениці і дощових черв'яків мають характер чітко вираженої тенденції.

Відносний внесок різних факторів на динаміку целюлозолітичної активності при забрудненні ґрунту нікелем представлений на рис. 18.

Провідну роль у динаміці досліджуваного показника відіграє присутність пшениці, яка визначає 29,3% мінливості ознаки. Велике значення має забруднення ґрунту важким металом (12,7% сумарної дисперсії ознаки) і взаємодія забруднення з дощовими черв'яками і пшеницею (13,0 і 10,3% сумарної дисперсії відповідно).

На рис. 19 представлена динаміка зміни целюлозолітичної

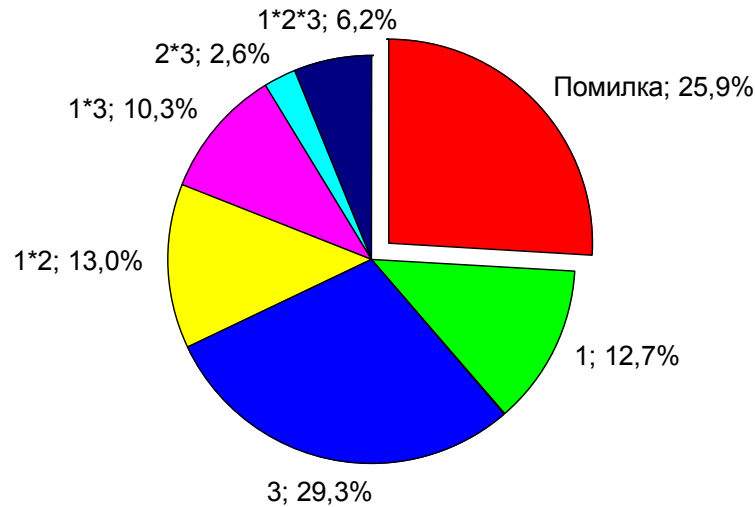


Рис. 18. Компоненти мінливості целюлозолітичної активності ґрунту в умовах експериментального забруднення ґрунту нікелем. Умовні позначки: 1 – рівень забруднення; 2 – дощові черв'яки; 3 – пшениця.

динаміки целюлозолітичної активності у відсутності пшениці під впливом нікелю і свинцю мають певну подібність: забруднення ґрунту практично не відбиває на целюлозолітичній активності в обраному діапазоні концентрацій важких металів. У присутності пшениці і дощових черв'яків забруднення ґрунту свинцем сприяє зростанню целюлозолітичної активності. Навпаки, у відсутності дощових черв'яків у варіантах із пшеницею забруднення сприяє зниженню целюлозолітичної активності.

Результати дисперсійного аналізу впливу забруднення ґрунту свинцем, пшениці і дощових черв'яків на целюлозолітичну активність ґрунту показані в табл. 69. Із самостійних факторів статистично достовірний вплив на досліджувану ознаку здійснює пшениця. Вплив забруднення і дощових черв'яків можна розглядати як тенденцію, тому що рівень значимості їх впливу вищий

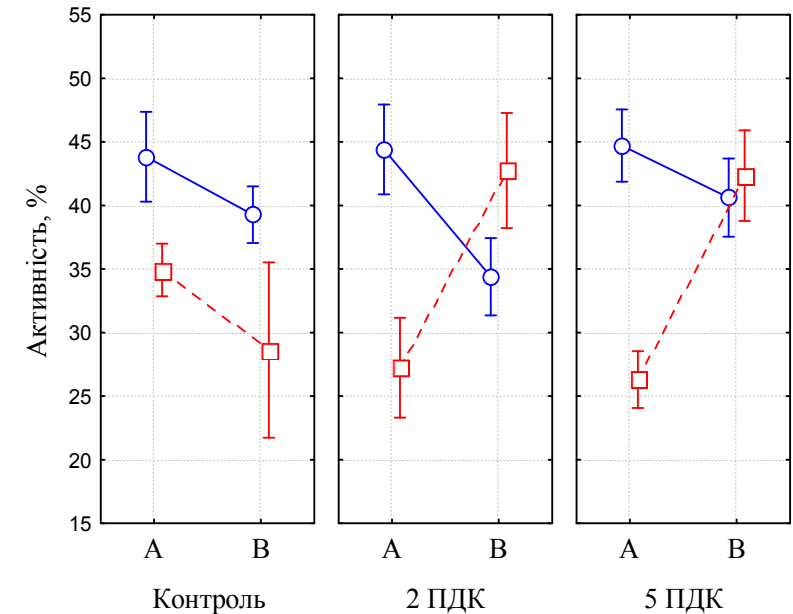


Рис. 19. Вплив рівня забруднення ґрунту свинцем, дощових черв'яків та пшениці на целюлозолітичну активність ґрунту в експерименті. Умовні позначки: А – дощові черв'яки відсутні; В – дощові черв'яки присутні; ○ – пшениця відсутня; □ – пшениця присутня.

0,05. Однак взаємодія рівня забруднення і дощових черв'яків є достовірним статистичним фактором.

Інші фактори як результати взаємодії також статистично вірогідно впливають на целюлозолітичну активність ґрунту: взаємодія забруднення свинцем і пшениці, взаємодія пшениці і дощових черв'яків, потрійна взаємодія забруднення, пшениці і дощових черв'яків.

Відносний внесок зазначених факторів у мінливість целюлозолітичної активності показаний на рис. 20.

Потрійна взаємодія досліджуваних факторів на целюлозолітичну активність є головною причиною мінливості цієї ознаки і визначає 46,9% сумарної дисперсії. Наступний за значимістю фактор, що є

Таблиця 69

Дисперсійний аналіз впливу рівня забруднення ґрунту свинцем, дощових черв'яків і пшениці на целюлозолітичну активність ґрунту в експерименті

Параметри	Сума квадратів	Ступені свободи	Середн. квадр. ефекту	F-значення	p-рівень
Y-перетинання	84155,93	1,00	84155	9602,24	0,00
Рівень забруднення (1)	35,47	2,00	17,74	2,02	0,14
Дощові черв'яки (2)	18,05	1,00	18,05	2,06	0,16
Пшениця (3)	845,67	1,00	845,67	96,49	0,00
1*2	345,64	2,00	172,82	19,72	0,00
1*3	77,13	2,00	38,57	4,40	0,02
2*3	803,39	1,00	803,39	91,67	0,00
1*2*3	521,21	2,00	260,60	29,74	0,00
Помилка	420,68	48,00	8,76		

результатом взаємодії біотичних компонентів експериментальної системи – дощових черв'яків і пшениці. Цей фактор визначає 33,7% дисперсії активності ґрунту. Присутність пшениці визначає 8,2% дисперсії, а забруднення самостійно – 3,1%.

Протеолітична активність ґрунту відбиває такий важливий функціональний аспект, як метаболізм азоту, а целюлозолітична активність – метаболізм вуглецю. Протеолітична активність тісно пов'язана з процесом утворення амонію як рухливої форми азоту. Целюлозолітична активність більшою мірою є результатом діяльності ґрунтових грибів [119]. Очевидно, що процеси активізації метаболізму азоту активно впливають на родючість ґрунту і на умови зростання рослин. У ряді досліджень показано зв'язок між діяльні-

стю дощових черв'яків і метаболізмом азоту і вуглецю в ґрунті. Рівень ґрунтового дихання і біомаси мікроорганізмів у копролітах дощових черв'яків вищий, ніж у навколишньому ґрунті [379; 408]. У травному тракті дощових черв'яків переварюються гриби, внаслідок чого модифікується розмаїття грибів у ґрунті [119; 408]. Дощові

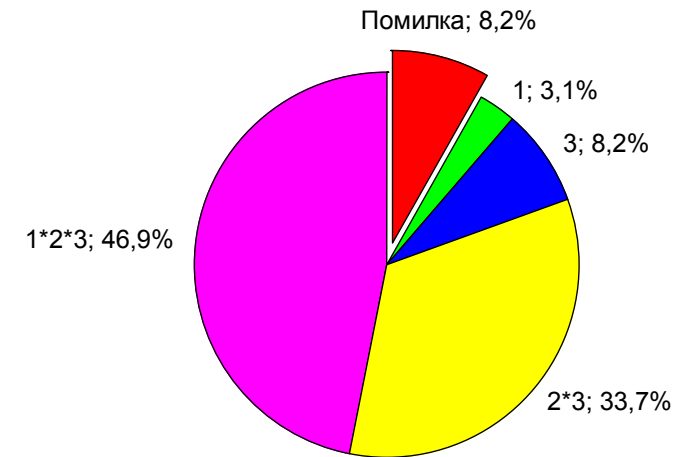


Рис. 20. Компоненти мінливості целюлозолітичної активності ґрунту в умовах експериментального забруднення ґрунту свинцем. Умовні позначки: 1 – рівень забруднення; 2 – дощові черв'яки; 3 – пшениця.

ність ґрунту [119] або сприяти її зростанню [379]. Спостерігається значне зростання протеолітичних ферментів у копролітах дощових черв'яків [119; 408].

Таким чином, в експерименті встановлено, що протеолітична і целюлозолітична активності ґрунту в умовах забруднення ґрунту важкими металами – свинцем і нікелем – демонструють високий ступінь толерантності. Пряма дія забруднення визначає 11–29% від загальної суми дисперсії протеолітичної активності і 3–13% від загальної суми дисперсії целюлозолітичної активності. Значну роль відіграють фактори природної варіабельності біологічної активності ґрунту. До їх числа можна віднести фактори, які не можна пояснити

у форматі проведеного експерименту, а також зоогенний і фітогенний фактори. Без урахування останніх факторів дія випадкових факторів визначає 8–32% мінливості біологічної активності в експерименті.

Урахування дії тварин і рослин на активність ґрунту в експерименті має значну пояснювальну силу. Дуже важливим є той факт,

Таблиця 70

Регресійний аналіз впливу забруднення ґрунту нікелем, дощових черв'яків і пшениці на протеолітичну активність ґрунту ($R^2=0,64$, $F(6,113)=33,08$, $p=0,000$).

Параметр	Beta	Std.Err.	B	Std. Err.	t(113)	p-рівень
У-перетинання			-3,51	10,33	-0,34	0,735
Рівень забруднення (1)	0,39	0,18	3,72	1,72	2,16	0,033
Дощові черв'яки (2)	0,78	0,22	25,39	7,09	3,58	0,001
Пшениця (3)	0,72	0,18	23,55	5,85	4,02	0,000
(2)*(3)	-1,01	0,28	-15,12	4,13	-3,66	0,000
(1)*(2)	-1,12	0,28	-6,07	1,50	-4,05	0,000
(1)*(3)	1,35	0,22	4,28	0,69	6,21	0,000

Умовні позначки: *Beta* – стандартизовані регресійні коефіцієнти; *B* – нестандартизовані регресійні коефіцієнти; *Std. Err.* – стандартна помилка.

що на динаміку протеолітичної і целюлозолітичної активності ґрунту істотно впливає не тільки пряма дія дощових черв'яків і пшениці, й їх взаємодія між собою і з важкими металами, що внесені в ґрунт в експерименті. Складний характер впливу автотрофного і гетеротрофного блоків екосистеми на біохімічну активність ґрунту пояснює, чому виникають труднощі при інтерпретації результатів польових експериментів з вивчення дії забруднення на мікробіологічну активність ґрунту. З іншого боку, стає зрозумілим, що розробка процедур нормування антропогенного впливу на навколишнє середовище, що ґрунтуються тільки на мікробіологічному, зоологічному або ботанічному критеріях, є неповною, отже необхідний комплексний системний підхід.

Для того, щоб встановити, як змінюються функціональні властивості системи при структурних змінах в умовах токсичного впливу, результати експерименту були оброблені за допомогою регресійного аналізу (табл. 70–73). Як при забрудненні ґрунту нікелем, так і свинцем, на інтенсивності протеолітичної активності позитивно позначається присутність у системі дощових черв'яків і пшениці. У ряді досліджень показано, що дощові черв'яки значною мірою збільшують кількість нітрат-іона й амонію в ґрунті. При цьому скорочується кількість азоту, що міститься в біомасі ґрунтових

Таблиця 71

Регресійний аналіз впливу забруднення ґрунту свинцем, дощових черв'яків і пшениці на протеолітичну активність ґрунту ($R^2=0,21$, $F(6,113)=4,24$, $p=0,0008$).

Параметр	Beta	Std.Err.	B	Std. Err.	t(113)	p-рівень
У-перетинання			0,41	11,09	0,04	0,971
Рівень забруднення (1)	0,54	0,30	3,40	1,86	1,82	0,072
Дощові черв'яки (2)	0,95	0,35	20,78	7,56	2,75	0,007
Пшениця (3)	0,97	0,29	21,25	6,45	3,29	0,001
(2)*(3)	-1,10	0,46	-10,91	4,53	-2,41	0,018
(1)*(2)	-0,45	0,47	-1,55	1,60	-0,97	0,335
(1)*(3)	0,16	0,35	0,33	0,70	0,46	0,644

Умовні позначки: *Beta* – стандартизовані регресійні коефіцієнти; *B* – нестандартизовані регресійні коефіцієнти; *Std. Err.* – стандартна помилка.

мікроорганізмів. Очевидно, черв'яки збільшують кількість форм азоту, що можуть бути екстраговані, шляхом споживання мікробіальної біомаси, збільшенням швидкості її обороту і мінералізації [145].

Однак вплив дощових черв'яків на біомасу ґрунтових мікроорганізмів фіксується не завжди. Так, Willems та ін. [279] не вдалося виявити змін кількості в ґрунті NH_4^+ , що може бути екстрагованим, і біомаси мікроорганізмів у присутності дощових черв'яків *Lumbricus terrestris* і *Aporrectodea tuberculata*. Ці черв'яки сприяли зростанню концентрації іона NO_3^- та інтенсифікації процесів мінералізації азоту в ґрунті. За оцінкою цих авторів, зазначені види дощових чер-

в'яків із щільністю 5 екз./см³ можуть мінералізувати близько 90 кг/га азоту в рік. У цілому для екскрементів дощових черв'яків характерне значне насичення азотом порівняно з навколишнім ґрунтом. Джерелом азоту є споживані черв'яками рослинні залишки [303]. Таким чином, активність дощових черв'яків і присутність пшениці в експериментальних боксах є важливими причинами зростання протеолітичної активності ґрунту.

