

УДК [595.423:574.34:591.524:574.2/.4](252.5:477)

© 2013 г. А. Д. ШТИРЦ, Г. А. ЗАДОРЖНАЯ,  
О. Н. КУНАХ, А. В. ЖУКОВ

## ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВА ПАНЦИРНЫХ КЛЕЩЕЙ (*ACARI: ORIBATIDA*) В ПОЧВЕ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОГО ПОЛЯ В УСЛОВИЯХ СТЕПНОЙ ЗОНЫ УКРАИНЫ

Просторова організація угруповання панцирних кліщів (*Acari: Oribatida*) у ґрунті сільськогосподарського поля в умовах степової зони України [Текст] / А. Д. Штирц, Г. О. Задорожна, О. М. Кунах, О. В. Жуков // Вісті Харк. ентомол. т-ва. — 2013. — Т. XXI, вип. 1. — С. 49–60.

Досліджені просторові структури угруповання панцирних кліщів агроземи. Встановлена роль маркерів механічної обробки ґрунту (твердість й агрегатна структура) як факторів, що визначають екологічний простір цієї групи ґрунтових тварин. Відбір проб проведено у межах полігону, що складається із семи трансект, кожна з яких складена з 15 пробних точок. У кожній точці були відібрані проби для вигонки ґрунтових орібатид, проби для визначення щільності складення, агрегатного складу, вологості, твердості, температури й електропровідності ґрунту. Для опису впливу екологічних факторів на структуру угруповання панцирних кліщів використано ОМІ-аналіз. Установлено високий рівень детермінованості структури угруповання орібатид едафічними факторами, що зумовлює індикаційну цінність цієї групи тварин. Структура населення панцирних кліщів, відібраних з поверхневих шарів, є індикатором едафічних властивостей на набагато більшій глибині ґрунту. Серед орібатид виділено комплекс індикаторів позитивних агрономічних властивостей ґрунту та, що особливо важливо, негативних агрономічних властивостей (плужна підшоша та несприятлива агрегатна структура). 4 табл., 4 рис., 29 назв.

**Ключові слова:** панцирні кліщі, орібатиди, *Acari*, *Oribatida*, екологічна ніша, структура угруповання, фізичні властивості ґрунту.

Пространственная организация сообщества панцирных клещей (*Acari: Oribatida*) в почве сельскохозяйственного поля в условиях степной зоны Украины [Текст] / А. Д. Штирц, Г. А. Задорожная, О. Н. Кунах, А. В. Жуков // Изв. Харьк. энт. о-ва. — 2013. — Т. XXI, вып. 1. — С. 49–60.

Исследованы пространственные структуры сообщества панцирных клещей агрозема. Установлена роль маркеров механической обработки почвы (твердость и агрегатная структура) как факторов, определяющих экологическое пространство этой группы почвенных животных. Отбор проб проведен в пределах полигона, состоящего из 7 трансект, каждая трансекта составлена из 15 пробных точек. В каждой точке были отобраны пробы для выгонки орібатид, пробы для определения плотности сложения, агрегатного состава, влажности, твердости, температуры и электропроводности почвы. Для описания влияния экологических факторов на структуру сообщества панцирных клещей был использован ОМІ-анализ. Установлен высокий уровень детерминированности структуры сообществ орібатид эдафическими факторами, что обуславливает индикационную ценность этой группы животных. Структура населения панцирных клещей, отобранных из поверхностных слоев, является индикатором эдафических свойств на гораздо большей глубине почвы. Среди орібатид выделен комплекс индикаторов положительных агрономических свойств почвы и, что особенно важно, негативных агрономических свойств (плужная подошва и неблагоприятная агрегатная структура). 4 табл., 4 рис., 29 назв.

**Ключевые слова:** панцирные клещи, орібатиды, *Acari*, *Oribatida*, экологическая ниша, структура сообщества, физические свойства почвы.

Spatial organization of oribatid mites community (*Acari: Oribatida*) in soil of an agricultural field in conditions of steppe zone of Ukraine [Text] / A. D. Shtirts, G. A. Zadorozhnaya, O. N. Kunakh, A. V. Zhukov // The Kharkov Entomol. Soc. Gaz. — 2013. — Vol. XXI, iss. 1. — P. 49–60.

Spatial structures of oribatid mites community in soil of an agricultural field have been investigated. Role of markers of ploughing (penetration resistance and aggregate structure) as the factors defining ecological space of this group of soil animals has been determined. Sampling is carried out within the range consisting from 7 transects, every transect includes 15 trial points. In each point tests for oribatid mites, the soil density, aggregate structure, humidity, soil penetration resistance, temperature and soils apparent electrical conductivity have been tested. The OMI-analysis has been used for description of influence of environmental factors on community structure. High level of edaphic factors determinacy of communities structure has been determined that proves the indicator value of this group of animals. The structure of community sampled below surface layers has been found as the indicator of properties on much bigger depth of soil. Among oribatid mites the complex of indicators species of positive agronomic properties of soil and that is especially important, negative agronomic properties have been found. 4 tabs, 4 figs, 29 refs.

**Keywords:** oribatid mites, *Acari*, *Oribatida*, ecological niche, community structure, physical properties of soil.

*Shtirts A. D.* Department of Zoology, Biological Faculty, Donetsk National University,

ul. Shchorsa 46, Donetsk, 83050, UKRAINE; e-mail: shtirts@i.ua

*Zadorozhnaya G. A.* Department of Human and Animal Physiology, Faculty of Biology, Ecology and Medicine, Dnepropetrovsk National University, pr. Gagarina 72, Dnepropetrovsk, 49010, UKRAINE

*Kunakh O. N.* Department of Zoology and Ecology, Faculty of Biology, Ecology and Medicine, Dnepropetrovsk National University, pr. Gagarina 72, Dnepropetrovsk, 49010, UKRAINE

*Zhukov A. V.* Department of Ecology and Environment protection, Dnepropetrovsk State Agrarian and Economy University, ul. Voroshilova 25, Dnepropetrovsk, 49000, UKRAINE; e-mail: zhukov\_dnepr@rambler.ru

**Введение.** Пространственная экология почвенных животных позволяет решать широкий круг задач, направленных на выяснения закономерностей структуры и функционирования почвенной биоты в естественных условиях и при антропогенном воздействии. Неоднородность размещения почвенных животных в пространстве была отмечена давно, однако анализ пространственного распределения беспозвоночных начался лишь во второй половине XX в. (Пространственная ..., 2007). Важность знания закономерностей пространственного распределения беспозвоночных на сельхозугодьях была продемонстрирована в работах С. Thies и Т. Tschrantke (1999), F. Hendrickx et al. (How ..., 2007) и др. Биоразнообразие почв важно для поддержания стабильности агроэкосистем (Brussaard, de Ruiter, Brown, 2007). Мозаичность пространственного распределения панцирных клещей и коллембол в пахотных почвах была отмечена Н. М. Черновой (1982). На внешне однородном овсяном поле, где проводились исследования, микроартроподы встречались агрегировано (пятнами до 10 и более 20 см), что связывается с пространственным изменением свойств почвы, особенностями микрорельефа, а также с показателями численности и видовой специфики орибатид и коллембол. Степень агрегации и тип пространственного распределения являются изменчивыми показателями в пределах одной популяции и зависят от скважности почвы, режима влажности, степени покрытия растительностью. Степень мозаичности отличается у разных видов микроартропод (Чернова, Чугунова, 1967).

