

УДК 631:95 631. 427 631. 468.514.239

© 2016

*Жуков О. В., доктор біологічних наук,**Шаталін Д. Б., здобувач*

Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара,

Дніпропетровський державний аграрно-економічний університет

ЗНАЧЕННЯ ЕКОЛОГО-МОРФОЛОГІЧНИХ ОСОБЛИВОСТЕЙ ДОЩОВИХ ЧЕРВ'ЯКІВ (LUMBRICIDAE) СТЕПОВОГО ПРИДНІПРОВ'Я ТА ВПЛИВУ ФАКТОРІВ СЕРЕДОВИЩА В ОРГАНІЗАЦІЇ ЇХ УГРУПОВАНЬ ПРИРОДНИХ, АГРАРНИХ ТА УРБАНІЗОВАНИХ ЕКОСИСТЕМ

Рецензент – доктор сільськогосподарських наук, професор П. В. Писаренко

У статті запропонована матриця екологічних та еколого-морфологічних особливостей дощових черв'яків. Показано, що ця матриця володіє інформацією, здатною пояснити організацію та функціональну структуру угруповань дощових черв'яків природних, аграрних та урбанізованих екосистем. Умови вологості, які виражені за допомогою кількісної характеристики гігротопу едафотопу, є визначальним фактором, який впливає на організацію угруповань дощових черв'яків, що, у свою чергу, також знаходить своє відображення у еколого-морфологічних особливостях угруповань люмбрицид. Трофотоп має багатовекторний вплив на організацію угруповань дощових черв'яків. Особливості цього впливу також модулюються ценотичними особливостями біоценозів. Показаний характер зв'язку умов вологості та трофності едафотопу з організацією угруповань дощових черв'яків, що також знаходить своє відображення у морфо-екологічних особливостях окремих видів дощових черв'яків. Наведені підтвердження існування екоморф дощових черв'яків – гігоморф та трофоценоморф.

Ключові слова: дощові черв'яки, екологічні групи Lumbricidae, еколого-морфологічні особливості, гігоморфи, трофоценоморфи.

Постановка проблеми. Дощові черв'яки становлять важливий компонент тваринного населення різних екосистем помірних широт. У степовій зоні основна розмаїтість цієї групи тварин зосереджена в азональних та інтразональних угрупованнях. Усього у степовому Придніпров'ї встановлена наявність 16 видів дощових черв'яків [20]. Степові зональні угруповання бідні за видовим складом і досить нечисленні. Розмаїтість лісових, лугових і болотних угруповань відображається в закономірностях зміни фауністичної й екологічної структури тваринного населення ґрунтів цих біогеоценозів, зокрема й дощових черв'яків [22, 27]. Основи типології біогеоценозів степової зони України закладені у працях О. Л. Бельгарда [9–14]. Основними орди-

натами, які визначають структуру біогеоценозів, встановлені вологість та трофність едафотопу, а також режими заплавності та алювіальності. Також О. Л. Бельгардом запроваджено екоморфічний аналіз рослинності [14], можливість застосування якого для дослідження угруповань тварин обґрунтовано в працях А. П. Травлеєва [38–40], Л. Г. Апостолова [3–6], В. О. Барсова [7, 8], О. В. Жукова [21–30].

Д. Вільке [62] запропонував екологічний поділ Lumbricidae. Він виділив в одну групу види, які мешкають на поверхні, в іншу – ті, що живуть у гумусовому горизонті ґрунту. Черв'яки, які живуть у гумусовому горизонті ґрунту, поділені, у свою чергу, на тих, що мігрують усередину під час діапаузи, і на тих, які не мають фази діапаузи, які живуть у постійно вологих ґрунтах. В окрему групу об'єднані великі види, що прокладають у ґрунті глибокі ходи. Схема, запропонована Д. Вільке, була прийнята багатьма дослідниками [19, 34–37, 43–47]. Буше дає лише більш докладну характеристику виділених Д. Вільке форм, назвавши їх epigees, aneciques і endogees і відмовившись від поділу «внутрішньогрунтових» черв'яків (endogees) на дві групи [43–47]. Ендогейні (Endogean, endogées, з грецької endon – усередині та gaia – земля) – група черв'яків, які мешкають та живляться в мінеральних ґрунтових горизонтах у межах або нижче зони інтенсивного розвитку систем коріння рослин [44]. Еквівалентні групі «тих, хто живиться під поверхнею» [57]. Епігейні (Epigean, epigaen, epigeic, epigenous, epigées, з грецької epi – на поверхні та gaia – земля) – група черв'яків, які мешкають на поверхні ґрунту [44]. Еквівалентні «мешканцям підстилки» [57]. Норні (Anecic, французьке anéciques від грецької anekas – досягати поверхні) – черв'яки, здатні рити глибокі нори та жити органічними рештками, які знаходяться на поверхні ґрунту. Еквівалентні групі «глибоко-