Таблиця 72

Регресійний аналіз впливу забруднення ґрунту нікелем, дощових черв'яків і пшениці на целюлозолітичну активність ґрунту
($R^2=0,66$, $F(6,113)=17,19$, $p=0,000$).

Параметр	Beta	Std. Err.	B	Std. Err.	t(113)	p-рівень
Y-перетинання			70,71	5,77	12,26	0,000
Рівень забруднення (1)	-1,18	0,35	-4,13	1,22	-3,38	0,001
Дощові черв'яки (2)	-1,04	0,28	-12,42	3,36	-3,70	0,001
Пшениця (3)	-1,34	0,28	-15,98	3,36	-4,75	0,000
(2)*(3)	0,64	0,35	3,50	1,90	1,84	0,072
(1)*(2)	1,03	0,28	2,03	0,56	3,63	0,001
(1)*(3)	0,92	0,28	1,82	0,56	3,24	0,002

Умовні позначки: *Beta* – стандартизовані регресійні коефіцієнти; *B* – нестандартизовані регресійні коефіцієнти; *Std. Err.* – стандартна помилка.

Забруднення ґрунту важкими металами також викликає активізацію ферментативної діяльності. У ряді робіт показано, що іноді низькі концентрації важких металів виконують слабку стимулювальну дію на активність ґрунтових ферментів [63].

Взаємодія дощових черв'яків і пшениці сприяє стабілізації протеолітичної активності. Необхідно відзначити, що існує необхідний баланс процесів, які відбуваються в ґрунті. Надмірна активізація мікробіологічних процесів в одному напрямку може призвести до вичерпання ресурсу або до накопичення продуктів обміну у високих концентраціях. Тому адитивний вплив дощових черв'яків і пшениці, спрямований на зниження протеолітичної

активності, варто розглядати як фактор стабілізації функціональних процесів у ґрунті при збільшенні розмаїтості системи.

Забруднення впливає на характер впливу дощових черв'яків і пшениці на протеолітичну активність. В умовах наростаючого забруднення ґрунту дощові черв'яки стимулюють зниження протеолітичної активності, а рослини, навпаки, її стимулюють. При

Таблиця 73

Регресійний аналіз впливу забруднення ґрунту свинцем, дощових черв'яків і пшениці на целюлозолітичну активність ґрунту
($R^2=0,64$, $F(6,113)=15,66$, $p=0,000$).

Параметр	Beta	Std. Err.	B	Std. Err.	t(113)	p-рівень
Y-перетинання			88,46	7,15	12,38	0,000
Рівень забруднення (1)	-0,75	0,36	-3,17	1,51	-2,10	0,041
Дощові черв'яки (2)	-1,91	0,29	-27,37	4,16	-6,57	0,000
Пшениця (3)	-2,06	0,29	-29,40	4,16	-7,06	0,000
(2)*(3)	2,23	0,36	14,64	2,36	6,20	0,000
(1)*(2)	1,02	0,29	2,44	0,69	3,52	0,001
(1)*(3)	-0,01	0,29	-0,03	0,69	-0,04	0,971

Умовні позначки: *Beta* – стандартизовані регресійні коефіцієнти; *B* – нестандартизовані регресійні коефіцієнти; *Std. Err.* – стандартна помилка.

забрудненні ґрунту свинцем взаємодія дощових черв'яків і рослин із забрудненням ґрунту не є статистично достовірною.

Дощові черв'яки і рослини самостійно викликають зниження целюлозолітичної активності ґрунтів. Негативний вплив дощових черв'яків на целюлозолітичну активність може бути обумовлений тим, що у відсутності дощових черв'яків в експериментальних умовах значне зростання популяції грибів інгібує розвиток фауни найпростіших і бактерій. Крім того, спостерігається явище диференціальної кількості мікроорганізмів у різних розмірних агрегатах ґрунту. Завдяки діяльності дощових черв'яків досягається баланс між різними компонентами живого населення ґрунтів, відзначається зростання популяції найпростіших і нематод, знижуються

розходження метаболічного потенціалу бактерій у різних фракціях ґрунту [405].

Однак взаємодія дощових черв'яків і пшениці сприяє збільшенню активності ґрунту щодо розкладання целюлози. При зростанні токсичного навантаження на ґрунт дощові черв'яки і пшениця стимулюють целюлозолітичну активність.

Таким чином, вплив тварин і рослин на біологічну активність ґрунту має складний характер. Напрямок впливу може змінюватися залежно від комбінації взаємодіючих факторів.

Експеримент демонструє функціональні наслідки зміни розмаїтості екологічної системи. Експериментальна система є дуже простим прикладом екологічної системи, але при цьому явище зміни функціональних властивостей системи при зміні розмаїтості в експерименті простежується чітко. Протеолітична і целюлозолітична активності ґрунту є важливими функціональними характеристиками системи. Варіант експерименту без дощових черв'яків і пшениці являє собою відносно спрощену систему, куди входить зразок ґрунту

з мікробіальним угрупованням і комплексом екстрацелюлярних ензимів. Додання в систему дощових черв'яків або пшениці збільшує її розмаїтість. Варіант з одночасною присутністю дощових черв'яків і пшениці має найбільшу розмаїтість. Найважливішим функціональним наслідком збільшення розмаїтості експериментальної системи в умовах забруднення важкими металами є стабілізація ґрунтових ензиматичних процесів. Це явище має місце у відношенні як протеолітичної, так і целюлозолітичної активності. Зміни характеру впливу гетеротрофних і автотрофних організмів при їхній спільній дії на біологічну активність варто розглядати як виникнення механізму зворотного зв'язку, що має регульовальні властивості для підтримки гомеостазу системи.

ВИСНОВКИ

1) Представники ґрунтової мезофауни центральної заплави р. Самара відносяться до наступних таксономічних груп: Araneomorpha, Crustacea, Insecta, Mollusca, Myriapoda, Oligohaeta. Усього виявлено 41 вид ґрунтових безхребетних. Чисельність ґрунтової мезофауни протягом року перебуває на рівні 800–952 екз./м², а біомаса – 47–55 г/м².

2) Забруднення ґрунту важкими металами сприяє зниженню чисельності і біомаси ґрунтових тварин. Ступінь зниження кількості ґрунтових тварин залежить від рівня токсичного забруднення. При внесенні в ґрунт нікелю і свинцю в кількості, необхідній для досягнення рівня навантаження у верхньому 10 см шарі 2 і 5 ГДК, наслідки для ґрунтової фауни виявляються навіть через рік після моменту забруднення.

3) Кількість видів і чисельність тваринного населення протягом експерименту демонструють тісний позитивний кореляційний зв'язок. Немає достовірного зв'язку між кількістю видів і біомасою. Ці особливості свідчать, що кількість видів змінюється в основному за рахунок тих видів тварин, біомаса яких не велика.

4) Між показниками розмаїтості, такими як кількість видів і індекси розмаїтості Шеннона, Сімпсона, Бергера–Паркера, існує позитивний кореляційний зв'язок. Стосовно числа видів, сила зв'язку убуває в ряді індекс Шеннона, індекс Сімпсона, індекс Бергера–Паркера. Цей кількісний

результат є наслідком властивостей зазначених індексів. Їх чутливість у зазначеній послідовності зміщується від безлічі рідкісних видів до оцінки кількісної участі в угрупованні домінантних видів.

5) Вирівняність по Пілоу інваріантна до числа видів. Індекс Пілоу має зворотний кореляційний зв'язок з чисельністю і біомасою угруповання ґрунтових тварин. Таким чином, зміна чисельності і біомаси угруповання ґрунтових тварин відбувається не за рахунок пропорційної зміни усіх видів угруповання, а за рахунок пріоритетної зміни більш численних видів.

6) Застосування індексу вирівняності дозволяє кількісно оцінити процеси міграції в горизонтальному і вертикальному напрямках. Вирівнювання розподілу металів у вертикальному напрямку відбувається більш активно, ніж у горизонтальному. При цьому тварини відіграють дуже важливу роль у процесі активізації горизонтальної міграції металів.

7) Швидкість очищення ґрунту збільшується за рахунок зоогенного фактора. При цьому активізація горизонтальної міграції під впливом ґрунтових тварин сприяє як зниженню максимальних концентрацій у ґрунті, так і прискоренню вертикальної міграції і виведенню токсикантів із ґрунтового профілю.

8) Дію токсичного впливу важких металів відчувають представники різних трофічних груп, що знаходить своє відображення у зниженні загальної біомаси угруповання ґрунтових безхребетних при наростанні токсичного пресу. Але значною мірою зниженню піддається біомаса ґрунтових сапрофагів, унаслідок чого частка цієї трофічної групи в загальній біомасі знижується в тих експериментальних варіантах, де концентрація токсичних речовин вища.

9) Функціональна розмаїтість тваринного населення ґрунту впливає на динаміку протеолітичної і целюлозолітичної активності ґрунтів при забрудненні нікелем і свинцем. Трофічна і топічна структура ґрунтової

мезофауни може пояснити 52–92% мінливості протеолітичної і целюлозолітичної активності ґрунту.

10) Лабораторний експеримент показав, що на реакцію дощових черв'яків на забруднення ґрунту нікелем і свинцем істотно впливає екологічне оточення тварин у вигляді автотрофного блоку. Експериментальна модель у найпростішому вигляді демонструє мінливість чутливості тварин до забруднення при зміні розмаїтості екосистеми. Ускладнення системи значно пом'якшує гостроту токсичного впливу нікелю і свинцю.

11) Лабораторний експеримент демонструє функціональні наслідки зміни розмаїтості екологічної системи. Найважливішим функціональним наслідком збільшення розмаїтості експериментальної системи в умовах забруднення важкими металами є стабілізація ґрунтових ферментативних процесів. Це явище має місце відносно як протеолітичної, так і целюлозолітичної активності. Зміни характеру впливу гетеротрофних і автотрофних організмів при їх спільній дії на біологічну активність варто розглядати як виникнення механізму зворотного зв'язку, що має регульовальні властивості для підтримки гомеостазу системи.

Бібліографічні посилання

1. **Акимов М. П.** Биоморфический метод изучения биоценозов // Бюллетень московского об-ва испытателей природы. – Т. LIX (3).– 1954. – С. 27–36.
2. **Акимов М. П.** Биоценотическая рабочая схема жизненных форм – биоморф // Научные записки Днепропетровского госуниверситета. Д., – 1948. – С. 61–64.
3. **Альбицкая М. А.** Материалы к парцеллярной структуре пойменной липо-ясеновой дубравы (Присамарье) / М. А. Альбицкая, Л. Г. Долгова, А. А. Дубина, Л. П. Травлеев // Вопросы степного лесоведения и охраны природы. – Д., 1975. – Вып. 5. – С. 86–99.
4. **Апостолов Л. Г.** Вредная энтомофауна лесных биогеоценозов юго-востока Украины: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. –Х., 1970.– 45 с.
5. **Апостолов Л. Г.** О диагностике лесных почв в степи на основе изучения почвенной энтомофауны / Л. Г. Апостолов, А. П. Травлеев // Проблемы почвенной зоологии. М.: Наука. – 1972. – С. 15 – 16.
6. **Апостолов Л. Г.** Почвенные беспозвоночные как индикатор генезиса почв под лесной растительностью в степи / Л. Г. Апостолов, А. П. Травлеев // Проблемы почвенной зоологии. – Вильнюс, 1975. – С. 67
7. **Баканов А. И.** Количественная оценка доминирования в экологических сообществах. Рукопись деп. в ВИНТИ 08.12.1987, № 8593–В87. – 63 с.
8. **Балуев В. К.** Дождевые черви основных почвенных разностей Ивановской области. // Почвоведение. 1950. Т. 4. – С. 219–227.
9. **Белова Н. А.** Естественные леса и степные почвы / Н. А. Белова, А. П. Травлеев А. П. – Д.: Издательство ДГУ, 1999. – 346 с.
10. **Бельгард А. Л.** Лесная растительность юго-востока УССР. К.: Изд-во КГУ, 1950. – 263 с.
11. **Бельгард А. Л.** Об амфиценозах // Научные записки Днепропетровского госуниверситета. Д., – 1948. – Т. 30. – С. 87–89.
12. **Бельгард А. Л.** Степное лесоведение. М.: Лесная промышленность, 1971. – 336 с.
13. **Бельгард А. Л.** Роль почвенной фауны в индикации эдафотопов / Бельгард А. Л., Травлеев А. П. // Проблемы и методы

- биологической диагностики и индикации почв. М.: Изд-во МГУ. – 1980. – С. 155–163.
14. **Берг Л. С.** Географические зоны Советского Союза. М.: Изд-во географической литературы, 1952. – 397 с.
 15. **Бигон М.** Экология. Особи, популяції и сообщества / Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. / М.: Мир, 1989. Т. 2. – 478 с.
 16. **Булахов В. Л.** Влияние роющей деятельности крота на физико-химические и биоценотические свойства почв лесов степной зоны УССР. // Проблемы почвенной зоологии. Вильнюс, 1975. – С. 85–88.
 17. **Булик И. К.** О распределении почвенных Protozoa в почвогрунтах лесных биогеоценозов Присамарья в зависимости от увлажнения и глубины залегания грунтовых вод / И. К. Булик, Л. П. Травлеев // Проблемы почвенной зоологии. Вильнюс, 1975. – с. 90
 18. **Булик И. К.** Материалы к индикации лесных почв Присамарья с использованием видового и количественного состава раковинных амеб / И. К. Булик, Н. А. Белова // Вопросы биологической диагностики лесных биогеоценозов Присамарья. Днепропетровск, 1980. – С. 84–92.
 19. **Бызова Ю. Б.** Дыхание почвенных беспозвоночных // Экология почвенных беспозвоночных. – М. – Наука, 1973. – С. 3–39.
 20. **Бызова Ю. Б.** Роль беспозвоночных животных в формировании состава почвенного воздуха // Роль организмов в газообмене почв. – М.: Изд-во МГУ, 1986. – С. 27–40.
 21. **Волчанецкий И. Б.** К вопросу о формировании фауны ползающих насекомых // Ученые записки Харьковского госуниверситета. Харьков, 1950. – С. 52–90.
 22. **Воробейчик Е. Л.** Население дождевых червей (Lumbricidae) лесов среднего Урала в условиях загрязнения выбросами медеплавильных комбинатов // Экология, 1998. – № 2. – С. 102–108.
 23. **Всеволодова-Перель Т. С.** Дождевые черви фауны России. М.: Наука, 1997. – 102 с.
 24. **Высоцкий Г. Н.** Избранные сочинения. – М.: Изд-во АН СССР, 1962. – 730 с.
 25. **Герасимов И. П.** Генетические, географические и исторические проблемы современного почвоведения. М.: Наука, 1976. – 216 с.