Распашка полей методом глубокой вспашки с оборотом пласта является антропогенным фактором большой деформирующей силы. В литературе имеются сведения о влиянии распашки на население панцирных клещей. По данным Д. А. Кривоуцкогo с соавт. (1977) проведенные наблюдения позволяют следующим образом сформулировать влияние распашки на сообщества панцирных клещей: 1) численность орибатид (по сравнению с лугами) сокращается в десятки раз; 2) видовое разнообразие уменьшается в несколько раз; 3) изменяется характер вертикального размещения клещей, которые равномерно заселяют весь пахотный горизонт; 4) резкие изменения претерпевает и соотношение жизненных форм — так, почти исчезают специализированные обитатели подстилки и поверхности почвы; 5) характер населения орибатид в почвах сильно зависит от особенностей обработки полей и возделываемых культур.

Андриевский В. С. (1992) рассматривал ход сукцессий, которые происходят в сообществах панцирных клещей после распашки. Установлено, что распашка целинной почвы кардинально деформирует сообщество панцирных клещей. Резко падает уровень численности клещей, меняется характер циклической динамики, трансформируется структура доминирования в сторону увеличения доли доминирующих видов. Видовой состав обедняется и претерпевает заметные изменения в соотношении видов разной экологической природы. Исчезают крупные виды, однако часть более мелких видов остаётся в значительном количестве. Сразу же после распашки проявляют себя рудеральные виды. В целом сообщество является деформированным, но не уничтоженным. Образовавшийся в результате распашки комплекс видов с определёнными количественными соотношениями становится исходной базой дальнейшего развития сукцессии сообщества орибатид в различных направлениях. Темпы изменений на каждом из этих направлений (посев пшеницы, перманентный пар, залежь), их характер, довольно быстро начинают различаться. Конкретный механизм проявления сукцессионных смен заключается в формировании новой группировки видов в недрах старой и постепенным вытеснением последней. Эта смена проявляется не в буквальной замене одних групп видов другими, а в изменениях численных соотношений их представителей.

Основываясь на результатах ранее проведенных нами исследований (Штирц, Ярошенко, 2003) можно сделать вывод о том, что видовое богатство и плотность населения панцирных клещей агроценозов (пашни, пастбищ) значительно отличаются от непосредственно примыкающих к ним целинных участков степи, что может быть вызвано нарушением естественной скважности почв, отсутствием подстилки, низкой способностью орибатид к горизонтальным миграциям, геохимическими особенностями почв агроценозов и т. д. В пахотных угодьях и на пастбищах резко падает как общая численность, так и видовое разнообразие панцирных клещей, наблюдается уменьшение количества жизненных форм и резкое доминирование вторично неспециализированных форм и обитателей мелких почвенных скважин. По данным Н. М. Черновой (1977) эти экологические группы являются основными среди панцирных клещей распаханых земель на огромных территориях, а весь комплекс верхнеподстилочных форм, как правило, отсутствует или представлен крайне слабо. На орибатид особенно отрицательно влияет удаление с поверхности почвы слоя отмерших растительных остатков, так как подавляющее большинство разнообразных видов, связанных с подстилкой, совершенно отсутствует в агроценозах даже при близком соседстве целинных биотопов (Штирц, Ярошенко, 2003; Колесников,

2010). Разбалансировка комплексов панцирных клещей отрицательно сказывается на его возможностях реагировать на изменения среды и делает трудно восстановимым после нарушения.

Работой, в которой обобщён накопленный до настоящего времени опыт изучения пространственного распределения различных групп почвообитающих беспозвоночных, является монография А. Д. Покаржевского с соавт. (Пространственная ..., 2007). В ней на обширном фактическом материале показаны особенности распределения почвенных беспозвоночных в пространстве в зависимости от физико-химических условий и биотических параметров почвы, выделены основные факторы, действующие на разных уровнях (исследуемой точки, биогеоценоза, ландшафта, региона) и связь этих уровней друг с другом. Понимание факторов, влияющих на пространственное распределение почвенной биоты, может способствовать развитию представлений о её функциональной роли в экосистемах. Несмотря на значительный материал, вскрывающий основные направления трансформации сообщества панцирных клещей в почвах сельхозугодий, практически отсутствуют сведения о пространственных паттернах орибатид в агроземлах.

Цель нашей работы — выявить пространственные структуры сообщества панцирных клещей агрозёма и установить роль маркеров механической обработки почвы (твёрдость и агрегатная структура) как факторов, определяющих экологическое пространство этой группы почвенных животных.

**Материалы и методы.** Для описания влияния экологических факторов на структуру сообщества орибатид нами был использован ОМІ-анализ. Среди техник многомерной обработки экологических данных анализ соответствий (Correspondence Analysis — CA) (Hill, 1974), который также известен как реципрокное усреднение (Reciprocal Averaging — RA) (Hill, 1973), является методом ординации сообществ для исследования разделения ниш видов или экологической амплитуды видов (Chessel, Lebreton, Prodon, 1982; Doledec, Chessel, Gimaret-Carpentier, 2000). Развитие этого анализа привело к созданию канонического анализа соответствий (Canonical Correspondence Analysis — CCA) (Ter Braak, 1986), который предназначен для изучения дифференциации ниш видов вдоль градиентов окружающей среды. Канонический анализ соответствий в наибольшей степени подходит для тех случаев, когда реакция видов на факторы окружающей среды имеет характер унимодальной кривой (Palmer, 1993). Анализ избыточности (Redundancy analysis — RDA) предполагает линейный ответ видов на действие факторов окружающей среды (Doledec, Chessel, Gimaret-Carpentier, 2000). Анализ с помощью индекса средней удаленности (Outlying Mean Index — OMI) (Doledec, Chessel, Gimaret-Carpentier, 2000) позволяет обрабатывать данные, которые отражают как линейную, так и унимодальную реакцию видов на окружающую среду. В концепции ОМІ-анализа экологическая ниша вида может быть представлена как композиция маргинальности, толерантности и остаточной толерантности. Маргинальность является мерой отличия условий обитания вида от типичных условий для данной территории и указывает, таким образом, на специализацию вида. Толерантность характеризует вариабельность ниши вида вдоль оси, соединяющей центр масс экологических условий территории и центр масс участков территории, где встречен данный вид. Этот показатель указывает на ширину экологической ниши. Вариабельность ниши в плоскости, ортогональной направлению, связывающей центры масс территории и вида, является остаточной толерантностью (Doledec, Chessel, Gimaret-Carpentier, 2000).

Исследования были проведены 22 октября 2012 г. на поле, расположенном на расстоянии 5 км к северу от г. Синельниково Днепропетровской области (48°21'43.69" N, 35°31'10.17" E). На этом поле с 2008 г. в практике сельскохозяйственного производства отказались от применения пестицидов и минеральных удобрений. Борьбу с сорняками на нём вели с помощью ручной прополки. Такую систему земледелия можно отнести к так называемому природному земледелию. В 2012 г. на поле возделывали семенной подсолнечник. 2 октября подсолнечник был убран, а после механической обработки почвы высажена озимая пшеница. К моменту отбора проб высота всходов пшеницы составляла 7–8 см.

Исследуемый полигон находился на южной стороне поля и примыкал к искусственной лесной полосе, состоящей преимущественно из дуба черешчатого, робинии псевдоакции и бузины чёрной в подросте. Ширина лесной полосы составляла 25 м. Южная часть полигона была расположена в 10 м от лесной полосы. Полигон состоял из 7 трансект, направленных с юга на север. Каждая трансекта была составлена из 15 пробных точек. Расстояние между рядами в полигоне составляло 3 м. Левая нижняя точка была принята как имеющая координаты (0;0).