рийних» [59]. Л. Бусленко [15, 16] було показано, що суцесійні процеси в біогеоценозах супроводжуються змінами структури угруповань люмбрицид та їх чисельності. У сірих лісових ґрунтах необроблюваних полів формується комплекс ґрунтових черв'яків суходільних лук, який представлений 9-ма видами, що належать до трьох морфо-екологічних груп. Видова структура угруповань родини Lumbricidae на перелогах різного віку до їх заліснення залишається постійною. Під час заліснення комплекс ґрунтових черв'яків Lumbricidae збагачується лісовими видами, що свідчить про відновлення природної рівноваги в антропогенно-порушеній екосистемі [15, 16]. Оцінка ролі екоморфічних особливостей дощових черв'яків в організації їх угруповань є актуальною проблемою, яка потребує свого вирішення.

Аналіз останніх досліджень і публікацій, у яких започатковано розв'язання проблеми. Ґрунтові властивості впливають на організацію угруповань дощових черв'яків [61]. Гранулометричний склад у комбінації з типом рослинного покриву, кількістю поживних речовин і значенням рН багато у чому визначають чисельність угруповань дощових черв'яків у природних екосистемах [42, 54–56]. Генезис комплексів дощових черв'яків зумовлений гранулометричним складом. Структура угруповань Lumbricidae визначається кількісним спектром гранулометричних фракцій [17]. На думку Briones et al [48] рН, органічна речовина та обмінні катіони є найважливішими факторами, які визначають екологічні розбіжності в угрупованнях дощових черв'яків. Nordström & Rundgren [60] відзначають важливість органічної речовини, рН і вологості у розподілі дощових черв'яків. Встановлено, що розподіл *A. rosea* має тісний зв'язок зі вмістом у ґрунті глини. Цей зв'язок може бути вторинним, тому що вміст у ґрунті глини корелює з водоутримуючою здатністю, що безпосередньо впливає на дощових черв'яків [53]. Також у цьому дослідженні встановлений зв'язок між чисельністю *A. s. trapezoides*, аерацією та шпаруватістю ґрунту. Причина впливу сухості ґрунту на дощових черв'яків може знаходитися у реакції черв'яків на матричний потенціал води в ґрунті та не залежати від гранулометричного складу ґрунту для *Aporrectodea rosea*. Або бути наслідком взаємодії між матричним потенціалом і ґрунтовою текстурою для *A. s. trapezoides* так, що граничне значення вологості ґрунту, що володіє репеллентними властивостями, змінюється разом із гранулометричним складом ґрунту [51].

На основі даних, отриманих в межах терито-

рії, що характеризується середньоморським 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 слабкий зв'язок між цими параметрами (значимий коефіцієнт кореляції перебував у межах 0,53 до 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. rubellus* 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. У діапазоні цього показника від 300 до 1100 мм на рік коефіцієнт кореляції з кількістю дощових черв'яків становив 0,35 [59].

Забруднення лісових ґрунтів поліметалевим пилом у комплексі з SO₂ має вкрай негативний наслідок для дощових черв'яків. Зі збільшенням токсичного навантаження вони різко скорочують чисельність і надалі повністю зникають. Це призводить до утворення «люмбрицидних пустель» [18]. Показано важливу роль дощових черв'яків під час рекультивациі земель [1, 2].