26. **Гиляров М. С.** Зоологический метод диагностики почв, М.: Наука, 1965. – 276 с.
27. **Гиляров М. С.** Закономерности приспособления членистоногих к жизни на суше. М.: Наука, 1970. – 275 с.
28. **Гиляров М. С.** Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. – 279 с.
29. **Гиляров М. С.** Соотношение численности разных групп беспозвоночных сапрофагов как показатель различий лесных буроземов и серых лесных почв / М. С. Гиляров, Т. С. Перель // Доклады АН СССР, 1970. – Т. 192, вып. 3. – С. 290–299.
30. **Григорян К. В.** Влияние загрязненных промышленными отходами оросительных вод на физические, физико-химические свойства и биологическую активность почв. Автореферат дисс. ... канд. биол. наук. М., 1980. – 25 с.
31. **Гришина Л. А.** Влияние аэрозамыснения на биологическую активность дерново-подзолистых почв / Л. А. Гришина, И. А. Конорева, Г. Н. Фомина, И. Н. Скворцова // Научные доклады высшей школы. Сер. Биологические науки, 1984. – № 12. – С. 83–88.
32. **Долин В. Г.** Жуки-щелкуны Elateridae // Вредители сельскохозяйственных культур и насаждений. К.: Урожай, 1987. Т. 1. – С. 364–383.
33. **Долин В. Г.** Личинки жуков-щелкунов (Elateridae) Украинской ССР. Автореф. дис. на соиск. уч. степени канд. биол. наук. К., 1961. – 16 с.
34. **Евдокимова Г. А.** Биологическая активность почв в условиях аэротехногенного замыснения на Крайнем Севере / Г. А. Евдокимова, Е. Е. Кислых, Н. П. Мозгова / Л.: Наука, 1984. – 120 с.
35. **Емельянов И. Г.** Разнообразие и устойчивость биосистем // Успехи современной биологии, 1994. – Т. 114, вып. 3. – С. 304–318.
36. **Емельянов И. Г.** Роль разнообразия в функционировании биологических систем. К.: 1992. – 64 с.
37. **Емельянов И. Г.** Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем. – К., 1999. – 168 с.
38. **Емшанов Д. Г.** Формы локализации БГЦ как классификационная единица (на примере чернокленовых дубрав Присамарья

- Днепровского) // Мониторинговые исследования биогеоценологических катен степной зоны. – Д., 1995. – С. 122–137.
39. **Жуков А. В.** Биоморфический анализ животного населения в диагностике почв // Придніпровський науковий вісник. Біологія, сільське господарство та ветеринарія, 1998. – № 113 (180). – С. 114–120.
40. **Жуков А. В.** Биоразнообразие и устойчивость в пространстве почвенной мезофауны // Экология и ноосферология, 2005. – Т. 16, № 3–4. – С. 165–177.
41. **Жуков А. В.** Дождевые черви как компонент биогеоценоза и их роль в зооиндикации // Грунтознавство. К.–Д., 2004. – Т. 5, № 1–2. – С. 44–57.
42. **Жуков А. В.** Зоологическая диагностика почв на основе анализа трофической структуры почвенной мезофауны степного Приднєпровья // Экология и ноосферология, 2003. – Т. 13, № 1–2. – С. 104–112.
43. **Жуков А. В.** Структура и устойчивость сообществ почвенной фауны правого берега реки Самары–Днепровской // Охрана окружающей среды и рациональное использование природных ресурсов. – Тез. докл. II респ. студент. научн. конфер. Донецк, 1992. – С. 84.
44. **Жуков А. В.** Экологические основы зоологической диагностики лесных почв степного Приднєпровья. – Диссертация на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. – Д., 1996. – 267 с.
45. **Жуков А. В.** Экологическое разнообразие животного населения почв пойменных биогеоценозов р. Самара // Вестник Днепропетровского университета. Сер. Биология и экология. Вып. 7. – Д., 2000. – С. 73–79.
46. **Жуков А. В.** Экоморфические спектры комплексов дождевых червей в зоологической диагностике почв / А. В. Жуков, В. В. Жукова // Вестник Днепропетровского государственного университета. – Д., 1997. – Сер. Биология и экология, вып. 3. – С. 216–221.
47. **Жуков А. В.** Зоогеографический анализ почвенной и подстилочной фауны степного Приднєпровья / А. В. Жуков, А. Ф. Пилипенко, В. А. Барсов, Ю. Б. Смирнов и др. // Вопросы степного лесоведения и лесной рекультивации земель. – Д., 1997. – С. 89–92.
48. **Звягинцев Д. Г.** Методы почвенной микробиологии и биохимии / Д. Г. Звягинцев, И. В. Асеева, И. П. Бабьева, Т. Г. Мирчинк – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1980. – 224 с.

49. **Зонн С. В.** Почва как компонент лесного биогеоценоза. // Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964. – С. 120–160.
50. **Зонн С. В.** Географо-генетические аспекты почвообразования, эволюции и охраны почв / С. В. Зонн, А. П. Травлев – К.: Наукова думка, 1989. – 216 с.
51. **Зражевский А. И.** Дождевые черви как фактор плодородия почв. – К.: Изд-во АН УССР, 1957. – 272 с.
52. **Козловская Л. С.** Взаимоотношения почвенных беспозвоночных и микрофлоры в лесоболотных биогеоценозах // Ботанический журнал, 1967 – № 53, 2. – С. 25–34.
53. **Козловская Л. С.** Почвенные беспозвоночные как фактор формирования почвенного биогеоценоза // Проблемы почвенной зоологии. – К., 1981. – С. 101.
54. **Козловская Л. С.** Роль почвенных беспозвоночных в трансформации органического вещества болотных почв. – Л.: Наука, 1976. – 211 с.
55. **Козловская Л. С.** Биохимические изменения растительных остатков под воздействием мезофауны // Проблемы почвенной зоологии. – Ашхабат, 1984. Кн. 1. – С. 142.
56. **Козловская Л. С.** Особенности взаимоотношений почвенных беспозвоночных с микроорганизмами // Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза. – М.: Наука, 1984. – С. 53–65.
57. Количественные методы в почвенной зоологии – М.: Наука, 1987. – 288 С.
58. **Криволуцкий Д. А.** Почвенная фауна в экологическом контроле. М.: Наука, 1994. – 240 с.
59. **Криволуцкий Д. А.** Животные в биогенном круговороте веществ / Д. А. Криволуцкий, А. Д. Покаржевский – М.: Знание, 1986. – 64 с.
60. **Лавренко Е. М.** Степи Европейской степной области, их география, динамика и история // Вопросы ботаники. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1954. – Т. 1.
61. **Лавренко Е. М.** Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей // Растительный покров СССР. – М.: Л., 1956. – Т. 2.
62. **Лавренко Е. М.** Степи СССР // Растительность СССР. М.-Л., 1940.
63. **Левин С. В.** Тяжелые металлы как фактор антропогенного воздействия на почвенную микробиоту / С. В. Левин, И. В. Гузев, И. В. Асеева, И. П. Бабьева и др. // Микроорганизмы и охрана почв – М.: Изд-во МГУ, 1989. – С. 5–46.

64. **Любарский Е. Л.** К методике экспресс-квалификации и сравнения описаний фитоценозов // Количественные методы анализа растительности. – Уфа, 1974 – С. 130–145.
65. **Макаревская З. С.** Жиры – основные энергетические запасы почвенных нематод // Проблемы почвенной зоологии. – Минск. – Наука и техника, 1978. – С. 145–146.
66. **Медведев С. И.** Распространение некоторых элементов энтомофауны в степной зоне УССР // Вторая экологическая конференция по проблемам “Массовые размножения животных и их прогнозы”. Ч. 1. К.: Изд-во КГУ, 1950.
67. **Мисюра А. Н.** Некоторые аспекты биохимического тестирования животных для контроля состояния окружающей среды / А. Н. Мисюра, А. В. Жуков // Устойчивое развитие: загрязнение окружающей среды и экологическая безопасность. Тез. докл. I международ. науч.-практич. конфер. – Т. 2. – Д., 1995. – С. 43–44.
68. **Мороз О. Б.** Основные черты растительного покрова правобережного Присамарья // Вопросы степного лесоведения. – Д., 1972. – Вып. 2. – С. 47–51.
69. **Обухов А. И.** Научные основы разработки предельно допустимых концентраций тяжелых металлов в почвах / А. И. Обухов, И. П. Бабьева, А. В. Гринь // Тяжелые металлы в окружающей среде. М.: Наука, 1980. – С. 20–28.
70. **Паникова Е. Л.** Схема гигиенического нормирования тяжелых металлов в почве / Е. Л. Паникова, А. Ф. Перцовская // Химия в сельском хозяйстве, 1982. – № 3. – С. 12–14.
71. **Пасечный Г. В.** Физическая география Днепропетровской области. – Д.: ДГУ, 1988. – 75 с.
72. **Пахомов А. Е.** Влияние роющей деятельности слепыша на состав почвенных животных в байрачных лесах и искусственных плакорных насаждениях Присамарья // Вопросы степного лесоведения, биогеоценологии и охраны природы. – Д., 1979. – С. 79–86.
73. **Пахомов А. Е.** Роющая деятельность грызунов как средообразующий фактор в степных лесах // Грызуны. Мат. 6-го Всес. совещ. Л.: Наука, 1983. – С. 495–496.
74. **Пахомов А. Е.** Положительное и отрицательное влияние экологического инжиниринга: сравнение парадигм / А. Е. Пахомов, А. В. Жуков // Вісник Дніпропетровського університету. – Д., Сер. Біологія. Екологія, 2004. – № 1. – С. 141–146.

75. **Пахомов А. Е.** Формирование почвенной мезофауны под влиянием педотурбационной активности микромаммалий / А. Е. Пахомов, А. В. Жуков // Вестник Днепропетровского университета. – Д., 1998. – Вып. 4. – С. 72–77
76. **Пахомов А. Е.** О возможности использования роющей деятельности млекопитающих для целенаправленного формирования почвенной мезофауны на участках лесной рекультивации земель / А. Е. Пахомов, А. Ф. Пилипенко, В. Л. Булахов // Биогенетические исследования лесов техногенных ландшафтов степной зоны Украины. Д., 1989. – С. 167–175.
77. **Пахомов А. Е.** Влияние роющей деятельности крота на микрофлору почв пойменных дубрав степной зоны юго-востока УССР / А. Е. Пахомов, Г. И. Тырыгина // Млекопитающие. – Тез. докл. 3-го съезда Всесоюзного териол. общества. – М., 1982. – Т. 1. – С. 267–268.
78. **Перель Т. С.** Жизненные формы Lumbricidae // Журн. общ. биол., 1975 – № 36, 2. – С. 189–202.
79. **Перель Т. С.** Географические особенности размножения дождевых червей сем. Lumbricidae (Oligochaeta). // Журнал общей биологии, 1982. – Т. 43, № 5. С. – С. 649–658.
80. **Перель Т. С.** Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. М.: Наука, 1979. – 272 с.
81. **Пилипенко А. Ф.** Почвенная мезофауна лесных биогенотозов юго-восточной Украины. – Дисс. канд. биол. наук., Д., 1973. – 165 с.
82. **Пилипенко А. Ф.** Влияние рН почвы и содержания гумуса в ней на распределение почвенной мезофауны // Вопросы степного лесоведения. – Вып. 3. – Д., 1972. – с. 70 – 74.
83. **Пилипенко А. Ф.** Закономерности формирования почвенной мезофауны в искусственных насаждениях на Днестре // Вопросы степного лесоразведения и охраны природы. – Вып. 5. – Д., 1975. – с. 197–204.
84. **Пилипенко А. Ф.** Некоторые вопросы зоологической диагностики почв искусственных насаждений и байрачных лесов Присамарья // Вопросы биологической диагностики лесных биогенотозов Присамарья. Д., – 1980. – с. 124–131.
85. **Пилипенко А. Ф.** Почвенная мезофауна необлесенных склонов правобережья Самары-Днепровской // Вопросы степного лесоведения. Вып. 2. – Д., 1972, вып. 2, с. 8 – 12.
86. **Пилипенко А. Ф.** Энергетическая оценка роли почвенных беспозвоночных в лесных биогенотозах Присамарья / А. Ф. Пилипенко, Ю. П. Бобылев, Ю. Б. Смирнов // Вопросы