В каждой точке были отобраны пробы для выгонки почвенных орибатид, пробы для определения плотности сложения, агрегатного состава, влажности, твёрдости, температуры и электропроводности почвы. Для учёта орибатид пробы отбирали из верхнего почвенного горизонта цилиндрическим пробоотборником объёмом 250 см<sup>3</sup>. Сбор почвенных проб и выгонку клещей проводили по общепринятой методике Е. М. Булановой-Захваткиной (1967). Видовую принадлежность панцирных клещей

устанавливали при микроскопировании с помощью микроскопа Zeiss Primo Star (Германия), при этом использовали «Определитель обитающих в почве клещей» (1975), «Низшие орибатида» (Сергиенко, 1994), «Определитель цератозетоидных клещей Украины» (Павличенко, 1994), а также статьи с первоописаниями видов. Градации доминирования приведены по шкале Г. Энгельманна (Engelmann, 1978): E — эудоминант (> 40 %), D — доминант (12,5–39,9 %), SD — субдоминант (4,0–12,4 %), R — рецедент (1,3–3,9 %), SR — субрецедент (< 1,3%). Жизненные формы панцирных клещей приведены по работам Д. А. Криволуцкого (1965) и «Панцирные клещи ...» (1995).

Твёрдость почв измеряли в полевых условиях с помощью ручного пенетрометра Eijkelkamp на глубину до 50 см с интервалом 5 см. Средняя погрешность результатов измерений прибора составляла  $\pm 8\%$ . Измерения производили конусом с размером поперечного сечения  $2\text{ см}^2$ . В пределах каждой точки измерения твёрдости почвы проводили в однократной повторности.

Для измерения электропроводности почвы *in situ* использовали сенсор HI 76305 (Hanna Instruments, Woodsocket, R. I.), работающий совместно с портативным прибором HI 993310. Тестер оценивал общую электропроводность почвы, т. е. объединенную проводимость почвенного воздуха, воды и частиц. Результаты измерений прибора представлены в единицах насыщенности почвенного раствора солями —  $\text{г/дм}^3$ . Сравнение результатов измерений прибором HI 76305 с данными лабораторных исследований позволили оценить коэффициент перевода единиц как  $1\text{ дС/м} = 155\text{ мг/дм}^3$  (Pennisi, van Iersel, 2002).

Почвенную температуру измеряли в период с 13 до 14 ч цифровыми термометрами WT-1 (ПАО «Стеклоприбор» (<http://bit.steklopribor.com>), точность —  $0,1^\circ\text{C}$ ) на глубине 5–7 см.

Влажность почвы определяли весовым методом, агрегатную структуру — методом сухого просеивания через систему сит. Коэффициент структуры почвы (КС) определен как:

$$КС = \frac{\sum Agr_{0,25-10}}{Agr_{<0,25} + Agr_{>10}},$$

где  $Agr_{0,25-10}$  — агрегаты размером от 0,25 до 10 мм (мезоагрегаты);  $Agr_{<0,25}$  — агрегаты размером менее 0,25 мм (микроагрегаты);  $Agr_{>10}$  — агрегаты размером более 10 мм (макроагрегаты) (Шейн, 2005).

Статистическую обработку данных проводили при помощи программы Statistica 7.0, обработку пространственных данных — ArcMap 10.0, процедуры экологической ординации выполнены в среде R 2.15.3 с использованием пакетов *adehabitat*, *maptools*, *lattice*. Построение карт осуществляли при помощи системы картографирования поверхностей Surfer 11.4.958.

**Результаты и обсуждение.** Орибатида являются типично почвенными обитателями, поэтому эдафические характеристики могут рассматриваться как детерминанты экологического пространства сообщества орибатид (табл. 1).

Для изученного участка поля характерно монотонное увеличение твёрдости почвы с ростом глубины. Твёрдость почвы составляла от 1,35 (слой 0–5 см) до 5,91 МПа (слой 45–50 см). Орибатида отобраны только в слое 0–10 см, однако нельзя исключать влияние свойств более глубоких слоёв на сообщество панцирных клещей. Панцирные клещи совершают вертикальные миграции, а твёрдость почвы зависит от структуры порового пространства, по которому совершаются миграции. Влияние может быть косвенным, так как твёрдость почвы может оказывать влияние на перераспределение влаги. При наличии плужной подошвы (слоя с резким возрастанием твёрдости) сильно изменяется скорость инфильтрации воды, что может приводить к резкому росту содержания влаги в верхнем почвенном слое до состояния полной влагоёмкости при интенсивных осадках. При полной влагоёмкости в почве содержится только защемлённый воздух, а условия в целом в почве являются анаэробными.

Коэффициент вариации твёрдости почвы закономерно уменьшается с глубиной вплоть до слоя 35–40 см, после чего происходит возрастание этого показателя. В слое 0–5 см коэффициент вариации твёрдости почвы составляет 50,49 %, что можно рассматривать как достаточно высокий уровень вариабельности.

Твёрдость также регулирует глубину проникновения корней растений в почву. Для многих видов растений граничной является твёрдость почвы 3 МПа. Глубина проникновения корней является глубиной попадания растительной органики в почву. Очевидно, что пространственное размещение сапротрофных орибатид также будет регулироваться твёрдостью почвы. В этом смысле особое значение имеет такой показатель, как глубина возникновения граничной твёрдости почвы (в нашем случае это 3 и 4 МПа). Твёрдость 3 МПа в среднем возникает с глубины 26,35 см, а твёрдость 4 МПа — с 37,85 см.

Агрегатная структура имеет безусловное значение в формировании экологического пространства орибатид. Микроагрегаты соразмерны с размерами панцирных клещей. Межагрегатная порозность формирует пространство, в пределах которого эти почвенные животные могут перемещаться.

Внутриагрегатное пространство являетсяместищем влаги и фактором стабильности микросреды орибатид.

Таблица 1. Детерминанты экологического пространства орибатид

Параметры среды	Среднее	Доверительный интервал		CV, %
		- 95 %	+ 95 %	
Твёрдость почвы на глубине, МПа				
0–5 см	1,35	1,22	1,49	50,49
5–10 см	1,69	1,53	1,85	48,73
10–15 см	1,94	1,77	2,10	43,66
15–20 см	2,33	2,17	2,50	35,93
20–25 см	2,80	2,64	2,96	29,80
25–30 см	3,12	2,95	3,28	26,71
30–35 см	3,46	3,30	3,62	24,08
35–40 см	3,91	3,71	4,11	26,38
40–45 см	4,69	4,33	5,05	39,78
45–50 см	5,91	5,44	6,38	41,25
Глубина, с которой начинается твёрдость почвы, см				
3 МПа	26,35	24,23	28,47	41,56
4 МПа	37,85	35,60	40,10	30,71
Агрегатная структура слоя почвы 0–10 см, %				
Агрегаты > 10 мм	47,64	43,38	51,90	46,23
Агрегаты 7–10 мм	10,48	9,78	11,18	34,51
Агрегаты 5–7 мм	7,83	7,26	8,40	37,64
Агрегаты 3–5 мм	10,11	9,31	10,90	40,75
Агрегаты 1–3 мм	17,42	15,44	19,40	58,69
Агрегаты 0,5–1 мм	2,80	2,41	3,19	72,05
Агрегаты 0,25–0,5 мм	2,27	1,92	2,62	80,10
Агрегаты < 0,25 мм	1,46	1,17	1,74	101,65
КС	1,49	1,26	1,71	78,61
Физические свойства				
Электропроводность, дСм/см	0,99	0,94	1,04	24,43
Температура слоя почвы 5–7 см, °С	12,99	12,58	13,39	16,21

Преобладающей фракцией в агрегатной структуре являются макроагрегаты (размером более 10 мм). Их доля в среднем составляет 47,64 %, что определяет относительно низкий уровень структурности почвы — коэффициент структуры составляет 1,49. Второй по значимости фракцией являются агрегаты размером 1–3 мм (относятся к категории мезоагрегатов, являются агрономически ценными). Они составляют 17,42 % от общей суммы. В целом прослеживается тренд увеличения коэффициента вариации с уменьшением размеров агрегатов, в соответствии с которым наибольшей вариабельностью характеризуются микроагрегаты (CV = 101,65 %). Следует отметить, что микроагрегаты являются весьма динамичной фракцией, способной существенно изменять свойства почвы как среды обитания микрофауны. Прежде всего, это закупорка относительно крупных пор микроагрегатами (пылевой фракцией), поэтому вариабельность микроагрегатов маркирует значительную изменчивость экологических свойств почвы для существования сообщества орибатид.