Екологічні аспекти морфологічних адаптацій дощових черв'яків докладно досліджено В. В. Іванцівим [31, 32].

Мета дослідження – встановити роль екоморфологічних особливостей дощових черв'яків (Lumbricidae) в організації структури їх угруповань з урахуванням впливу факторів навколишнього середовища, визначеними як градації гігروتоту та трофототу.

Матеріали та методи дослідження. Збір матеріалу проводили в період 1997–2015 рр. Дослідженнями охоплено 180 пробних площ, розташованих у різних типах біогеоценозів степового Придніпров'я в межах Дніпропетровської області України. Перелік та біогеоценотична характеристика пробних площ, де проведені дослідження, наведені у публікації [20].

Біогеоценотична характеристика пробних площ виконана на основі типології лісів степової зони України О. Л. Бельгарда. Діагностика типів біогеоценозів проведена на підставі геоморфологічних критеріїв і геоботанічних описів рослинності. В основу діагностики покладені еталонні біогеоценози геоморфологічного профілю Присамарського біогеоценотичного стаціонару

ім. О. Л. Бельгарда. Біогеоценологічні властивості і їх динаміка у межах цього профілю докладно вивчені співробітниками Комплексної експедиції по вивченню лісів степової зони України [10, 11, 41]. Геоботанічні описи виконані різними фахівцями та мають різний ступінь деталізації, тому ценоморфічна структура рослинного покриву відображена наступними бальними оцінками: 0 – представники ценоморфи відсутні; 1 – представники ценоморфи зустрічаються епізодично; 2 – малий рівень представленості даної ценоморфи; 3 – середній рівень представленості; 4 – високий рівень представленості ценоморфи.

На підставі фітоіндикаційних оцінок установлені гігротоп і трофотоп відповідного едафотопу. Гігротоп і трофотоп, окрім традиційного позначення шифрами за О. Л. Бельгардом [14], які є ординальними дискретними даними, були закодовані у вигляді чисел, яким надається зміст континуальних даних. Над континуальними даними мають сенс арифметичні дії, зокрема зведення в ступінь і їхні добутки. Ці операції можуть моделювати нелінійні ефекти умов вологості та трофності едафотопу на угруповання дощових черв'яків. Парабола, що описується рівнянням другого ступеня, є найпростішою моделлю відомої екологічної дзвіноподібної кривої. Добуток мір вологості та трофності моделюють їх взаємодію у впливі на шуканий параметр (особливості угруповання дощових черв'яків у нашому випадку). Оцінка гігротопу та трофотопу з урахуванням особливостей видового складу рослинності дають змогу ідентифікувати тип біогеоценозу та назвати його відповідно до термінології О. Л. Бельгарда [14].

Кластерний аналіз дав змогу виявити найбільш типові для угруповань дощових черв'яків сполучення екоморф рослинного покриву [20]. Ці сполучення представлені сімома кластерами: кластер 1 – болотний моноценоз; кластер 2 – лісовий моноценоз; кластер 3 – лучно-степовий амфіценоз; 4 – лучно-лісовий амфіценоз; 5 – лісовий псевдомоноценоз із елементами остепніння; 6 – лісостеповий амфіценоз; 7 – степовий моноценоз. Дощові черв'яки враховувалися за допомогою ручного розбирання проб ґрунту розміром 0,5×0,5 м (6–12 проб випадково розміщених у місцеперебуванні) або 0,25×0,25 м (105 проб, розміщених по регулярній сітці 7×15 з лагом 2 або 3 м). Видова ідентифікація проводилася за роботами [19, 33, 34, 49].

Нами досліджені наступні екологічні та екоморфічні особливості дощових черв'яків: С-значення – вага геному; екологічні групи: Ep – епігейні; End – ендегейні; An – норники; морфологічні особливос-

ті: Epilo – простомімум епілобічний; Tanyl – простомімум танілобічний; Flat – сплющений каудальний кінець тіла (1) або не сплющений (0); Set – щетинки зближені попарно (1) або не зближені (0); L – максимальна довжина тіла (мм); W – максимальний діаметр тіла (мм); відношення $\log W / \log L$; Dors_pore – розташування проміжсегментних пор (N – порядок від першого сегменту; % – від загальної кількості сегментів); Gland – чоловічий статевий отвір оточений здуттям, яке виходить за краї сегменту (1), або не виходить за краї сегменту (0); забарвлення: 1 – буре; 2 – відсутнє; 3 – червоно-коричневе або червоно-фіолетове.