- степного лесоведения и рекультивации земель.– Д., 1986, С. 114–121.
87. **Пилипенко А. Ф.** Значение показателей биомассы почвенной мезофауны для индикации устойчивости и оптимальности биологического круговорота в лесных биогенотозах // Вопросы степного лесоведения, биогенотологии и охраны природы. – Д., 1979. – С. 75–79.
88. **Пилипенко А. Ф.** О положительном воздействии двупарноногих и литобиоморфных многоножек на процессы трансформации микроэлементов в системе опад–подстилка–почва / А. Ф. Пилипенко, Г. Н. Ганин, Ю. Б. Смирнов // Исчезающие и редкие растения, животные и ландшафты Днепропетровщины. – Д., 1983. – С. 97–102.
89. **Пилипенко А. Ф.** Животное население эдафотопов экспериментального участка лесной рекультивации в Западном Донбассе / А. Ф. Пилипенко, А. В. Жуков, О. П. Киреева // Вопросы степного лесоведения и лесной рекультивации земель. Д., 1997. – С. 93–98.
90. **Пилипенко А. Ф.** Роль дождевых червей в биогенной миграции микроэлементов в лесных биогенотозах Присамарья / А. Ф. Пилипенко, Ю. Б. Смирнов // Охрана и рациональное использование лесов степной зоны. Д., 1987. – С. 98–103.
91. **Покаржевский А. Д.** Геохимическая экология наземных животных. – М.: Наука, 1985. – 300 с.
92. **Попов В. В.** Эколого-фаунистический обзор дождевых червей родов Nicodrilus, Lumbricus и Eisenia (Oligochaeta, Lumbricidae) Харьковской области // Известия Харьковского энтомологического общества, 1998. – Т. 6. – Вып. 1. – С. 120–124.
93. **Работнов Т. А.** О структурных элементах фитоценозов и фитоценологических популяциях // Биол. МОИП. Отдел. биол., 1985. – Т. 90, вып. 1.– С. 69–82.
94. **Семенов А. М.** Климат на юго-востоке УССР // Научные записки Днепропетровского университета, 1948. – Т. 30. – С. 15 – 22.
95. **Сидельник Н. А.** Краткая естественно-историческая характеристика степной зоны Украины в границах маршрута экспедиции // Искусственные леса степной зоны Украины. – Харьков: ХГУ, 1960. – С. 3 – 11.
96. **Скворцова И. Н.** Микробиологическое тестирование загрязнения почв ртутью / И. Н. Скворцова, Т. Д. Обуховская,

- Н. В. Заславская // Вестник Московского университета. Сер. Почвоведение, 1984 – № 2. – С. 32–35.
97. **Стебаев И. В.** Зоомикробиологические комплексы в биогеоценозах // Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза. – М.: Наука, 1984. – С.40–52.
98. **Стриганова Б. Р.** Специфика пищеварительной активности почвенных беспозвоночных как показатель характера разложения растительных остатков // Биологическая диагностика почв. М.: Наука, 1976. – С. 268–270.
99. **Стриганова Б. Р.** Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука, 1980. – 243 с.
100. **Топчиев А. Г.** Зооэкологическое изучение байрачных лесов на Днепропетровщине // Вопросы степного лесоведения. Д., 1968. С.141–144.
101. **Топчиев А. Г.** Животное население почв искусственных лесонасаждений в Алтагирской и Родионовской лесных дачах (беспозвоночные) // Сборник работ биологического факультета Днепропетровского госуниверситета. – Д., 1953. С. 93–101.
102. **Топчиев А. Г.** Некоторые данные о распределении почвенных беспозвоночных в Рацинском лесном массиве Николаевской области // Сборник работ биологического факультета Днепропетровского госуниверситета. – Д., 1960. С. 3–13.
103. **Топчиев А. Г.** Почвенная фауна и ее распределение в Кировском лесу Днепропетровской области // Вопросы степного лесоведения. – Д., 1968. – С.131–143.
104. **Травлеев А. П.** Вопросы генезиса и свойств лесных биогеоценозов Присамарья // Вопросы степного лесоведения. Д., – 1972. – Вып. 2. – С. 8 – 12.
105. **Травлеев А. П.** Материалы к номенклатуре и классификации лесных почв подзоны настоящих степей // Вопросы степного лесоведения. – Д., 1972. – Вып. 3. – С.16–22.
106. **Травлеев А. П.** Роль почвенной фауны в индикации эдафотопов лесных биогеоценозов в степи / А. П. Травлеев, Л. Г. Апостолов, И. К. Булик., М. А. Шимкина // Биологическая диагностика почв. М.: Наука, 1976. – С. 280–281.
107. **Травлеев А. П.** Об использовании раковинных амёб (Testacida, Protozoa) в индикации степных и лесных почв Присамарья на Днепропетровщине / А. П. Травлеев, И. К. Булик, Н. А. Белова, Л. П. Травлеев // Проблемы почвенной зоологии. – К., 1981. – С. 230.

108. **Убугунов В. Л.** Тяжелые металлы в садово-огородных почвах и растениях г. Улан-Уде. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Улан-Уде, 2003. – 16 с.
109. **Умаров М. М.** Некоторые биохимические показатели загрязнения почв тяжелыми металлами / М. М. Умаров, Е. Е. Азиева // Тяжелые металлы в окружающей среде. М.: Наука, 1980. – С. 109–115.
110. **Фатовенко М. А.** Некоторые особенности распределения мерметид и вредной почвенной энтомофауны в лесных биогеоценозах Присамарья / М. А. Фатовенко, А. Ф. Пилипенко // Проблемы почвенной зоологии. – Вильнюс, 1975. – С. 314–315.
111. **Цветкова Н. Н.** К вопросу о взаимосвязи микроэлементов с механическим составом и органическим веществом почвы // Вопросы степного лесоведения. – Д., 1972. – С. 15–17.
112. **Цветкова Н. Н.** Микроэлементы в лесных черноземах Днепропетровщины // Вопросы степного лесоведения и научные основы лесной рекультивации земель. – Д., 1985. – С. 15–21.
113. **Цветкова Н. Н.** Микроэлементы в жизни степного леса // Вопросы степного лесоведения и охраны природы. – Д., 1976. – Вып. 8. – С. 50–54.
114. **Цветкова Н. Н.** Результаты исследования микроэлементов в растениях лесных биогеоценозов степной Украины // Вопросы степного лесоведения и охраны природы. – Вып. 5. Д., – 1975. – С. 77–85.
115. **Цветкова Н. Н.** Металлы в почвогрунтах биогеоценозов Присамарского мониторинга // Мониторинговые исследования биогеоценологических катен степной зоны. – Д., 1995. – С. 12–34.
116. **Цветкова Н. Н.** Особенности миграции органо-минеральных веществ и микроэлементов в лесных биогеоценозах Степной Украины. – Д., ДГУ. – 1992. – 236 с.
117. **Цветкова Н. Н.** Микроорганизмы как показатель экологического состояния почв рекультивируемых ландшафтов на ранних этапах их развития / Н. Н. Цветкова, Ю. Г. Гельцер / / Биогеоценологические исследования лесов техногенных ландшафтов степной Украины. – Д., 1989. – С. 130–134.
118. **Швинка Ю. Э.** Пути повышения конверсии растительных материалов в процессах микробного синтеза // Микробиология и биохимия разложения растительных материалов. – М.: Наука, 1988. – С. 281–301.

119. **Aira M.** Effect of two species of earthworms (*Allolobophora* spp.) on soil systems: a microbial and biochemical analysis / M. Aira, F. Monroy, J. Dominguez // *Pedobiologia*. – 2003. – № 47. – P. 1–5.
120. **Allen T.F.H.** Hierarchy: Perspectives for Ecological Complexity. Chicago / J. Allen, T.B. Star – University of Chicago Press. – 1982. – IL, p. 310.
121. **Alloway B.J.** Soil Processes and the behavior of Metals. // *Heavy Metals in Soil*. Edited by: B.J. Alloway, Blackie Academic & Professional, London. 1995. – 360 P.
122. **Amrhein C., P.A.** Strong Colloid-Assisted Transport of Trace Metals in Roadside Soils Receiving Deicing Salts / C. Amrhein, P.A. Mosher // *Soil Science Society of America Journal*. – 1993. – Vol. 57. – P. 1212–1217.
123. **Andersen C.** Distribution of heavy metals in *Lumbricus terrestris*, *Aporrectodea longa* and *A. rosea* measured by atomic absorption and X-ray fluorescence spectrometry / C. Andersen, I. Laursen // *Ibid*. 1982. – Bd. 24. – S. 347–356.
124. **Anderson J.M.** Inter- and intra-habitat relationships between woodland Cryptostigmata species diversity and the diversity of soil and litter microhabitats // *Oecologia*. – 1978. – Vol. 32. – P. 341–348.
125. **Anderson J.M.** Spatiotemporal effects of invertebrates on soil processes // *Biology and Fertility of Soils*. – 1988. – Vol. 6. – P. 216–227.
126. **Atiyeh R.M.** Effects of vermicomposts and composts on plant growth in horticultural container media and soil / R.M. Atiyeh, S. Subler, C. A. Edwards, G. Bachman et al. // *Pedobiologia*. – 2000. – Vol. 44. – P. 579–590.
127. **Babich H.** Heavy metal toxicity to microbe-mediated ecologic processes: a review and potential application to regulatory policies / H. Babich, G. Slotzky // *Environment Reseaches*. – 1985. – Vol. 36, № 1. – P. 111–137.
128. **Babich H., G. Stotzky** Toxicity of nickel to microorganisms in soil: Influence of some physicochemical characteristics // *Environment Pollution*. – 1982. – Vol. 29A. – P. 303–315.
129. **Badura L., Galimska-Stypa R., Gorska B., Smylla A.** Wplyw emisji hutu cynku na mikroorganizmy glebowe // *Acta biologia*. – 1984. – Vol. 15. – S. 112–127.
130. **Balian R.** From Microphysics to Macrophysics. Heidelberg. – Vol. I., Springer, 1991. – 160 P.

131. **Barbaut R., Sastrapadja S.** Generation maintenance and loss of biodiversity // V.H. Heywood (Ed.), *Global Biodiversity Assessment*. Cambridge University Press (published for UNEP). – 1995. – Cambridge. – P. 193–274.
132. **Baumgartner S.** Measuring the diversity of what? And for what purpose? A comparison of ecological and economic biodiversity indices // *Verhandlungen der Gesellschaft fur Okologie*. – 2003. – № 33. – P. 490
133. **Bayon C. J.** Mathelin Carbohydrate fermentation and by-product absorption studied with labelled cellulose in *Oryctes nasicornis* larvae (Coleoptera: Scarabaeidae) // *J. Insect Physiol*. – 1980. – Vol. 26. – P. 833–840.
134. **Bayoumi B.M.** Significance of the microhabitat on the distribution of oribatid mites in a hornbeam-oak mixed forest // *Opuscula Zoologica Budapest*. – 1978. – Vol. 15. – P. 51–59.
135. **Beare M.H.** A hierarchical approach to evaluating the significance of soil biodiversity to biogeochemical cycling / M.H. Beare, D. C. Coleman, D. A. Crossley, P. F. Hendrix et al. // *Plant and Soil*. – 1995. – Vol. 170. – P. 5–22.
136. **Beccaloni, G. W.** Predicting the species richness of neo-tropical forest butterflies: Ithomiinae (Lepidoptera: Nymphalidae) as indicators / G. W. Beccaloni, K. J. Gaston // *Biology Conservation*. – 1995. – Vol. 71. – P. 77–86.
137. **Bengtsson G.** Evolutionary response of earthworms to long-term metal exposure / G. Bengtsson, H. Ek, S. Rundgren // *Oikos*. – 1992. – Vol. 63. – P. 289–297.
138. **Bengtsson G.** Population density and tissue metal concentration of Lumbricids in forest soils near a brass mill / G. Bengtsson, S. Nordstrum, S. Rundgren // *Environ. pollut.* – (Ser. A). – 1983. – Vol. 30. – P. 87–108.
139. **Bengtsson G.** Effects of metal pollution on the earthworm *Dendrobaena rubida* (Sav.) in acidified soils / G. Bengtsson, T. Gunnarsson, S. Rundgren // *Water Soil Air Pollut.* – 1986. – Vol. 28. – P. 361–383.
140. **Bengtsson J.** Temporal predictability in forest soil communities // *Journal Animal Ecology*. – 1994. – Vol. 63. – P. 653–665.
141. **Berger W.H., F.L. Parker** Diversity of planktonic Foraminifera in deep sea sediments / W. H. Berger, F. L. Parker // *Science*. – 1970. – № 168. – P. 1345–1347.

142. **Bhuiya M.R.H.** Cornfield Effects of addition of 1000 ppm Cu, Ni, Pb and Zn on carbon dioxide release during incubation of soil alone and after treatment with straw // *Environment Pollution*. – 1972. – Vol. 3. – P. 173–177.
143. **Biggs D. R.** Gut pH and amylase and protease activity in larvae of the New Zealand grass grub (*Costelytra zealandica*; Coleoptera: Scarabaeidae) as a basis for selecting inhibitors / D. R. Biggs, P. G. McGregor // *Insect Biochem. Mol. Biology*. – 1996. – Vol. 26 – P. 69–75.
144. **Binet F., Trehen P.** Experimental microcosm study of the role of *Lumbricus terrestris* (Oligochaeta: Lumbricidae) on nitrogen dynamics in cultivated soils / F. Binet, P. Trehen // *Soil Biology and Biochemistry* – 1992. – Vol. 24, No 12, – P. 1501–1506. In the special issue ISEE 4. Proceedings of the “4th International Symposium on Earthworm Ecology,” June 11–15, 1990, Avignon, France / edited by A. Kretzschmar.
145. **Bohlen P. J.** Earthworm effects on N dynamics and soil respiration in microcosms receiving organic and inorganic nutrients / P. J. Bohlen, C. A. Edwards // *Soil Biology and Biochemistry*. – 1995. – Vol. 27, 3. – P. 341–348.
146. **Bond E.M.** Biodiversity and ecosystem functioning at local and regional spatial scales / E. M. Bond, J. M. Chase // *Ecology Letters*. – 2002. № 5. – P. 467–470.
147. **Bonkowski M.** Interactions between earthworms and soil protozoa: A trophic component in the soil food web / M. Bonkowski, M. Schaefer // *Soil Biology and Biochemistry*. – 1997. – Vol. 29, No. 3–4. – P. 499–502.
148. **Bouche B. A.** Earthworm species and ecotoxicological studies. // P. W. Greig-Smith, H. Becker, P. J. Edwards, F. Heimbach (Eds.), *Ecotoxicology of earthworms*. Intercept, Andover, UK. – 1992. – P. 20–35.
149. **Bouche M. B.** Action de la faune sur les etats de la matiere organique dans les ecosistemnes. // G. Kilbertus, O. Reisinger, A. Mourey, J. A. Cancela da Fonseca (Eds.), *Humification et Biodegradation*. – 1975. Pierron, Sarreguemines. – P. 157–168.
150. **Brandon R. N.** *Adaptation and Environment*. Princeton University Press, Princeton, NJ. *Electron Microsc.* – 1991. – P. 133–157.
151. **Brooks Jr.,** Three great challenges for half century old computer science // *Journal ACM*. – № 50, 1. – P. 25–26.