Электропроводность и температура почвы тесным образом зависят от условий влажности почвы. Температура является очевидным экологическим фактором, который определяет скорость протекания химических процессов в почве и интенсивность метаболизма в живых организмах. Электропроводность в исследуемом участке составила 0,99 дСм/см, что свидетельствует об отсутствии явлений засоления. Температура почвы в момент отбора проб в среднем составила 12,99 °С.

Сообщество панцирных клещей изучаемого поля в данный период представлено 15 видами (табл. 2). К числу доминирующих видов орибатид относятся *Z. frisiae*, *R. mihelcici* и *Z. terricola ucrainica*. Из жизненных форм доминирующей группой являются вторично неспециализированные орибатиды, которые составляют 69,61 % от общего обилия. Несколько меньше обитателей мелких почвенных скважин (26,24 %). Малую долю в экологической структуре сообщества занимают глубокопочвенные (3,31 %) и первично неспециализированные формы (0,83 %).

Общая инерция, которая может быть вычислена в результате ОМІ-анализа, пропорциональна средней маргинальности видов сообщества и представляет собой количественную оценку влияния факторов окружающей среды на сепарацию видов. В результате проведенного анализа установлено, что общая инерция составляет 2,16. Первая ось, полученная в результате ОМІ-анализа, описывает 73,52 %, а

вторая — 19,58 % инерции. Таким образом, первые две оси описывают 93,10 % инерции, что вполне достаточно для того, чтобы описание дифференциации экологических ниш орибатид на изучаемом поле проводить в пространстве первых двух осей.

Таблица 2. Видовой состав и численность сообщества орибатид

Вид	Жизненная форма	Число экземпляров	%
Доминанты			
<i>Zygoribatula frisiae</i> (Oudemans, 1900)	НФ (в)	265	36,60
<i>Ramusella mihelcici</i> (Perez-Inigo, 1965)	ОМПС	108	14,92
<i>Zygoribatula terricola ucrainica</i> Iordansky, 1990	НФ (в)	95	13,12
Субдоминанты			
<i>Tectoribates ornatus</i> (Schuster, 1958)	НФ (в)	61	8,43
<i>Multioppia laniseta</i> Moritz, 1966	ОМПС	51	7,04
<i>Protoribates capucinus</i> (Berlese, 1908)	НФ (в)	34	4,70
Рецеденты			
<i>Tectocepheus velatus</i> (Michael, 1880)	НФ (в)	26	3,59
<i>Oppiella nova</i> (Oudemans, 1902)	ОМПС	20	2,76
<i>Epilohmannia cylindrica cylindrica</i> (Berlese, 1904)	ГФ	18	2,49
<i>Chamobates cuspidatus</i> (Michael, 1884)	НФ (в)	12	1,66
<i>Multioppia glabra</i> (Mihelcic, 1955)	ОМПС	11	1,52
<i>Ceratozetes minutissimus</i> Willmann, 1951	НФ (в)	6	0,83
Субрециденты			
<i>Hypochthonius luteus luteus</i> Oudemans, 1917	НФ (п)	6	0,83
<i>Microppia minus</i> (Paoli, 1908)	ГФ	6	0,83
<i>Zygoribatula concinna</i> Iordansky, 1990	НФ (в)	5	0,69

**Примечания:** ОМПС — обитатели мелких почвенных скважин, ГФ — глубокопочвенные формы, НФ (п) — первично неспециализированные формы, НФ (в) — вторично неспециализированные формы.

Маргинальность, которая статистически достоверно отличается от случайной альтернативы, характерна для 7 видов из 15, для которых проведен ОМІ-анализ (табл. 3). Для среднего значения маргинальности сообщества (ОМІ = 2,91) уровень значимости составляет  $p = 0,03$ , что свидетельствует о важной роли выбранных переменных среды для структурирования сообщества орибатид.

Таблица 3. Анализ маргинальности видов сообщества орибатид

Виды	Инерция	ОМІ	Tol	Rtol	omi	tol	rtol	p-уровень
<i>Ceratozetes minutissimus</i>	37,66	10,13	12,12	15,41	26,90	32,20	40,90	0,10
<i>Chamobates cuspidatus</i>	15,54	1,43	1,17	12,94	9,20	7,50	83,30	0,70
<i>Epilohmannia cylindrica</i>	25,49	0,39	8,28	16,81	1,50	32,50	66,00	0,90
<i>Hypochthonius luteus</i>	14,57	4,69	1,79	8,09	32,20	12,30	55,50	0,30
<i>Microppia minus</i>	17,16	2,44	1,29	13,43	14,20	7,50	78,20	0,30
<i>Multioppia glabra</i>	17,16	2,44	1,29	13,43	14,20	7,50	78,20	0,25
<i>Multioppia laniseta</i>	19,04	0,53	2,37	16,14	2,80	12,50	84,80	0,40
<i>Oppiella nova</i>	21,23	4,49	5,28	11,46	21,20	24,90	54,00	0,05
<i>Protoribates capucinus</i>	21,23	4,49	5,28	11,46	21,20	24,90	54,00	0,05
<i>Ramusella mihelcici</i>	16,61	2,86	2,79	10,97	17,20	16,80	66,00	0,05
<i>Tectocepheus velatus</i>	22,72	3,92	4,11	14,69	17,30	18,10	64,60	0,05
<i>Tectoribates ornatus</i>	17,83	0,93	5,34	11,57	5,20	29,90	64,90	0,05
<i>Zygoribatula concinna</i>	17,71	2,17	4,87	10,67	12,20	27,50	60,20	0,05
<i>Zygoribatula frisiae</i>	17,71	2,17	4,87	10,67	12,20	27,50	60,20	0,05
<i>Zygoribatula terricola</i>	17,58	0,57	3,72	13,29	3,20	21,20	75,60	0,10

**Примечания:** ОМІ — индекс средней удалённости (маргинальности) для каждого вида; Tol — толерантность, Rtol — остаточная толерантность; курсивом представлены данные индексов в % от суммарной вариабельности; p-уровень по методу Монте-Карло после 25 итераций.

Для экологической ниши всех видов орибатид характерна высокая доля остаточной толерантности. Это предположительно свидетельствует о наличии других факторов среды, неучтённых в исследовании, либо о том, что нейтральный характер распределения сообщества орибатид составляет важную компоненту его изменчивости.