Морфометричні характеристики дощових черв'яків одержані за власних досліджень, а також на підставі відомостей, наведених у роботах [19, 33, 34, 49].

Розмір геному визначений як вміст ДНК у галодному наборі хромосом, яке має назву С-значення. Відомості про вагу геному одержані з бази даних Animal Genome Size Database, Release 2.0 (<http://www.genomesize.com>). Значення для видів, відомості про які у базі не представлені, були розраховані за допомогою регресійної процедури нейронних мереж (модуль Neural Network програми Statistica 7.0) із застосуванням екологічних та на еколого-морфологічних особливостей у якості предикторів.

Назви видів наведено відповідно до бази даних Drilobase (<http://taxo.drilobase.org>). Аналіз RLQ дає змогу співставити екологічні особливості видів з умовами навколишнього середовища [50]. Цей аналіз досліджує спільну структуру за трьома таблицями даних: R-таблиця – містить змінні навколишнього середовища (у нашій роботі – це бальні характеристики гігротопу та трофотопу едафотопу), Q-таблиця (містить еколого-морфологічні особливості видів) і L-таблиця (чисельність видів у точках відбору проб) [50, 52]. L-таблиця виконує функцію зв'язку між таблицями R і Q і містить дані щодо інтенсивності зв'язку між ними [29]. Статистичні розрахунки проведені за допомогою програми Statistica 7.0 і програмної оболонки Project R «R: A Language and Environment for Statistical Computing» (<http://www.R-project.org/>). Процедура RLQ-аналізу виконана за допомогою бібліотеки ade4 (Dray, 2007).

Результати досліджень. Так як RLQ-аналіз максимізує коваріацію між властивостями видів та змінними навколишнього середовища з урахуванням матриці розподілу видів по місцеперебуванням, важливо оцінити ступінь компромісу якості відображення первинних даних, який може бути досягнутий (табл. 1).

СІЛЬСЬКЕ ГОСПОДАРСТВО. РОСЛИННИЦТВО

1. Підсумок RLQ-аналізу ($covar = sdR \cdot sdQ \cdot corr$)

Осі	Власне число (eig)	Коваріація ($covar = eig^2$)	Варіація факторів середовища (sdR)	Варіація властивостей видів (sdQ)	Кореляція видів серед сайтів (corr)
1	1,58	1,26	1,83	2,20	0,31
2	0,18	0,42	1,24	1,95	0,17
3	0,09	0,30	1,28	1,27	0,19
4	0,04	0,19	1,22	0,81	0,20

Перші чотири осі, одержані під час RLQ-аналізу пояснюють 98,6 % загальної інерції. Ось 1 віддзеркалює 82,7 % інерції, ось 2 – 9,3 %, ось 3 – 4,7 % та ось 4 – 2,0 %. Можна порівняти результати RLQ-аналізу з окремими аналізами, які незалежно максимізують структуру властивостей видів (аналіз Хілла-Сміта властивостей видів), структуру факторів навколишнього середовища (аналіз Хілла-Сміта змінних гігروتопу, трофотопу та ценотичних маркерів) та кореляцію (аналіз відповідностей таблиці види-сайти). Варіація факторів середовища досить рівно розподілена між першими чотирма осями, одержаних після RLQ-аналізу. Відносно більшу варіацію пояснює ось 1 для варіації властивостей видів, внаслідок чого наступні осі пояснюють прогресивно мен-

шу частку варіації. Ось 1 пояснює значно більшу кореляцію видів (0,31) ніж кожна з трьох наступних осей.

Рішення, яке одержане у результаті RLQ-аналізу, слабо відрізняється від результатів аналізу Хілла-Сміта змінних факторів середовища, дещо відмінне від результатів аналізу Хілла-Сміта властивостей видів та значно відмінне від аналізу відповідностей матриці види-сайти (табл. 2).