152. **Brown G. G.** How do earthworms effect microfloral and faunal community diversity? // *Plant and Soil*. – 1995. – № 170. – P. 209–231.
153. **Brown S.** Angle Suburface Liming and Metal Movement in Soil Amended with Lime-Stabilized Biosolids / S. Brown, R. J. S. Chaney // *Jornal Environment Quality*. – 1997. – Vol. 26. – P. 724–732.
154. **Burd G. I.** A Plant Growth-Promoting Bacterium That Decreases Nickel Toxicity in Seedlings / G. I. Burd, D. G. Dixon, B. R. Glick // *Apllied and Environmental Microbiology*. – 1998. – Vol. 64, No 10. – P. 3663–3668
155. **Callahan C.A.** Earthworms as ecotoxicological assessment Tools // C. A. Edwards, E. F. Neuhauser (Eds.) *Earthworms in waste and environmental assessment*. – SPB Academic Publishing, The Hague. – 1988. – P. 295–301.
156. **Castilho P.** Influence of Cattle Manure Slurry Application on the Solubility of Cadmium, Copper and Zinc in a Manure Acidic, Loamy-Sandy Soil / P. Castilho, W.J. Chardon, W. Salomons // *Jornal Environment Quality*. – 1993. – Vol. 22. – P. 689–697.
157. **Cavalieri E. L.** The approach to understanding aromatic hydrocarbon carcinogenesis, the central role of radical cations in metabolic activation / E. L. Cavalieri, E. Rogan // *Pharmacology and Therapeutics*. – 1992. – Vol. 55. – P. 183–199.
158. **Cazemier A. E.** Fibre digestion in arthropods / A. E. Cazemier, H. J. M. Op den Camp, J. H. P. Hackstein, G. D. Vogels // *Comp. Biochem. Physiol.* 1997. – Vol. 118A. – P. 101–109.
159. **Chapin III F. S.** Consequences of changing biodiversity / III F. S. Chapin, E. S. Zavaleta, V. T. Eviner, R. L. Naylor et al. // *Nature*. – 2000. – № 405. – P. 234–242.
160. **Chapin F. S.** Biotic control over the functioning of ecosystems / III F. S. Chapin, III, B. H. Walker, R. J. Hobbs, D. U. Hooper et al. // *Science*. – 1997. – Vol. 277. – P. 500–504.
161. **Cheeseman K.M.** Effects of scavengers and inhibitors on lipid peroxidation in rat liver microsomes. // D. C. MacBrin, T.F. Slater (Eds.) *Free Radicals, Lipids Peroxidation and Cancer* – Academic Press, New York, NY. – 1982. – P. 196–211.
162. **Cook S. M. F.** Effect of blood type and placement on earthworm (*Aporrectodea tuberculata*) burrowing and soil turnover /

- S. M. F. Cook, D. R. Linden // *Biol. fertil. soils.* – 1996. – Vol.21, No 3. – P. 201–206.
- 163. Cottingham K. L.** Predictive indices of ecosystem resilience in models of north temperate lakes / K. L. Cottingham, S. R. Carpenter // *Ecology.* – 1994. – Vol. 75. – P. 2127–2138.
- 164. Cottingham K.L.** Biodiversity may regulate the temporal variability of ecological systems / K. L. Cottingham, B. L. Brown, J. T. Lennon // *Ecology Letters.* – 2001. № 4. – P. 74–85.
- 165. Curry J. P.** The earthworm population of a winter cereal field and its effects on soil and nitrogen turnover / J. P. Curry, D. Byrne, K. E. Boyle // *Biol. fertil. soils.* – 1995. – Vol. 19, No. 2/3. – P. 166–172.
- 166. Daniel O.,** Microbial biomass and activity in contrasting soil materials after passage through the gut of the earthworm *Lumbricus rubellus* Hoffmeister / O. Daniel, J. M. Anderson // *Soil Biology and Biochemistry.* – 1992. – Vol. 24, 5. – P.465–470.
- 167. Dash M.C.** Gut load and turnover of soil, plant and fungal material by *Drawida calebi*, a tropical earthworm / M. C. Dash, B. Satpathy, N. Behera, C. Dei // *Rev. Ecol. Biology Soil.* – 1984. – Vol. 21. – P.387–393.
- 168. De Benedictis P. A.** On the correlations between certain diversity indices // *American Naturalist.* – 1973. – № 107. – P. 295–302.
- 169. de Bethizy J. D.** Metabolism: a determinant of toxicity / J. D. de Bethizy, J. R. Hayes // A. W. Hayes (Ed.), *Principles and Methods of Toxicology*, 3rd ed. 1994. – Raven Press, New York, NY. – P. 101–148.
- 170. Devliegher W.** *Lumbricus terrestris* in a soil core experiment: nutrient-enrichment processes (NEP) and gut-associated processes (GAP) and their effect on microbial biomass and microbial activity / W. Devliegher, W. Verstraete // *Soil Biology and Biochemistry.* – 1995. – Vol.27, No 12. – P. 1573–1580.
- 171. Diaz S.** Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes / S. Diaz, M. Cabido // *Trends in Ecology and Evolution.* – 2001. – Vol.16. – P. 646–655.
- 172. Doelman P.** Effect of lead on soil respiration and dehydrogenase activity / P. Doelman, L. Haanstra // *Soil Biology and Biochemistry.* – 1979. – Vol. 11. – P. 475–479.
- 173. Doner H. E.** Chloride as a Factor in Mobility of Ni (II), Cu(II) and Cd(II) in Soil // *Soil Science Society of America Journal.* – 1978. – Vol. 42. P 125–139.

- 174. Donker M. H.** Physiology of Metal Adaptation in the Isopod *Porcellio scaber*. Ph.D. Thesis. Vrije Universiteit. Amsterdam. 1992
- 175. Doube B. M.** The response of *Aporrectodea rosea* and *Aporrectodea trapezoides* (Oligochaeta: Lubricidae) to moisture gradients in three soil types in the laboratory / B. M. Doube, C. Styan // *Biology and Fertility of Soils.* – 1996. – Vol. 23, Issue 2. – P. 166–172.
- 176. Drobne D.** Isopod gut microflora parametrs as endpoints in toxicity studies / D. Drobne, M. Rupnik, A. Lapanje, J. Strus et al. // *Environmental Toxicology and Chemistry.* – 2002. – Vol. 21, No. 3. – P. 604–609.
- 177. Dudley L. M.** Sorption of Cadmium and Copper from an Acid Mine Waste Extract by two Calcareous Soils: Column Study / L. M. Dudley, J. E. McLean, T. H. Furst, J. J. Jurinak // *Soil Science.* – 1991. – Vol. 151, No. 2, – P. 121–135.
- 178. Duffy J. E.** Biodiversity loss, trophic skew and ecosystem functioning // *Ecology Letters.* – 2003. – Vol. 6. – P. 680–687.
- 179. Duxbury T.** Ecological aspects of heavy metal responses in microorganisms // *Advances of Microbial Ecology.* – 1985. – Vol. 8. – P. 185–235.
- 180. Edwards C. A.** The potential of earthworm composts as plant growth media / C. A. Edwards, I. Burrows // C. A. Edwards, E. F. Neuhauser, eds, *Earthworms in Environmental and Waste Management.* – 1988. – SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands. – P. 211–220.
- 181. Edwards C. A.** Interactions between earthworms and microorganisms in organic-matter breakdown / C. A. Edwards, K. E. Fletcher // *Agric. Ecosyst. Environ.* – 1988. – Vol. 24. – P. 235–247.
- 182. Efrogmson R. A.** Toxicological Benchmarks for Contaminants of Potential Concern for Effects on Soil and Litter Invertebrates and Heterotrophic Process / R. A. Efrogmson, M. E. Will, G. W. Suter II / 1997 Revision. – U.S. Department of Energy, 1997. – 151 p.
- 183. Elton C.S.** *Ecology of Invasions by Animals and Plants.* Chapman & Hall, London, UK. 1958. – 360 P.
- 184. Etienne R. S.** A novel genealogical approach to neutral biodiversity theory / R. S. Etienne, H. Olf // *Ecology Letters.* – 2004. – Vol. 7. – P. 170–175.
- 185. Fic M.** Batch studies for the investigation of the mobility of the heavy metals Cd, Cr, Cu and Zn / M. Fic, M. I. Schroter // *Journal of contaminated hydrology.* – 1989. – Vol. 4. – P. 69–78.

- 186. Fischer E.** Environmental aspects of the chlorogenous tissue of earthworms / E. Fischer, L. Molnar // *Soil BiologyBiochem.* – 1993. – Vol. 24. – P. 1723–1727.
- 187. Gaines W. L.** Monitoring Biodiversity: Quantification and Interpretation. General Technical Report (PNW–GTR–443) / W. L. Gaines, R. J. Harrod, J. F. Lehmkuhl / 1999. – USDA. – 180 P.
- 188. Gange A. C.** Positive effects of an arbuscular mycorrhizal fungus on aphid life history traits / A. C. Gange, E. Bower, V. K. Brown // *Oecologia.* – 1999. – Vol. 120. P. 123–131.
- 189. Gange A. C.** Effect of root herbivory by an insect on a foliar-feeding species, mediated through changes in the host plant / A. C. Gange, V. K. Brown // *Oecologia.* – 1989. – Vol. 81. – 38–42.
- 190. Gans J. S.** Measuring product diversity / J. S. Gans, R.J. Hill // *Economics Letters.* – 1997. – № 55. – P. 145–150.
- 191. Gaston K. J.** Global patterns in biodiversity // *Nature.* – 2000. – № 405. P. 220–227.
- 192. Giashuddin M.** Effects of adding nickel (as oxide) to soil on nitrogen and carbon mineralisation at different pH values / M. A. Giashuddin, H. Cornfield // *Environment Pollution.* – 1979. – Vol. 19. – P. 67–70.
- 193. Giashuddin M.** Incubation study on effects of adding varying levels of nickel (as sulphate) on nitrogen mineralisation in soil / M. A. Giashuddin, H. Cornfield // *Environment Pollution.* – 1978. – Vol. 15. – P. 231–234.
- 194. Goats G. C.** Prediction of field toxicity of chemicals to earthworms by laboratory methods. / G. C. Goats, C. A. Edwards // C. A. Edwards, E. F. Neuhauser (Eds.), *Earthworms in waste and environmental assessment.* – Academic Publishing, The Hague. – 1988. – P. 283–294.
- 195. Goerres J. H.** Dynamics of carbon and nitrogen mineralization, microbial biomass, and nematode abundance within and outside the burrow walls of anecic earthworms (*Lumbricus terrestris*) / J. H. Goerres, M. C. Savin, J. A. Amador // *Soil Science.* – 1997. – Vol. 162, No. 9. – P. 666–671.
- 196. Graff O.** Der Einfluss verschiedener ulchmaterialien auf den Nahrelementgehalt von Regenwurmrohren im Unterboden. // *Pedobiologia.* – 1970. – Vol. 10. – P. 305–319.