Доли вариабельности экологической ниши по индексу ОМІ (маргинальностью) и по толерантности (величина, обратная специализации) не имеют достоверной корреляционной связи (индекс ранговой корреляции Спирмена —  $-0,13$ ,  $p > 0,05$ ). Доля вариабельности по остаточной толерантности негативно

коррелирует как с долей по индексу ОМІ, так и с долей по толерантности ( $-0,70$ ,  $p < 0,05$  и  $-0,58$ ,  $p < 0,05$ ). Таким образом, остаточная толерантность конкурирует по своему значению как с маргинальностью, так и толерантностью. Это позволяет выделить группу видов, экологическая ниша которых структурируется под воздействием факторов, изученных в настоящем исследовании, и группу видов, которые оказываются малочувствительными к этим факторам. Дифференциацию этих групп можно произвести по  $p$ -уровню, полученному после итерационной процедуры по методу Монте-Карло. Группа видов, чувствительных к твёрдости, агрегатному составу, электропроводности и температуре почвы, представлена 7 видами. К числу оставшихся видов относятся как в целом индифферентные к указанным факторам виды, так и специализированные к модельным значениям эдафических признаков. Так, для вида *Hypochothonius luteus* маргинальность достоверно не отличается от условий, средних для изученного участка, но для этого вида характерна узкая проекция экологической ниши на ось маргинальности, что свидетельствует о специализации данного вида к наиболее типичным условиям в пределах изученной территории.

Между значениями индекса ОМІ и толерантностью и остаточной толерантностью отмечена нелинейная зависимость (рис. 1). Существует некоторый диапазон значений маргинальности (условно его границы можно определить как 2–4 ОМІ), при котором толерантность достигает минимальных значений. Это значит, что наиболее специализированными видами являются виды умеренно маргинальные. Виды с низким значением ОМІ характеризуются возрастающим значением индекса ОМІ, что позволяет рассматривать их как локально эвритопные. Увеличение маргинальности также связано с ростом толерантности.

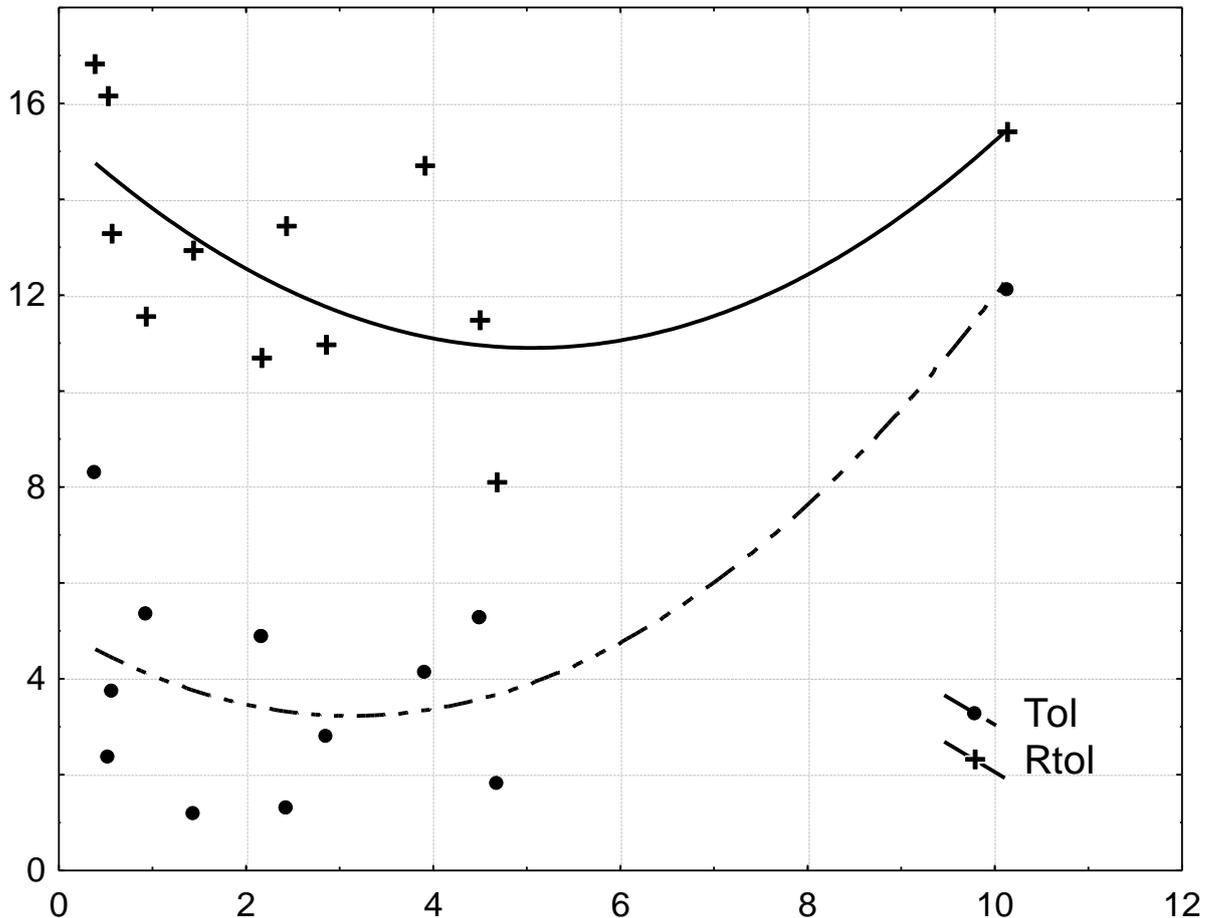
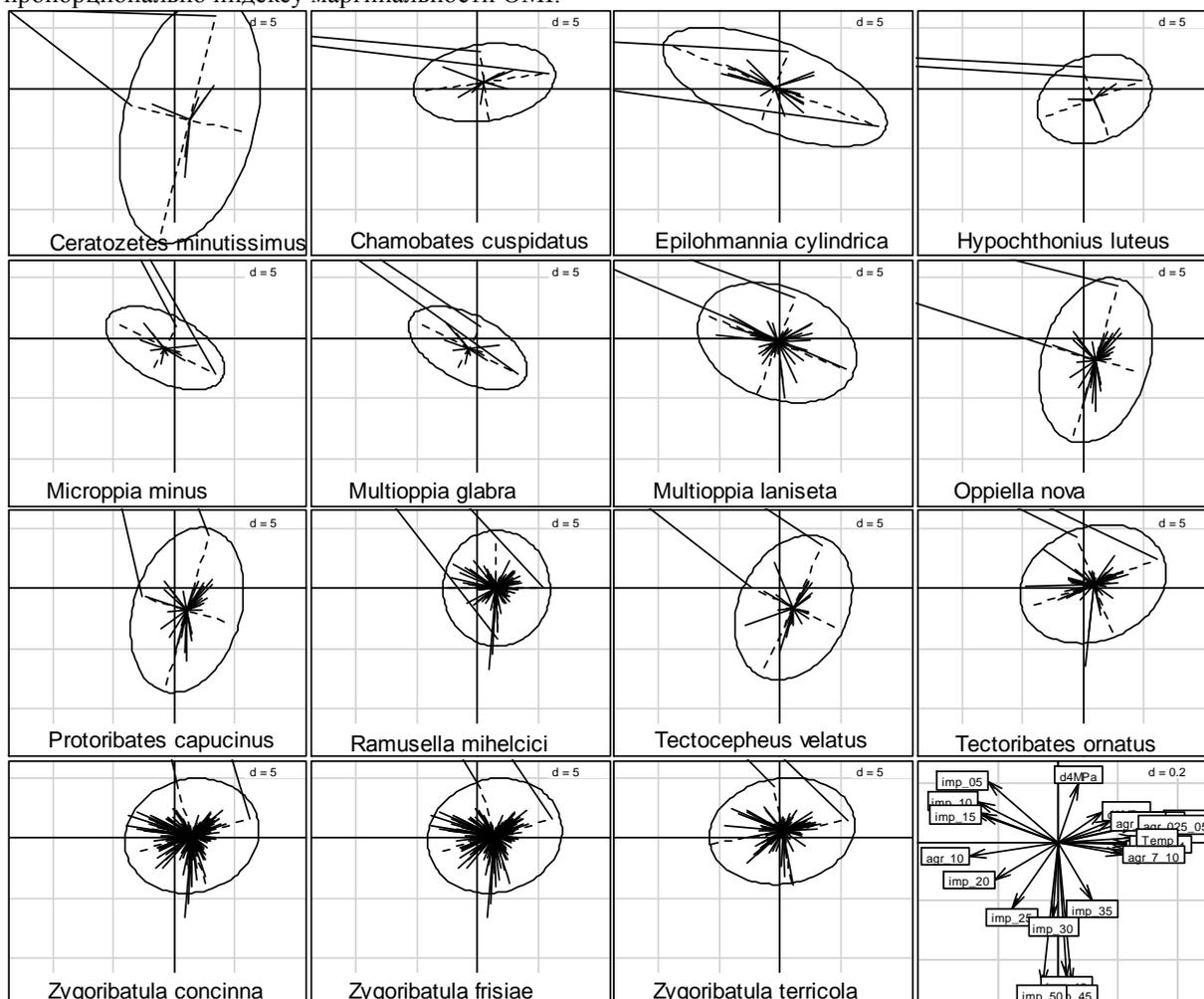