Множинний тест може бути застосований для оцінки глобальної вірогідності відношень властивостей видів – фактори навколишнього середовища. Тест базується на загальній інерції (рис. 1).

2. Порівняння результатів RLQ-аналізу з ординарними багатовимірними процедурами аналізу матриць даних

Осі	Інерція та коінерція для факторів середовища (матриця R)		
	Інерція	Максимальна інерція	Відношення
1	3,33	3,55	0,94
2	4,88	6,17	0,79
3	6,50	7,61	0,86
4	7,99	8,74	0,91
Інерція та коінерція для властивостей видів (матриця Q)			
	Інерція	Максимальна інерція	Відношення
1	4,86	8,40	0,58
2	8,68	14,39	0,60
3	10,28	17,07	0,60
4	10,94	18,81	0,58
Кореляція видів серед сайтів (матриця L)			
	Кореляція	Максимальна кореляція	Відношення
1	0,31	0,74	0,42
2	0,17	0,58	0,30
3	0,19	0,56	0,33
4	0,20	0,53	0,37

Тест показав статистично вірогідний характер взаємозв'язку властивості видів та факторів навколишнього середовища ($p = 0,001$).

RLQ-ось 1 тісно корелює з показником вологості гігротопу (табл. 3). Хоч встановлений статистично вірогідний коефіцієнт кореляції з нелінійним членом H^2 , зв'язок з показником пологості RLQ-осі 1 є монотонним, так як точка екстремуму знаходиться поза межами діапазону мінливості значень осі (рис. 2). Залежність від рівня мінерального живлення RLQ-осі 1 статистично менш вірогідна, так як трофотоп більшою мірою обмежує верхню границю значень цієї осі (рис. 2). Важливим аспектом варіювання RLQ-осі 1 є взаємозв'язок трофотопу та гігротопу у впливі на цю ось. У визначенні цієї осі важливу роль відіграє також ценотична компонента. Від'ємні значення RLQ-осі 1 пов'язані з болотними ценозами, а позитивні – з лучно-степовим амфіценозом, лісовим псевдомоноценозом із елементами остепніння, лісостеповим амфіценозом та степовим моноценозом.

RLQ-осі 2 та 3 відображають вплив трофотопу на структуру угруповань дощових черв'яків. Із ценотичних маркерів з мінімальними значеннями RLQ-осі 2 найбільшою мірою пов'язані лучно-степовий амфіценоз та лісовий псевдомоно-

ценоз із елементами остепніння (бідні ґрунти), а з максимальними – степовий моноценоз (багаті ґрунти). RLQ-ось 3 також відбиває роль трофотопу, її відмінність від RLQ-осі 2 полягає у специфічному переліку ценотичних маркерів, якими ця ось пов'язана. Найбільшим зв'язком RLQ-ось 3 характеризується зі степовим моноценозом (негативні значення, найбагатші едафотопи).

Для RLQ-осі 4 властивим є чітко позначений нелінійний зв'язок як з гігротопом, так і трофотопом едафотопу. Тому характеристичним для цієї осі є перелік ценотичних маркерів, з якими вона пов'язана. RLQ-ось 4 – найбільш чутлива до лісостепоного амфіценозу та лісового псевдомоноценозу із елементами остепніння.

Таким чином, з чотирьох встановлених RLQ-осей перша ось відбиває переважне значення режиму зволоження едафотопу, а осі 2–4 відбивають переважне значення режиму трофності едафотопу. Для всіх осей суттєвою є ценотична компонента, тобто характер впливу факторів вологості та трофності едафотопу залежить від ценотичної обстановки. Осі 1, 2 та 4 відбивають також взаємозв'язок гігротопу та трофотопу в своєму впливі на угруповання дощових черв'яків.