- 197. Graham R. C.** Aggregate stability under oak and pine after four decades of soil development / R. C. Graham, J. O. Ervin, H. B. Wood // *Soil Science Society of America.* – 1995. – Vol.59 (6). – P.1740–1744.
- 198. Grumbine R. E.** Ghost Bears: Exploring the Biodiversity Crisis. Washington, DC. – 1992. – Island Press. – P. 290.
- 199.** Guidelines for the testing of chemicals. 1984. No. 207, Earthworm Acute Toxicity Test. Adopted 4/4/1984. OECD, Paris, France.
- 200. Gupta M. L.** Role of earthworms on availability of nutrients in garden and cultivated soils / M. L. Gupta, R. Sakal // *Journal of the Indian Society of Soil Science.* – 1967. – Vol. 15. – P. 149–151.
- 201. Hairston N. G.** Community structure, population control, and competition / N. G. Hairston, F. E. Smith, L. B. Slobodkin // *American Naturalist.* – 1960. – Vol. 94. P. 421–425.
- 202. Hamilton W.E.** Influence of earthworm middens on the distribution of soil microarthropods / W. E. Hamilton, D. Y. Sillman // *Biology and Fertility of Soils.* – 1989. – Vol. 8. – P. 279–284.
- 203. Hanski I.** Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations // *Biological Journal of the Linnean Society* 42. – 1991. – P. 17–38.
- 204. Harrod R. J.** Biodiversity in the blue mountains / R. J. Harrod, W. L. Gaines, R. J. Taylor et al. // R. G. Jaendl, T. M. Quigley (Eds.) *Search for a Solution: Sustaining the Land People and Economy of the Blue Mountains.* American Forests, Washington, DC. – 1996. – P. 81–105.
- 205. He F.** Deriving a neutral model of species abundance from fundamental mechanisms of population dynamics // *Functional Ecology.* – 2005. – № 19. – P. 187–193 .
- 206. He F.** Hubbell’s fundamental biodiversity parameter and the Simpson diversity index / F. He, X.-S. Hu // *Ecology Letters.* – 2005. – Vol. 8. – P. 386–390
- 207. Hector A.** Conservation implications of the link between biodiversity and ecosystem functioning / A. Hector, J. Joshi, S. P. Lawler, E. M. Spehn et al. // *Oecologia.* – 2001. – Vol.129. – P. 624–628.
- 208. Hill M. O.** Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences // *Ecology.* – 1973. – P. 427–431.
- 209. Holmstrup M.** Genetic and physiological differences between two morphs of the lumbricid earthworm *Dendrodrilus rubidus* (Savigny,

- 1826) / M. Holmstrup, V. Simonsen // *Soil Biology and Biochemistry*. – 1996. – V. 28, № 8. – P. 1105–1107.
- 210. Holt R. D.** Biodiversity and ecosystem functioning: the role of trophic interactions and the importance of system openness / R. D. Holt, M. Loreau // *The Functional Consequences of Biodiversity. Empirical Progress and Theoretical Expectations* (eds A. P. Kinzig, S. W. Pacala, D. Tilman). Princeton University Press. – Princeton. – 2002. – P. 246–262.
- 211. Hooper D. U.** The role of complementarity and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity // *Ecology*. – 1998. – Vol. 79. – P. 704–719.
- 212. Hooper D. U.** The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes / D. U. Hooper, P. M. Vitousek // *Science*. – 1997. – Vol. 277. – P. 1302–1305.
- 213. Hooper D. U.** Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning // M. Loreau, S. Naeem, P. Inchausti, editors. *Biodiversity and ecosystem functioning: syntheses and perspectives*. – Oxford, UK. – Oxford University Press. – 2002. – P. 195–208.
- 214. Hopkin S. P.** Heavy Metals in the Centipede *Lithobius variegatus* (Chilopoda) / S. P. Hopkin, M. H. Martin // *Environmental Pollution* – 1983. – Vol. 6, Series B. – P. 309–318.
- 215. Hopkin S. P.** Species-species differences in net assimilation of zinc, cadmium, lead, copper and iron by the terrestrial isopods *Oniscus asellus* and *Porcellio scaber* // *J. Appl. Ecol.* – 1990. – Vol. 27. – P. 460–474.
- 216. Huang P. M.** An Overview of Dynamics and Biototoxicity of Metals in the Freshwater Environment // *Water Pollution Reseach Journal of Canada*. – 1993. – Vol. 28. – P. 1–5.
- 217. Huang B. G.** Importance of DOC in Sediments for Contaminant Transport Modeling / Huang B.G., K. S. Jun, Y. D. Lee, W. S. Lung // *Water Science Technolgy*. – 1998. – Vol. 38, No. 11. – P. 193–199.
- 218. Hubbell S. P.** *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. – Princeton University Press. – 2001. – Princeton, MA. – 360 P.
- 219. Hunt H. W.** The detrital food web in a shortgrass prairie / H. W. Hunt, D. C. Coleman, E. R. Ingham, R. E. Ingham et al. // *Biology and Fertility of Soils*. – 1987. – Vol. 3. P. 57–68.
- 220. Hunter M. D.** Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural

- communities / M. D. Hunter, P. W. Price // *Ecology*. – 1992. – Vol. 73. – P. 724–732.
- 221. Hurlbert S. H.** The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters // *Ecology*. – 1971. – № 52. – P. 577–86.
- 222. Huston M. A.** No consistent effect of plant diversity on productivity / M. A. Huston, L. W. Aarssen, M. P. Austin, B. S. Cade et al. // *Science*. – 2000. – Vol. 289. – P. 1255.
- 223. Ireland M. P.** The occurrence and localisation of heavy metals and glycogen in the earthworms *Lumbricus rubellus* and *Dendrobaena rubida* from a heavy metal site / M. P. Ireland, K. S. Richards // *Histochemistry*. – 1977. – 4, 51(2–3). – P. 153–66.
- 224. Jennrich R. I.** An asymptotic test for the equality of two correlation matrices // *Journal of the American Statistical Association*. – 1970. – Vol. 65. – P. 904–912.
- 225. Jones C. G.** Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers / C. G. Jones, J. H. Lawton, M. Shachak // *Ecology*. – 1997. – Vol. 78, No 7. – P. 1946–1957.
- 226. Joosse E. N. G.** Tolerance and acclimation to zinc of the isopod *Porcellio scaber* / E. N. G. Joosse, K. J. Wulffraat, H. P. Glas // *International Conference Heavy metal in Environment*. – Amsterdam. – 1981. – P. 425–428.
- 227. Juma N. G.** Effects of trace elements on phosphatase activity in soils / N. G. Juma, M.A. Tabatabai // *Soil Science Society of America Journal*. – 1977. – Vol. 41. – P. 343–346.
- 228. Kappler A.** Influence of gut alkalinity and oxygen status on mobilization and size-class distribution of humic acids in the hindgut of soil-feeding termites / A. Kappler, A. Brune // *Applied Soil Ecology*. – 1999. – Vol. 13. – P. 219–229.
- 229. Karsten G. R.** Comparative assessment of the aerobic and anaerobic microfloras of earthworm guts and forest soils / G. R. Karsten, H. L. Drake // *Applied environmental MicroBiology*. – 1995. – Vol. 61, No. 3. – P. 1039–1044.
- 230. Khalil M. A.** Effects of metals and metal mixtures on survival and cocoon production of the earthworm *Aporrectodea caliginosa* / M. A. Khalil, H. M. Abdel-Lateif, B. M. Bayoumi, N. M. Van Straalen et al. // *Pedobiologia*. – 1996. – Vol. 40, No. 6. – P. 548–556.

- 231. Khan D. H.** Cellulolytic activity and root biomass production in some metal-contaminated soils / D. H. Khan, B. Frankland // *Environment Pollution*. – 1984. – Vol. 33A. – P. 63–74.
- 232. Kiewiet A. T.** Effect of pH and calcium on lead and cadmium uptake by earthworms in water / A. T. Kiewiet, W. C. Ma // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* – 1991. – Vol. 21(1). – P. 32–37.
- 233. King L. D.** Retention of Metal by Several Soils of the Southeastern United States // *Journal of Environment Quality*. – 1988. – Vol. 17, No. 2. – P. 239–246.
- 234. Kinzig A. P.** Implications of endemics-area relationships for estimates of species extinctions / A. P. Kinzig, J. Harte // *Ecology*. – 2000. – Vol. 81(12). – P. 3305–3311.
- 235. Klerks P. L.** Adaptation to metals in animals. // Shaw, A.J. (Ed.), *Heavy Metal Tolerance in Plants: Evolutionary Aspects*. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA. – 1990. – P. 313–321.
- 236. Kretzschmar A.** Quantification ecologique des galeries de lombriciens. Technique et premieres estimations // *Pedobiologia*. – 1978. – Vol. 18. – P. 31–38.
- 237. Kuo W. C.** Characterization of Soluble Microbial Products from Anaerobic Treatment by Molecular Weight Distribution and Nickel-Chelating Properties / W. C. Kuo, G. F. Parkin // *Water Research*. – 1996. – Vol., 30, No. 4. – P. 915–922.
- 238. Kvalseth T. O.** Note on biological diversity, evenness, and homogeneity measures // *Oikos*. – 1991. – № 62 – P. 123–137
- 239. Lavelle Ch.** Burrowing activity of *Aporrectodea rosea* // *Pedobiologia*. – 1998. – V. 42, № 2. – P. 97–101.
- 240. Lavelle P.** Earthworm activities and the soil system // *Biology and Fertility of Soils*. – 1988. – Vol. 6. – P. 237–251.
- 241. Lawton J. H.** What do species do in ecosystems? // *Oikos*. – 1994. – N71. – P. 367–374.
- 242. Lawton J. H.** Redundancy in ecosystems / J. H. Lawton, V. K. Brown // E. Schulze, H. Mooney, editors. *Biodiversity and ecosystem function*. Springer-Verlag, Berlin, Germany. – 1993. – P. 255–270.
- 243. Lawton J. H.** Population dynamic principles // *Extinction Rates* (eds J. H. Lawton, R. M. May). Oxford University Press. – Oxford. – 1995 – P. 147–163.
- 244. Lazerte B.** Deposition and Transport of Trace Metals in an Acidified Catchment of Central Ontario / B. Lazerte, D. Evans, P. Graunds //

- The science of the total Environment. – 1989. – Vol. 87–88. – P. 209–221.
- 245. Lee K. E.** Earthworms: their ecology and relationships with soil and Land use. – London: Acad. Press. – 1985. – 411 p.
- 246. Lehman C.L., D. Tilman** Biodiversity, stability, and productivity in competitive communities / C. L. Lehman, D. Tilman // *The American Naturalist*. – 2000. – № 156. – P. 534–552.
- 247. Liang C.N.** Effects of trace elements on nitrogen mineralisation in soils / C. N. Liang, M. A. Tabatabai // *Environment Pollution*. – 1977. – Vol. 12. – P. 141–147.
- 248. Livingstone D. R.** Review Biotechnology and pollution monitoring: use of molecular biomarkers in the aquatic environment // *Journal of Chemical Technology and Biotechnology*. – 1993. – Vol. 57. – P. 195–211.
- 249. Loksa I.** Mikrohabitate und ihre Bedeutung fur die Verteilung der Collembolengermeinschaften in einem Hainbuchen Eichenbestand // *Opuscula Zoologica Budapest*. – 1978. – Vol. 15. – P. 93–117.
- 250. Loranger G.** Impact of earthworms on the diversity of microarthropods in a vertisol (Martinique) / G. Loranger, J. F. Ponge, E. Blanchart, P. Lavelle // *Biology and Fertility of Soils*. – 1998. – Vol. 27. – P. 21–26.
- 251. Loreau M.** Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances // *Oikos*. – 2000. – Vol. 91. – P. 3–17.
- 252. Loreau M.** Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges / M. Loreau, S. Naeem, J. P. Inchausti, A. Grimme et al. // *Science*. – 2001. – № 5 – P. 804–808.
- 253. Loreau M.** Material cycling and the stability of ecosystems // *American Naturalist*. – 1994. – Vol. 143. – P. 508–513.
- 254. Loreau M.** Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges / M. Loreau, S. Naeem, P. Inchausti, J. Bengtsson et al. // *Science*. – 2001. – Vol. 294. – P. 804–808.
- 255. Lunt H. A.** The chemical composition of earthworm casts / H. A. Lunt, H. G. M. Jacobson // *Soil Science*. – 1944. – Vol. 58. – P. 367–375.
- 256. Ma L. Q.** Chemical Fractionation of Cadmium, Copper, Nickel and Zinc in Contaminated Soils / L. Q. Ma, G. N. Rao // *Jornal Environment Quality*. – 1997. – Vol. 26. – P. 259–264.

257. **Ma W. C.** The influence of soil properties and worm-related factors on the concentration of heavy metals in earthworms // *Pedobiologia*. – 1982. – Bd. 24. – S. 109–119.
258. **Ma W. C.** Uptake of Cd, Zn, Pb, and Cu by earthworms near a zinc-smelting complex: influence of soil pH and organic matter / W. C. Ma, Th. Edelman, I. van Beersum, Th. Jans // *Bull. Environm. Contam. Toxicol.* – 1983. – V.30. – P. 424–427.
259. **MacArthur R. H.** Fluctuations of animal populations and a measure of community stability // *Ecology*. – 1955. – Vol.36. – P. 533–536.
260. **MacArthur R. H.** The Theory of Island Biogeography / R. H. MacArthur, E. O. Wilson / Princeton University Press, Princeton. – 1967. – 360 P.
261. **MacArthur R.** The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species / R. MacArthur, R. Levins // *American Naturalist*. – 1967. – Vol. 101. – P. 377–385.
262. **MacKay A. D.** Earthworms and rate of breakdown of soybean and maize residues in soil / A. D. MacKay, E. J. Kladvik // *Soil Biology & Biochemistry*. – 1985. – Vol. 17. – P. 851–857.
263. **Magurran A. E.** Ecological diversity and its measurement. Princeton. 1988. University Press. Princeton. – 240 P.
264. **Magurran A. E.** Explaining the excess of rare species in natural species abundance distribution / A. E. Magurran, P. A. Henderson // *Nature*. – 2003. – 422. – P. 714–716.
265. **Malecki M. R.** The effect of metals on the growth and reproduction of *Eisenia foetida* (Oligochaeta, Lumbricidae) / M. R. Malecki, E. F. Neuhauser, R. C. Loehr // *Pedobiologia*. – 1982. – Vol. 24. – P. 129–137.
266. **Maraun M.** Middens of the earthworm *Lumbricus terrestris* (Lumbricidae): microhabitats for micro- and mesofauna in forest soil / M. Maraun, J. Alpehi, M. Bonkowski, R. Buryan et al. // *Pedobiologia*. – 1999. – Vol. 43. No. 3. – P. 276–287.
267. **Marinissen J. C.** Earthworm-amended soil structure: its influence on Collembola population in grassland / J. C. Marinissen, J. Bok // *Pedobiologia*. – 1988. – Vol. 32. – P. 243–252.
268. **Marino F.** Equilibrated body metal concentrations in laboratory exposed earthworms: can they be used to screen candidate metal-adapted populations? / F. Marino, A. J. Morgan // *Applied Soil Ecology*. – 1999. Vol. 12. – P. 179–189.