Рис. 1. Зависимость толерантности (Tol) и остаточной толерантности (Rtol) от маргинальности (индекс ОМІ, ось абсцисс).

Конфигурация экологических ниш представлена на рис. 2. Площадь эллипсоидов, представленных на рисунке, пропорциональна инерции. Удаление центроида экологической ниши животного (центр масс,

взвешенный по числу встреч клеща) от начала координат (центр масс признакового пространства), пропорционально индексу маргинальности OMI.



**Рис. 2. Экологические ниши панцирных клещей:** координатные оси заданы компонентами маргинальности, начало координат — нулевая маргинальность; эллипс обозначает инерцию экологической ниши; лучи связывают центроид экологической ниши с сайтами встречи вида в пространстве маргинальности сообщества; в правом нижнем углу — нормированные веса экологических переменных.

Нормированные веса экологических переменных помогают понять природу факторов, структурирующих экологическое пространство орбитид сельскохозяйственного поля. Главная ось маргинальности маркируется противопоставлением агрегатов, относимых к группе микро- (размеры менее 0,25 мм), мезо- (0,25–10 мм) и макроагрегатов (более 10 мм), увеличение доли которых в почвенной структуре связано с ростом твёрдости на глубине вплоть до 20 см. Вторая ось отражает роль вариабельности твёрдости почвы на глубине 25–50 см в структурировании сообщества панцирных клещей. Таким образом, сообщества орбитид сельскохозяйственного поля чутко реагируют на агрегатную структуру почвы и связанную с ней вариабельность твёрдости почвы в верхнем почвенном слое, а также на изменчивость твёрдости на глубине 25–50 см.

Между главными компонентами, полученными при анализе переменных среды и осями маргинальности, существует хорошее соответствие (рис. 3). Это свидетельствует о том, что тренды изменчивости пространственной организации почвы находят свое отражение в экологической структуре сообщества панцирных клещей.

Анализ координат видов в пространстве как маргинальности, так и главных компонент, подтверждает этот вывод (табл. 4).

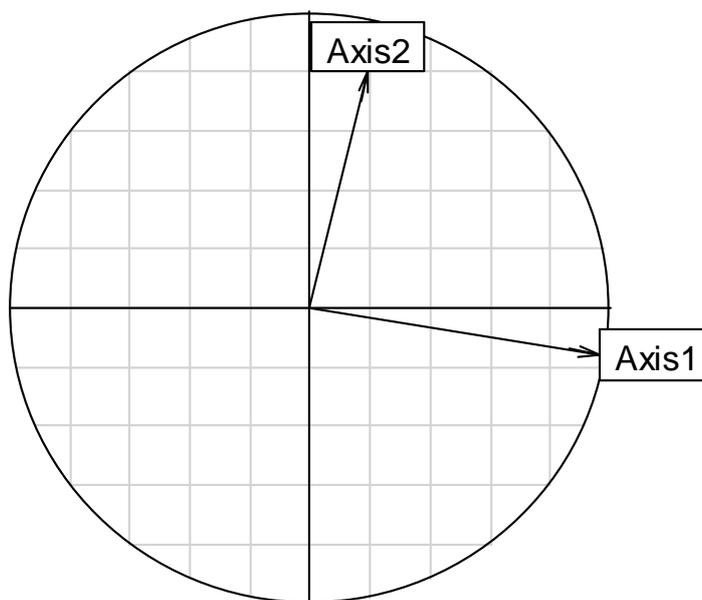


Рис. 3. Связь между осями первых двух главных компонент, полученных при анализе экологических переменных (координатные оси), и осями маргинальности сообщества орибатид (Axis 1 и Axis 2).

Таблица 4. Координаты видов в пространстве маргинальности и главных компонент, полученных при анализе экологических факторов

Вид	Оси маргинальности		Главные компоненты	
	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2
<i>Ceratozetes minutissimus</i>	1,28	-2,61	1,01	-4,01
<i>Chamobates cuspidatus</i>	0,58	0,46	0,46	0,71
<i>Epilohmannia cylindrica</i>	-0,45	0,12	-0,36	0,19
<i>Hypochthonius luteus</i>	0,93	-0,89	0,74	-1,37
<i>Microppia minus</i>	-0,75	-0,82	-0,60	-1,27
<i>Multioppia glabra</i>	-0,75	-0,82	-0,60	-1,27
<i>Multioppia laniseta</i>	-0,24	-0,36	-0,19	-0,56
<i>Oppiella nova</i>	1,06	-1,81	0,84	-2,79
<i>Protoribates capucinus</i>	1,06	-1,81	0,84	-2,79
<i>Ramusella mihelcici</i>	1,61	-0,02	1,28	-0,02
<i>Tectocephus velatus</i>	1,11	-1,60	0,88	-2,46
<i>Tectoribates ornatus</i>	0,85	0,37	0,67	0,57
<i>Zygoribatula concinna</i>	1,45	0,20	1,15	0,31
<i>Zygoribatula frisiae</i>	1,45	0,20	1,15	0,31
<i>Zygoribatula terricola</i>	0,19	0,60	0,15	0,93

При выборе индикатора соответствующего тренда изменчивости окружающей среды мы исходим из того, что вид-индикатор должен реагировать в большей степени только на одну из главных компонент, которая этот тренд описывает. Так, хорошими индикаторами главной компоненты 1 являются такие виды, как *Ramusella mihelcici*, *Zygoribatula concinna* и *Zygoribatula frisiae*. Однозначная индикация компоненты 2 вызывает определённые трудности, так как высокие значения (по модулю) координат видов по компоненте 2 всегда сопряжены с высокими значениями по компоненте 1. Это вполне закономерно, так как компонента 2 зависит от динамики твёрдости почвы на глубине 25–50 см. Животные в исследовании были отобраны из слоя почвы 0–10 см, поэтому особенности структуры сообществ орибатид в верхнем почвенном слое только опосредованно могут реагировать на процессы, происходящие значительно глубже в почве. С другой стороны, такой результат иллюстрирует значительную трансформацию экологических условий в почве при повышенной твёрдости почвы на глубине (так называемая плужная подошва).