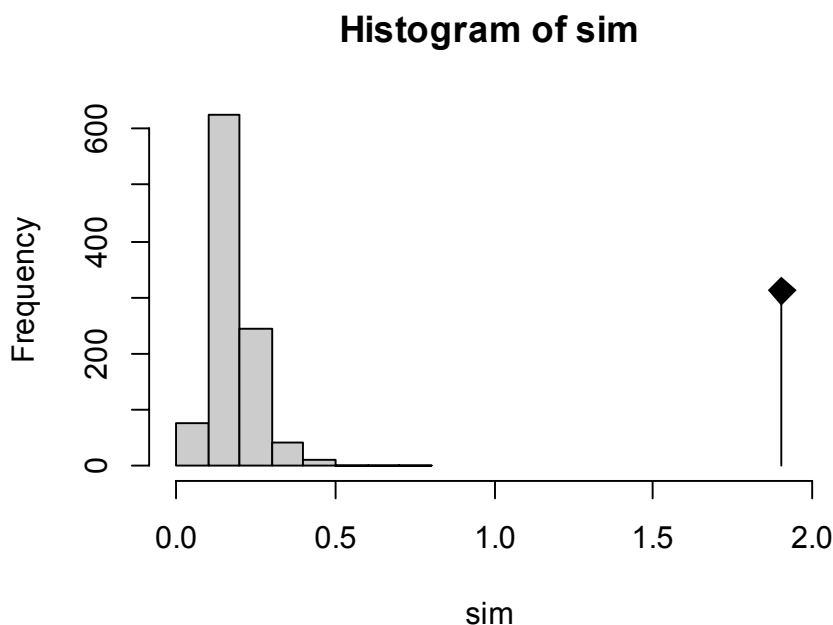


Рис. 1. Результати множинного тесту вірогідності відношень властивості видів – фактори навколишнього середовища. Ромб – спостережуване значення загальної інерції, гістограма розподілу – значення інерції для 999 випадкових альтернатив

СІЛЬСЬКЕ ГОСПОДАРСТВО. РОСЛИННИЦТВО

3. Взважена кореляція *RLQ*-осей та факторів середовища

Фактори середовища		RLQ 1	RLQ 2	RLQ 3	RLQ 4
Гігротоп (H)		-0,96	0,00	-0,23	0,13
Трофотоп (T)		-0,06	-0,75	0,64	-0,76
H ²		-0,96	-0,01	-0,07	0,08
T ²		0,03	-0,74	0,72	-0,73
H·T		-0,90	-0,32	0,07	-0,29
Кластер 1*	-	0,20	-0,07	-0,11	0,03
	+	-2,09	0,69	1,19	-0,29
Кластер 2	-	-0,06	-0,02	0,33	-0,30
	+	0,13	0,03	-0,64	0,57
Кластер 3	-	-0,05	-0,10	-0,04	0,01
	+	1,02	2,13	0,85	-0,32
Кластер 4	-	0,17	0,16	0,19	-0,08
	+	-0,29	-0,27	-0,32	0,13
Кластер 5	-	-0,07	-0,09	-0,03	0,12
	+	1,09	1,32	0,43	-1,88
Кластер 6	-	-0,04	0,04	0,01	0,10
	+	0,93	-0,87	-0,19	-2,47
Кластер 7	-	-0,10	0,11	-0,19	-0,01
	+	1,63	-1,83	3,08	0,14

Умовні позначки: кластери 1–7 – див. «Матеріали та методи дослідження»