269. **Marino F.** The time-course of metal (Ca, Cd, Cu, Pb, Zn) accumulation from a contaminated soil by three populations of the earthworm, *Lumbricus rubellus* / F. Marino, A. J. Morgan // *Applied Soil Ecology*. – 1999. – Vol. 12. – P. 169–177.
270. **Marinussen M. P.** Cu accumulation in *Lumbricus rubellus* under laboratory conditions compared with accumulation under field conditions / M. P. Marinussen, S. E. Van der Zee, F.A. de Haan // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* – 1997. – Vol. 36(1). – P. 17–26.
271. **Martin A.** Biological and physico-chemical processes in excrements of soil animals / A. Martin, J. C. Y. Marinissen // *Geoderma*. – 1993. – Vol. 56. – P. 331–347.
272. **Masters G. J.** Plant-mediated interactions between two spatially separated insects / G. J. Masters, V. K. Brown // *Functional Ecology*. – 1992. – Vol. 6. – P. 175–179.
273. **Masters G. J.** Host-plant mediated effects of root herbivory on insect seed predators and their parasitoids / G. J. Masters, M. Rogers, T. H. Jones // *Oecologia*. – 2001. – Vol. 127. P. 246–250.
274. **May R. M.** Stability and Complexity in Model Ecosystems. Second edition. Princeton University Press, Princeton. 1974. – 240 P.
275. **May R. M.** Patterns of species abundance and diversity // M.L. Cody and J.M. Diamond (eds). *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press, Harvard. 1975. – PP. 81–120.
276. **May R. M.** Assessing extinction rates / R. M. May, J.H. Lawton, N.E. Stork // R.M. May, J.H. Lawton (eds.), *Extinction rates*, Oxford University Press. – Oxford, UK. – 1995. – P. 1–24
277. **McCann K. S.** The diversity-stability debate // *Nature*. – 2000. – № 405. P. – 228–233.
278. **McCarty L. S.** Enhancing ecotoxicological modeling and assessment, body residues and modes of action / L. S. McCarty, D. Mackay // *Environ. Sci. Technol.* – 1993. – Vol. 27. – P. 1719–1728.
279. **McGill B. J.** Strong and weak tests of macroecological theory // *Oikos*. – 2003. – V. 102. – P. 679–685.
280. **McKane A. J.** Analytic solution of Hubbell's model of local community dynamics / A. J. McKane, D. Alonso, R. Sole // *Theoretical Population Biology*. – 2004. – Vol. 65. – P. 67–73.
281. **Melamed R.** Field assessment of lead immobilization in a contaminated soil after phosphate application / R. Melamed, X.

- Cao, M. Chen, Ma, Q. Lena // The Science of the Total Environment. – 2003. – № 305. – P. 117–127.
- 282. Mele P. M.** Species abundance of earthworm in arable and pasture soils in south-eastern Australia / P. M. Mele, M. R. Carter // Applied Soil Ecology. – 1999. – Vol. 12. – P. 129–137.
- 283. Moran N. A.** Interspecific competition between root-feeding and leaf-galling aphids mediated by host-plant resistance / N. A. Moran, T. G. Whitham // Ecology. – 1990. – Vol. 71. – P. 1050–1058.
- 284. Morgan A. J.** The elemental composition of the chloragosomes of nine species of British earthworms in relation to calciferous gland activity // Comp. Biochem. Physiol. – 1982. – Vol. 73A. – P. 207–216.
- 285. Morgan A. J.** The accumulation and intracellular compartmentation of cadmium, lead, zinc and calcium in two earthworm species (*Dendrobaena rubida* and *Lumbricus rubellus*) living in highly contaminated soil / A. J. Morgan, B. Morris // Histochemistry. – 1982. – Vol. 75(2). – P. 269–85
- 286. Morgan J. E.** Calcium-lead interactions involving earthworms. Part 1. The effects of exogenous calcium on lead accumulation by earthworms under field and laboratory conditions / J. E. Morgan, A. J. Morgan // Environment Pollution. – 1988. – Vol. 54. – P. 41–53.
- 287. Morgan J. E.** Differences in the accumulated metal concentrations in two epigeic earthworm species (*L. rubellus* and *D. rubidus*) living in contaminated soils / J. E. Morgan, A. J. Morgan // Bull. Environ. Contain. Toxicol. – 1991. – Vol. 47. – P. 296–301.
- 288. Morgan J. E.** Earthworms as biological monitors of cadmium, copper, lead and zinc in metalliferous soils / J. E. Morgan, A. J. Morgan // Environment Pollution. – 1988 – Vol. 54. – P. 123–138.
- 289. Morgan J. E.** A comparison of the cadmium-binding proteins isolated from the posterior alimentary canal of the earthworm *Dendrodriilus rubidus* and *Lumbricus rubellus* / C. G. Morgan, C. G. Norey, A. J. Morgan, J. Kay // Comp. Biochem. Physiol. – 1989. – Vol. 92. – P. 15–21.
- 290. Naeem S.** Biodiversity enhances ecosystem reliability / Naeem S., S. Li. // Nature. – 1997. – Vol. 390. – P. 507–509.
- 291. Naeem S.** Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable

- problem / S. Naeem, J. P. Wright // Ecology Letters. – 2003. – Vol. 6. – P. 567–579.
- 292. Naeem S.** Biodiversity and plant productivity in a model assemblage of plant species / S. Naeem, K. Hakansson, J. H. Lawton, M. J. Crawley et al. // Oikos. – 1996. – Vol. 76. – P. 259–264.
- 293. Naeem S.** Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems / S. Naeem, L. J. Thompson, S. P. Lawler, J. H. Lawton et al. // Nature. – 1994. – Vol. 386. – P. 734–737.
- 294. Naeem S.** Empirical evidence that declining species diversity may alter the performance of terrestrial ecosystems / S. Naeem, L. J. Thompson, S. P. Lawler, J. H. Lawton et al. // Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences. – 1995. – Vol. 347. – P. 249–262.
- 295. Needham A. E.** Components of nitrogenous excreta in the earthworm *L. terrestris* and *E. feotida* // J. Exp. Biology. – 1957. – Vol. 34. – P. 425–446.
- 296. Nehring K.** A theory of diversity / K. Nehring, C. Puppe // Econometrica. – 2002. – № 70. – P. 1155–1198.
- 297. Neuhauser E. F.** Toxicity of metals to the earthworm *Eisenia fetida* / E. F. Neuhauser, R. C. Loehr, D. L. Milligan, M. R. Malecki // Biology and Fertility of Soils. – 1985. – № 1. – P. 149–152.
- 298. Noss R. F.** Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach // Conservation Biology. – 1990. – № 4, 4. – P. 355–364.
- 299. Noss R. F.** Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. // Conservation Biology. – 1990. – № 4. – P. 355–364.
- 300. Odum E.** Fundamentals of Ecology. Saunders, Philadelphia. 1953. – 386 P.
- 301. Paoletti M. G.** The role of earthworms for assessment of sustainability and as bioindicators // Agriculture, Ecosystems and Environment. – 1999. – Vol. 74. – P. 137–155.
- 302. Parkin T. B.** Microbial nitrogen transformations in earthworm burrows / T. B. Parkin, E. C. Berry // Soil Biology and Biochemistry. – 1999. – Vol. 31. – P. 1765–1771
- 303. Parkin T. B.** Nitrogen transformations associated with earthworm casts / T. B. Parkin, E. C. Berry // Soil Biology and Biochemistry. – 1994. – Vol. 26(9). – P. 1233–1238.
- 304. Parle J. N.** A microbiological study of earthworm casts // Journal of General Microbiology. – 1963. – Vol. 31. – P. 13–22.
- 305. Peijnenburg W. J. G. M.** Relating Environmental Availability to Bioavailability: Soil-Type-Dependent Metal Accumulation in the

- Oligochaete Eisenia andrei / W. J. G. M. Peijnenburg, R. Baerselman, A. C. de Groot, T. Jager et al. // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. – 1999. – Vol. 44. – P. 294–310.
- 306. Perel-Vsevolodova T.S.** The nature of eurytopy in polyploid earthworm species in relation to their in biological soil amelioration // *Biology and Fertility of Soils*. – 1987. – V. 3. – P. 103–105.
- 307. Petchey O. L.** Integrating methods that investigate how complementarity influences ecosystem functioning // *Oikos*. – 2003. – Vol. 101. – P. 323–330.
- 308. Petchey O. L.** Functional diversity (FD), species richness, and community composition / O. L. Petchey, K. J. Gaston // *Ecology Letters*. – 2002. – Vol. 5. – P. 402–411.
- 309. Petchey O. L.** Contributions of aquatic model systems to our understanding of biodiversity and ecosystem functioning / P. J. Petchey, P. J. Morin, F. D. Hulot, M. Loreau et al. // *The Functional Consequences of Biodiversity* (eds A. P. Kinzig, S. W. Pacala & D. Tilman). Princeton University Press. – Princeton. – 2002. – P. 127–138.
- 310. Pearce T. G.** Guy contents of some Lumbricid earthworms // *Pedobiologia*. – 1978. – Bd. 18, H. 2. – S. 153–157.
- 311. Pearce T. G.** The calcium relations of selected Lumbricidae // *J. Anim. Ecol.* – 1972. – Vol. 41. – P. 167–188.
- 312. Pielou E. C.** *Ecological Diversity*. Wiley. 1975. New York. – 420 P.
- 313. Pielou E. C.** Shannon's formula as a measure of species diversity: its use and misuse // *American Naturalist*. – 1966. – N100. – P. 463–465.
- 314. Pimm S. L.** Extinction of numbers / S. L. Pimm, P. Raven // *Nature*. – 2000. – № 403. – P. 843–845.
- 315. Pitkaenen J.** Distribution and abundance of burrows formed by *Lumbricus terrestris* L. and *Aporrectodea caliginosa* Sav. in the soil profile / J. Pitkaenen, V. Nuutinen // *Soil Biology and Biochemistry*. – 1997. – Vol. 29, No. 3–4. – P. 463–467.
- 316. Posthuma L.** Heavy-metal adaptation in terrestrial invertebrates: a review of occurrence, genetics, physiology and ecological consequences / L. Posthuma, N. M. Van Straalen // *Comp. Biochem. Physiol.* – 1993. – Vol. 106C. – P. 11–36.
- 317. Power M. E.** Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy? // *Ecology*. – 1992. – Vol. 73. – P. 733–746.

- 318. Prento P.** Metals and phosphate in the chloragosomes of *Lumbricus terrestris* and their possible significance // *Cell Tiss. Res.* – 1979. – Vol. 196. – P. 123–134.
- 319. Purvis A.** Getting the measure of biodiversity / A. Purvis, A. Hector // *Nature*. – 2000. – № 405. – № 212–219.
- 320. Raffaelli D.** Multi-trophic processes and ecosystem functioning / D. Raffaelli, W. H. van der Putten, L. Persson, D. A. Wardle et al. // M. Loreau, S. Naeem, P. Inchausti, editors. *Biodiversity and ecosystem functioning: syntheses and perspectives*. – Oxford, UK. – Oxford University Press. – 2002. – P. 147–154.
- 321. Ramos L.** Sequential Fractionation of Copper, Lead, Cadmium and Zinc in Soils from or Near Donana National Park / L. Ramos, L.M. Hernandez, M.J. Gonzalez // *Jornal Environment Quality*. – 1994. – Vol. 23. – P. 50–57.
- 322. Renyi A.** On measures of entropy and information // J. Neyman (ed.), *Proceedings of the Fourth Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability*. – 1961. – Vol. I – University of California Press, Berkeley. – P. 547–561.
- 323. Ricklefs R.** A comment on Hubbell's zero-sum ecological drift model // *OIKOS*. – 2003. – Vol. 100, 1 – P. 185–192.
- 324. Ricklefs R. E., G.L. Miller** *Ecology* / R. E. Ricklefs, G. L. Miller / Fourth edition. W.H. Freeman, New York. 2000. – 520 P.
- 325. Rida A. M. A.** Les vers de terre et l'environnement. *La Recherche*. – 1994. – 25. – P. 260–267.
- 326. Roberts H.** An ecological study of the arthropods of a mixed beech-oak woodland with particular reference to Lithobiidae. PhD thesis, University of Southampton. – 1956. – 16 P.
- 327. Rogers J. E.** Effect of metals and other inorganic ions on soil microbial activity: Soil dehydrogenase assay as a simple toxicity test / J. E. Rogers, S. W. Li // *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* – 1985. – Vol. 34. – P. 858–865.
- 328. Rosenzweig M. L.** *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 1995. – 386 P.
- 329. Rother J. A.** Seasonal fluctuation in nitrogen fixation (acetylene reduction) by free-living bacteria in soils contaminated with cadmium, lead, and zinc / J. A. Rother, J. W. Millbank, J. Thorntorn // *Journal of Soil Science*. – 1982. – Vol. 33, № 1. – P. 101–113.