Высокие позитивные координаты по компоненте 1 и высокие по модулю негативные по компоненте 2 выделяют группу индикаторов качества почвы. Виды этой индикаторной группы встречаются в условиях высокого уровня почвенной структуры и низкой твёрдости почвы в толще 0–50 см. В состав группы входят *Hypochthonius luteus*, *Ceratozetes minutissimus*, *Protoribates capucinus*, *Tectocepheus velatus* (неспециализированные формы), *Oppeia nova* (обитатели мелких почвенных скважин).

Индикаторами негативных условий, возникших вследствие нарушения почвенной структуры, что выражается в увеличении её глыбистости, являются виды *Micropopia minus* (глубокопочвенные формы) и *Multioppia glabra* (обитатели мелких почвенных скважин).

Пространственная картина изменчивости осей маргинальности указывает на зооиндикационные оценки качества почвы в пределах изученных полигонов (рис. 4).

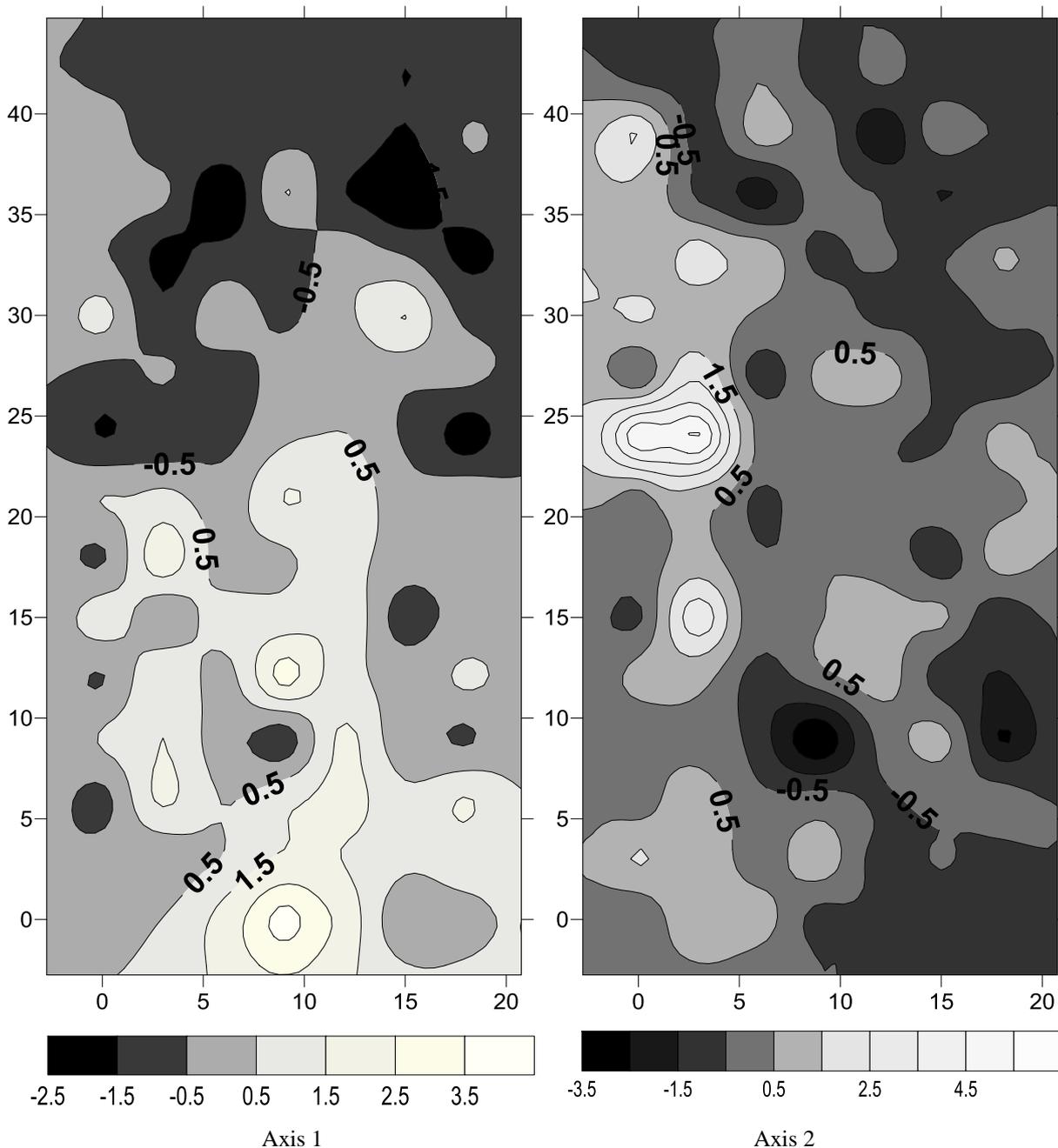


Рис. 4. Пространственная изменчивость осей маргинальности.

Анализ данных, приведенных на рис. 4, свидетельствует о том, что высокие значения оси 1 сосредоточены в южной части полигона, а более низкие, соответственно, в северной. Следует отметить, что южная часть полигона непосредственно примыкает к лесной полосе. Поэтому установленный тренд как эдафических условий, так и структуры населения орибатид, можно интерпретировать как экотонный эффект, который возникает на краю поля на границе с искусственным лесным насаждением. Карта отображает характер трансформации структуры комплекса панцирных клещей в пространстве под воздействием лесного насаждения и протяженность экотонного эффекта.

Ось 2 не отражает воздействия экотонного эффекта и очевидно является результатом пространственной неоднородности почвы в пределах изучаемого участка. В западной центральной части участка выделяется локус с повышенным значением оси 2, а в восточной южной и восточной северной — с пониженным. Как было отмечено ранее, низкие значения оси 2 указывают на неблагоприятные почвенные условия с точки зрения агрегатной структуры.

**Заключение.** Таким образом, визуально однородное сельскохозяйственное поле в действительности оказывается гетерогенной средой обитания для почвенных животных. Пространственная неоднородность почвенного покрова накладывается на пестроту экологических условий, вызванную биогеоценотическими взаимодействиями в форме экотонного эффекта.

Механическая обработка почвы сельскохозяйственного поля, главной целью которой является выравнивание физических свойств почвы и приведение их к оптимальным для выращивания сельхозкультур, в действительности является сильным фактором гетерогенизации эдафических условий. Почвенные животные реагируют на изменения почвенных свойств, вследствие чего происходит существенная перестройка структуры населения и формирование паттернов пространственной неоднородности. Одним из трендов трансформации сообществ орибатид является упрощение их экологической структуры. Так, нами установлено, что 69,61 % орибатид относятся к одной жизненной форме — вторично неспециализированные.

В результате распаивания ореховато-зернистая структура целиной степи превращается в пылевато-комковатую или пылевато-глыбистую структуру почвы сельхозугодий (Медведев, 2008). Следствием изменения агрегатной структуры является существенное изменение водно-воздушных режимов в почве, что оказывает непосредственное влияние на животное население. Фактор гетерогенности почвенной структуры и твёрдости существенно дифференцирует сообщество орибатид. Значительная часть видов панцирных клещей предпочитает микростанции с лучшей в агрономическом смысле структурой. Агрономическая ценность структуры, прежде всего, обусловлена оптимальным соотношением агрегатной и межагрегатной порозности, что благоприятно сказывается на росте корневых систем растений. Очевидно, благоприятные физические условия и обилие корневых систем растений как поставщика мёртвой органики являются механизмами влияния на почвенных орибатид.