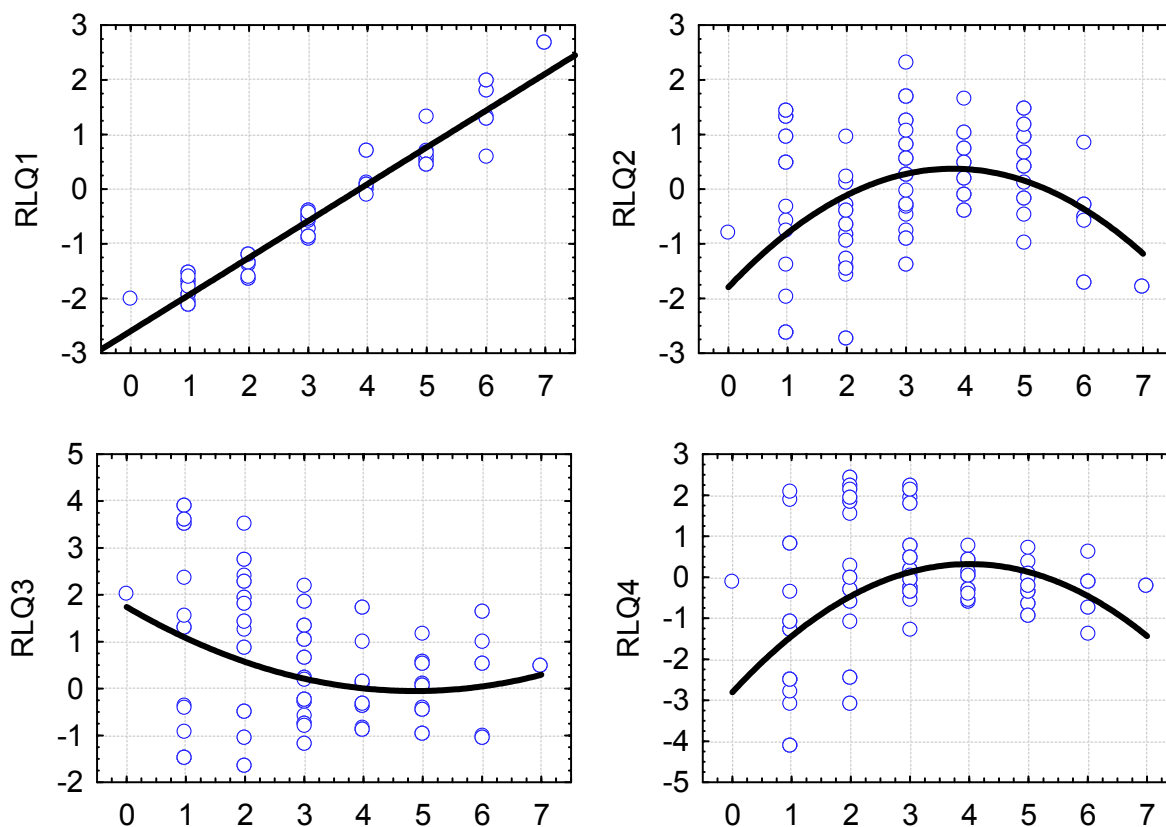


Рис. 2. Залежність значень *RLQ*-осей від рівня зволоження гігротопу (вісь абсцис)