- 330. Roy A.** Modeling vegetation development on blast-furnace slag dumps in a tropical region / A. Roy, S. K. Basu, K. P. Singh // *Simulation*. – 2002. – № 78, 9. – P. 531–542.
- 331. Rozen A.** Influence of different levels of traffic pollution on haemoglobin content in the earthworm *Lumbricus terrestris* / A. Rozen, L. Mazur // *Soil Biology and Biochemistry*. – 1997. – Vol. 29, No. 3–4. – P. 709–711.
- 332. Ruz Jerez B. E.** Laboratory assessment of nutrient release from a pasture soil receiving grass or clover residues, in the presence or absence of *Lumbricus rubellus* or *Eisenia fetida* / B. E. Ruz Jerez, P. R. Ball, R. W. Tillman // *Soil. Biol. Biochem.* – 1992. – Vol. 24, No 12. – P. 1529–1534.
- 333. Saint-Denis M.** Biochemical responses of the earthworm *Eisenia fetida andrei* exposed to contaminated artificial soil: effects of benzo(a)pyrene / M. Saint-Denis, J. F. Narbonne, C. Arnaud, E. Thybaud et al. // *Soil Biology and Biochemistry*. – 1999. – Vol. 31. – P. 837–1846.
- 334. Sala O. E.** Global biodiversity scenario for the year 2100 / O. E. Sala, III F. S. Chapin, J. J. Armesto, E. Berlow et al. // *Science*. – 2000 – № 287. – P. 1770–1774.
- 335. Salmon S.** Distribution of *Heteromurus nitidus* (Hexapoda, Collembola) according to soil acidity: interaction with earthworm and predator pressure) / S. Salmon, J.-F. Ponge // *Soil Biology and Biochemistry*. – 1999. – Vol. 3. – P. 1161–1170.
- 336. Satchell J. E.** *Lumbricidae* // *Soil biology*. London. – 1967. – P. 259–322.
- 337. Scheu S.** The role of substrate feeding earthworms (*Lumbricidae*) for bioturbation in a beechwood soil // *Oecologia*. – 1987. – Vol. 72. – P. 192–196.
- 338. Scheu S.** Bottom-up control of the soil macrofauna community in a beechwood on limestone: manipulation of food resources / S. Scheu, M. Schaefer // *Ecology*. – 1998. – Vol. 79, 5. – P. 1573–1585.
- 339. Scheu S.** Links between the detritivore and the herbivore system: effects of earthworms and Collembola on plant growth and aphid development / S. Scheu, A. Theenhausen, T. H. Jones // *Oecologia*. – 1999. – Vol. 119. – P. 541–551.
- 340. Schlapfer F.** Ecosystem effects of biodiversity: a classification of hypotheses and exploration of empirical results / F. Schlapfer, B. Schmid // *Ecological Application*. – 1999. – Vol. 9(3). – P. 893–912.
- 341. Schlottke E.** Über die Verdauungsfermente im Holz fressender Käferlarven // *Zool. Jahrb.* – 1945. – 61. – S. 88–140.

- 342. Schmid B.** Empirical evidence for biodiversity-ecosystem functioning relationships / B. Schmid, J. Joshi, F. Schlapfer // *The Functional Consequences of Biodiversity* (eds A. P. Kinzig, S. W. Pacala, D. Tilman). Princeton University Press. – Princeton. – 2002. – P. 120–150.
- 343. Schmidt O.** Effects of earthworms on biomass production, nitrogen allocation and nitrogen transfer in wheat-clover intercropping model systems / O. Schmidt, J. P. Curry // *Plant Soil*. – 1999. – Vol. 214. – P. 187–198.
- 344. Schrader S.** Earthworm casting: Stabilization or destabilization of soil structure? / S. Schrader, H. Zhang // *Soil Biology and Biochemistry*. – 1997. – Vol. 29, No. 3–4. – P. 469–475
- 345. Schwartz M. W.** Linking biodiversity to ecosystem function: implications for conservation ecology / M. W. Schwartz, J. D. Brigham, J. D. Hoeksema, K. G. Lyons et al. // *Oecologia*. 2000. – Vol. 122. – P. 297–305.
- 346. Scott J. M.** Gap analysis: a geographical approach to protection of biological diversity / J. M. Scott, F. Davis, B. Csuti, R. Noss et al. // *Wildlife Monogr.* – 1993. – Vol. 123. – P. 1–42.
- 347. Scott-Fordsmand J. J.** Toxicity of Nickel to a Soil-Dwelling Springtail, *Folsomia fimetaria* (Collembola: Isotomidae) / J. J. Scott-Fordsmand, P. H. Krogh, S. P. Hopkin // *Ecotoxicology and Environmental Safety*. – 1999. – Vol. 43. – P. 57–61.
- 348. Scott-Fordsmand J. J.** Toxicity of nickel to the earthworm and the applicability of the neutral red retention assay / J. J. Scott-Fordsmand, J. M. Weeks, S. P. Hopkin // *Ecotoxicology*. – 1998. – Vol. 7, No. 5. – P. 291–295.
- 349. Senapati B. K.** Biotic interactions between soil nematodes and earthworms // *Soil Biology and Biochemistry*. – 1992. – Vol. 24, No. 12. – P. 1441–1444.
- 350. Shannon C.** A mathematical theory of communication // *Bell System Technology Journal*. – 1948. – N27. – P. 379–423.
- 351. Shannon C. E.** *The Mathematical Theory of Communication* / C. E. Shannon, W. Weaver / University of Illinois Press, Urbana. 1949. – 360 P.
- 352. Sheppard S.** Depuration and uptake kinetics of I, Cs, Mn, Zn, and Cd by the earthworm (*Lumbricus terrestris*) in radiotracer-spiked litter / S. Sheppard, W. G. Evenden, T. C. Cornwell // *Environ. Toxicol. Chem.* – 1997. – Vol. 16. – P. 2106–2112.
- 353. Simberloff D.** The guild concept and the structure of ecological communities / D. Simberloff, T. Dayan // *Annual Review of Ecology and Systematics*. – 1991. – Vol. 22. – P. 115–143.

- 354. Simpson E. H.** Measurement of diversity // *Nature*. – 1949. – № 163. – P. 688.
- 355. Slobodkin L. B.** Regulation in terrestrial ecosystems, and the implied balance of nature / L. B. Slobodkin, F. E. Smith, N. G. Hairston // *American Naturalist*. – 1967. – Vol. 101. – P. 109–124.
- 356. Smith B.** A consumer's guide to evenness indices / B. Smith, J.B. Wilson // *Oikos*. – 1996. – № 76 – P. 70–82.
- 357. Smith A.** The influence of species diversity on sward yield and quality. / A. Smith, P. J. Allcock // *Journal of Applied Ecology*. – 1985. – Vol. 22. – P. 185–198.
- 358. Solow A. S.** Broadus On the measurement of biological diversity / A. S. Solow, J. Polasky // *Journal of Environmental Economics and Management*. – 1993. – № 24. – P. 60–68.
- 359. Spurgeon D. J.** Effects of metal-contaminated soils on the growth, sexual development, and early cocoon production of the earthworm *Eisenia fetida*, with particular reference to zinc / D. J. Spurgeon, S. P. Hopkin // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* – 1996. – Vol. 35(1). – P. 86–95.
- 360. Spurgeon D. J.** Tolerance to Zinc in Populations of the Earthworm *Lumbricus rubellus* from Uncontaminated and Metal-Contaminated Ecosystems / D. J. Spurgeon, S. P. Hopkin // *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* – 1999. – Vol. 37, No 3. – P. 332–337.
- 361. Spurgeon D. J.** Comparison of cadmium, copper, lead, and zinc kinetics in the earthworm (*Eisenia fetida*) // Abstracts of the 2nd Int. Workshop on Earthworm Ecotoxicology. Amsterdam. – 1997. – P. 40.
- 362. Spurgeon D. J.** The effects of metal contamination on earthworm populations around a smelting works: quantifying species effects / D. J. Spurgeon, S. P. Hopkin // *Applied Soil Ecology*. – 1996. – Vol. 4. – P. 147–160
- 363. Spurgeon D. J.** Extrapolation of the laboratory-based OECD earthworm toxicity test to metal-contaminated field sites / D. J. Spurgeon, S. P. Hopkin // *Ecotoxicology*. – 1995. – Vol. 4. – P. 190–205.
- 364. Spurgeon D. J.** Effects of Cadmium, Copper, Lead, and Zinc on Growth, Reproduction, and Survival of the Earthworm *Eisenia fetida* (Savigny): Assessing the Environmental Impact of Point-source Metal Contamination in Terrestrial Ecosystems / D. J. Spurgeon, S. P. Hopkin, D. T. Jones // *Environment Pollution*. – 1994. – Vol. 84. – P. 123–130.

- 365. Steiger J. H.** Testing pattern hypotheses on correlation matrices: Alternative statistics and some empirical results // *Multivariate Behavioral Research*. – 1980. – Vol. 15. – P. 335–352.
- 366. Stirling G.** Empirical Relationships between Species Richness, Evenness, and Proportional Diversity / G. Stirling, B. Wilsey // *American Naturalist*. – 2001. – № 158. – P. 286–299.
- 367. Sugihara G.** Predicted correspondence between species abundances and dengrograms of niche similarities / G. Sugihara, L.-F. Bersier, T. R. E. Southwood, S. L. Pimm // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 100. – 2003. – P. 5246–5251.
- 368. Sunderland K. D.** A serological study of arthropod predation on woodlice in a dune grassland ecosystem / K. D. Sunderland, S. D. Sutton // *Journal of Animal Ecology* – 1980. – Vol. 49. – P. 987–1004.
- 369. Syers J. K.** Cycling of nitrogen by surface-casting earthworms in a pasture ecosystem / J. K. Syers, A. N. Sharpley, D. R. Keeney // *Soil Biology & Biochemistry*. – 1979. – Vol. 11. – P. 181–185.
- 370. Tabatabai M. A.** Soil enzymes // *Methods of Soil Analysis*. – 1982. – 2. – Chemical and Microbiological Properties. ASA/SSSA, Madison, WI. – P. 903–948.
- 371. Thompson M. L.** An Improved Zero Tension lysimeter to Monitor Colloid Transport in Soils / M. L. Thompson, R.L. Scharf // *Jornal Environment Quality*. – 1994. – Vol. 23. – P. 378–383.
- 372. Thorpe I. S.** The role of the earthworm *Lumbricus terrestris* in the transport of bacterial inocula through soil / I. S. Thorpe, J. I. Prosser, L. A. Glover, K. Killham // *Biology and Fertility of Soils*. – 1996. – Vol. 23, Issue 2 – P. 132–139.
- 373. Tilman D.** Functional diversity // S. A. Levin, editor. *Encyclopedia of biodiversity*. – San Diego, California, USA. – Academic Press. – 2001. – P. 109–120.
- 374. Tilman D.** Biodiversity: population versus ecosystem stability. // *Ecology*. – 1996. – Vol. 77. – P. 350–363.
- 375. Tilman D.** Biodiversity and stability in grasslands / D. Tilman, J. A. Downing // *Nature*. – 1994. – Vol. 367. – P. 363–365.
- 376. Tilman D.** Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations / D. Tilman, C. Lehman, K. Thompson // *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*. – 1997. – Vol. 94. P. 1857–1861.

- 377. Tilman D.** Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems / D. Tilman, D. Wedin, J. Knops // *Nature*. – 1996. – Vol. 379. – P. 718–720.
- 378. Tilman D.** Plant diversity and composition: effects on productivity and nutrient dynamics of experimental grasslands / D. Tilman, J. Knops, D. Wedin, P. Reich // *Biodiversity and Ecosystem Functioning. Synthesis and Perspectives* (eds M. Loreau, S. Naeem, P. Inchausti). – Oxford University Press. – Oxford. – 2002. – P. 21–35.
- 379. Tiunov A. V.** Microbial respiration, biomass, biovolume and nutrient status in burrow walls of *Lumbricus terrestris* L. (Lumbricidae) / A. V. Tiunov, S. Scheu // *Soil Biology and Biochemistry*. – 1999. – № 33. – P. 2039–2048
- 380. Tomlin A. D.** Earthworms and their influence on soil structure and infiltration / A. D. Tomlin, M. J. Shipitalo, W. M. Edwards, R. Protz // P.F. Hendrix (Ed.), *Earthworm ecology and biogeography in North America*. – 1995. – CRC Press, Boca Raton. – P. 159–183.
- 381. Tothmeresz B.** Comparison of different methods for diversity ordering // *Journal of Vegetation Science*. – 1995. – № 6. – P. 283–290.
- 382. Vallade M.** Analytical solution of a neutral model of biodiversity / M. Vallade, B. Houchmandzadeh // *Physical Review*. – 2003. – E 68, 061902–0061905.
- 383. Visser S.** Role of soil invertebrates in determining the composition of soil microbial communities. // *Ecological Interactions in Soil*. – Blackwell, Oxford. – 1985. – P. 297–317.
- 384. Vitousek P. M.** Biological diversity and terrestrial ecosystem biogeochemistry / P. M. Vitousek, D. U. Hooper // E.-D. Schulze, H. A. Mooney, editors. *Biodiversity and ecosystem function*. Springer-Verlag, Berlin, Germany. – 1993. – P. 3–14.
- 385. Volkov I.** Neutral theory and relative species abundance in ecology / I. Volkov, J. R. Banavar, S. P. Hubbell, A. Maritan // *Nature*. – 2003. – Vol. 424. – P. 1035–1037.
- 386. Wagner W.** Characterization of the proteolytic enzymes in the midgut of the European cockchafer, *Melolontha melolontha* (Coleoptera: Scarabaeidae) / W. Wagner, F. Mohrlen, W. Schnetter // *Insect Biochem. Mol. Biology*. – 2002. – Vol. 32. – P. 803–814.
- 387. Walker B. H.** Biodiversity and ecological redundancy // *Conservation Biology*. – 1992. – Vol. 6. – P. 18–23.
- 388. Walker B.** Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species / B. Walker, A. Kinzig, J. Langridge // *Ecosystems*. – 1999. – Vol. 2. – P. 95–113.

Наукове видання

Пахомов Олександр Євгенович
Кунах Ольга Миколаївна

**ФУНКЦІОНАЛЬНЕ РІЗНОМАНІТТЯ ҐРУНТОВОЇ
МЕЗОФАУНИ
ЗАПЛАВНИХ СТЕПОВИХ ЛІСІВ В УМОВАХ ШТУЧНОГО
ЗАБРУДНЕННЯ СЕРЕДОВИЩА**

МОНОГРАФІЯ

Редактор В. Д. Маловик
Технічний редактор В. А. Усенко
Коректор В. Д. Маловик
Оригінал-макет виготовлений О. В. Жуков

Підписано до друку з оригінал-макета

Формат 60x80 ¹/₁₆. Папір офсетний. Гарнітура Таймс.
Друк плоский. Ум. друк. арк. 18,83. Ум. фарбовідб. 19,31.
Обл.-вид. арк. 20,06. Вид. № 1203. Тираж 300 пр. Зам. № .

Свідоцтво державної реєстрації Серія ДК № 289 від 31.12.2000 р.

ДП "Видавництво ДНУ", пр. Гагаріна, 72, м. Дніпропетровськ, 49050
Друкарня ДНУ, вул. Наукова, 5, м. Дніпропетровськ, 49050