Постоянное влияние сельхозагрегатов приводит к уплотнению почвы агроценозов (Медведев, Лындина, Лаптионова, 2004). Поверхностная вспашка позволяет достичь разуплотнения верхних слоев, ниже которых возникает плужная подошва. Плужная подошва является водоупором и непреодолимой границей для роста растений и вертикальной миграции животных. Водоупорные свойства приводят к значительному горизонтальному перераспределению влаги как в толще почвы, так и на её поверхности, что увеличивает пространственную гетерогенность агроценозов (Медведев, 2013).

Важным результатом следует считать высокий уровень детерминированности структуры сообществ орибатид эдафическими факторами, что обуславливает индикаторную ценность этой группы животных. Структура населения панцирных клещей, отобранных из поверхностных слоёв, является индикатором эдафических свойств на гораздо большей глубине почвы. Среди орибатид выделен комплекс индикаторов положительных агрономических свойств почвы и, что особенно важно, негативных агрономических свойств (плужная подошва и неблагоприятная агрегатная структура).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреевский, В. С. Сукцессии сообщества панцирных клещей в степи Центрального Казахстана под антропогенным влиянием [Текст] : Автореф. дис. ... канд. биол. наук / В. С. Андреевский. — Новосибирск, 1992. — 18 с.
- Буланова-Захваткина, Е. М. Панцирные клещи — орибатиды [Текст] / Е. М. Буланова-Захваткина. — М. : Высшая школа, 1967. — 254 с.
- Колесников, В. Б. Панцирные клещи (*Oribatida*) как биоиндикаторы состояния пахотных земель [Текст] / В. Б. Колесников // Вестн. защиты растений. — 2010. — № 4. — С. 56–60.
- Криволицкий, Д. А. Морфо-экологические типы панцирных клещей (*Acariformes, Oribatei*) [Текст] / Д. А. Криволицкий // Зоол. журн. — 1965. — Т. 44, вып. 8. — С. 1176–1189.
- Криволицкий, Д. А. Влияние хозяйственной деятельности человека на комплексы панцирных клещей [Текст] / Д. А. Криволицкий, А. А. Казадаев, А. В. Пономаренко // Вестн. зоологии. — 1977. — № 6. — С. 7–12.

- Медведев, В. В.** Плотность сложения почв (генетический, экологический и агрономический аспекты) [Текст] / В. В. Медведев, Т. Е. Лындина, Т. Н. Лактионова. — Х. : Изд-во «13 типография», 2004. — 244 с.
- Медведев, В. В.** Структура почвы: методы, генезис, классификация, эволюция, география, мониторинг, охрана [Текст] / В. В. Медведев. — Х. : Изд-во «13 типография», 2008. — 406 с.
- Медведев, В. В.** Временная и пространственная гетерогенизация распахиваемых почв [Текст] / В. В. Медведев // Грунтознавство. — 2013. — Т. 14, № 1–2. — С. 5–22.
- Определитель обитающих в почве клещей (Sarcoptiformes)** [Текст] / Е. М. Буланова-Захваткина [и др.] / Под ред. М. С. Гилярова. — М. : Наука, 1975. — 491 с.
- Павличенко, П. Г.** Определитель цератозетоидных клещей (Oribatei, Ceratozetoidea) Украины [Текст] / Павличенко П. Г. — К. : Изд-во Ин-та зоологии им. И. И. Шмальгаузена, 1994. — 143 с.
- Панцирные клещи: морфология, развитие, филогения, экология, методы, исследования, характеристика модельного вида *Nothrus palustris* C. L. Koch, 1839** [Текст] / Д. А. Криволицкий [и др.] / Под ред. Д. А. Криволицкого. — М. : Наука, 1995. — 224 с.
- Пространственная экология почвенных животных** [Текст] / А. Д. Покаржевский [и др.]. — М. : Тов-во науч. изданий «КМК», 2007. — 174 с.
- Сергиенко, Г. Д.** Низшие оribатиды [Текст] / Г. Д. Сергиенко. — К. : Наук. думка, 1994. — 203 с. — (Фауна Украины; Т. 25, вып. 21).
- Чернова, Н. М.** Анализ пространственного распределения почвообитающих микроартропод в пределах одной растительной ассоциации [Текст] / Н. М. Чернова, М. Н. Чугунова // Pedobiologia. — 1967. — Vol. 7. — P. 67–87.
- Чернова, Н. М.** Экологические сукцессии при разложении растительных остатков [Текст] / Н. М. Чернова. — М. : Наука, 1977. — 200 с.
- Чернова, Н. М.** Распределение микроартропод в пахотной почве [Текст] / Н. М. Чернова // Антропогенное воздействие на фауну почв. — М. : Изд-во МГПУ, 1982. — С. 3–10.
- Шеин, Е. В.** Курс физики почв [Текст] / Е. В. Шеин. — М. : Изд-во МГУ, 2005. — 432 с.
- Штириц, А. Д.** Структура и динамика населения панцирных клещей заповедных степей юго-востока Украины [Текст] / А. Д. Штириц, Н. Н. Ярошенко. — Донецк : Норд, 2003. — 269 с.
- Brussaard, L.** Soil biodiversity for agricultural sustainability [Text] / L. Brussaard, P. C. de Ruiter, G. G. Brown // Agriculture, Ecosystems and Environment. — 2007. — Vol. 121. — P. 233–244.
- Chessel, D.** Mesures symétriques d'amplitude d'habitat et de diversité intra-échantillon dans un tableau espèces-relevés: cas d'un gradient simple [Text] / D. Chessel, J. D. Lebreton, R. Prodon // Compte rendu hebdomadaire des séances de l'Académie des sciences. Paris, D III. — 1982. — Vol. 295. — P. 83–88.
- Doledec, S.** Niche separation in community analysis: a new method [Text] / S. Doledec, D. Chessel, C. Gimaret-Carpentier // Ecology. — 2000. — Vol. 81. — P. 2914–2927.
- Engelmann, H. D.** Zur Dominanzklassifizierung von Bodenarthropoden / H. D. Engelmann // Pedobiologica. — 1978. — Vol. 18. — P. 378–380.
- How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscapes** [Text] / F. Hendrickx [et al.] // J. Appl. Ecol. — 2007. — Vol. 44. — P. 340–351.
- Hill, M. O.** Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination [Text] / M. O. Hill // J. Ecol. — 1973. — Vol. 61. — P. 237–249.
- Hill, M. O.** Correspondence analysis: a neglected multivariate method [Text] / M. O. Hill // J. Roy. Stat. Soc., Ser. C. — 1974. — Vol. 23. — P. 340–354.
- Palmer, M. W.** Putting things in even better order: the advantages of canonical correspondence analysis [Text] / M. W. Palmer // Ecology. — 1993. — Vol. 74. — P. 2215–2230.
- Pennisi, B. V.** 3 ways to measure medium EC [Text] / B. V. Pennisi, M. van Iersel // GMPro. — 2002. — Vol. 22, № 1. — P. 46–48.
- Ter Braak, C. J. F.** Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis [Text] / C. J. F. Ter Braak // Ecology. — 1986. — Vol. 67. — P. 1167–1179.
- Thies, C.** Landscape structure and biological control in agroecosystems [Text] / C. Thies, T. Tschantke // Science. — 1999. — Vol. 285. — P. 893–895.

Донецкий национальный университет

Днепропетровский национальный университет имени Олеса Гончара

Днепропетровский государственный аграрно-экономический университет

Поступила 12.05.2013