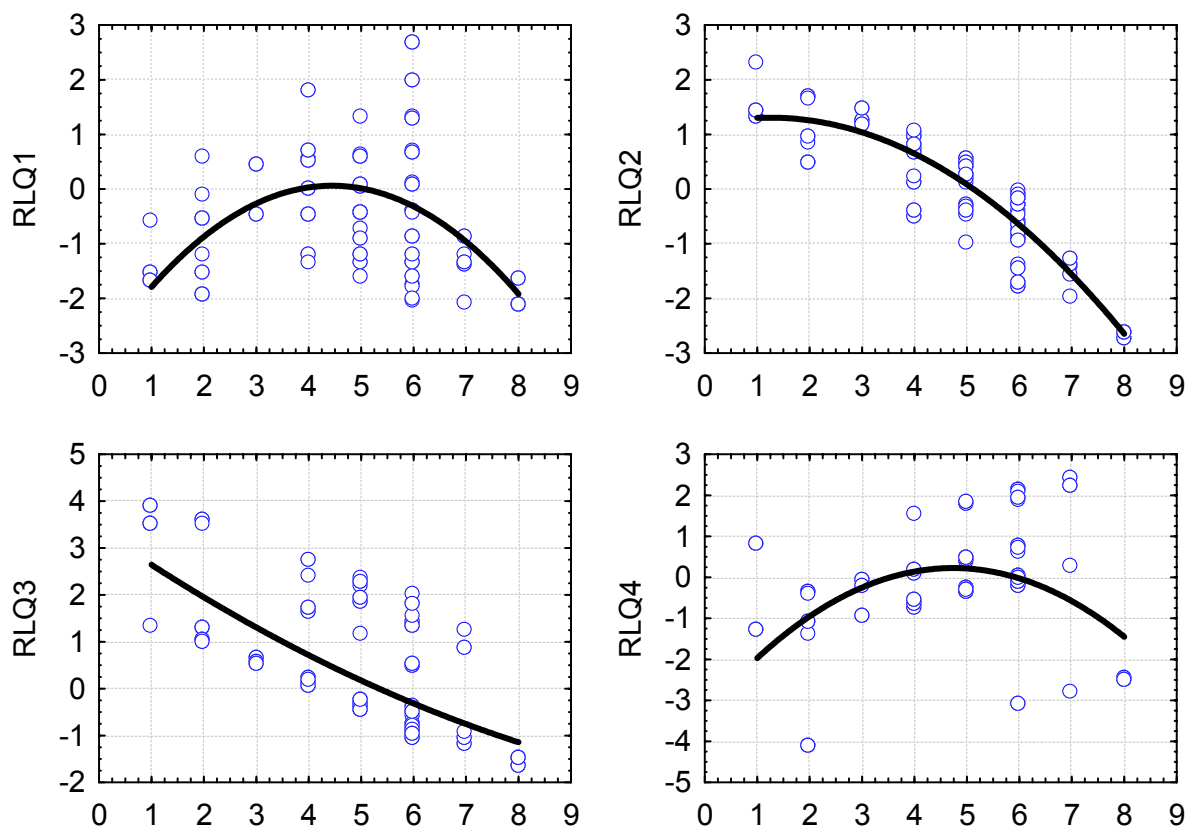


Рис. 3. Залежність значень *RLQ*-осей від рівня мінерального живлення трофотопу (вісь абсцис)

Вплив факторів середовища на угруповання дощових черв'яків супроводжується змінами на еколого-морфологічному рівні. *RLQ*-ось 1 тісно пов'язана зі співвідношенням топоморф в угрупованні. Негативні значення осі пов'язані з більшою часткою епігейних форм, а позитивні – ендегенних та меншою мірою – норників. Також до цієї осі чутливий такий показник, як форма простоміума. Негативні показники *RLQ*-осі 1 супроводжуються більшою часткою черв'яків з танілобічною лопаттю, а позитивні – епілобічною. Також до цієї осі чутливі показники, які відбивають розмір тіла черв'яків (довжина, кількість сегментів), а також, що досить цікаво, маркер форми чоловічого статевого отвору. Більш вологі стації заселяють черв'яки, серед яких отвір на 15 сегменті не має здуття або воно не виходить за межі цього сегменту. Навпаки, у більш посушливих стаціях переважають черв'яки, у яких статевий отвір оточений здуттям, яке заходить на сусідні сегменти. Забарвлення також чутливе до значень *RLQ*-осі 1. Негативні значення (вони позначають більш вологі стації) відповідають переважанню в угрупованні черв'яків з червоно-коричневим та червоно-бурим забарвленням, а позитивні значення (по-

сушливі стації) відповідають переважанню черв'яків без пігментації.

Для осей 2–4, які найбільш чутливі до трофотопу, встановлений значний рівень кореляції з вагою геному люмбрицид. Найбільш чутливим маркером *RLQ*-осі 2 є наявність у дощових черв'яків сплющеного каудального кінця тіла та бурого забарвлення. Відповідно до значень *RLQ*-осі 2, бідні ґрунти більшою мірою заселяються угрупованнями дощових черв'яків, серед яких переважають епігейні форми, а в більш багатих – ендегейні та норники.

Ось *RLQ*-3 – найбільш чутлива до ролі в угрупованні норників з танілобічним простоміумом з одного боку та тварин з епілобічним простоміумом – з іншого. Ось *RLQ*-4 – найбільш чутлива також до ролі норників, чисельність яких знаходиться у цьому випадку у від'ємному зв'язку з чисельністю ендегенних форм.

Інформацію про кореляцію морфо-екологічних властивостей дощових черв'яків та екологічних факторів наведено в таблиці 4. Ці відомості мають додатковий характер для оцінки ролі факторів середовища у варіюванні властивостей дощових черв'яків.

СІЛЬСЬКЕ ГОСПОДАРСТВО. РОСЛИННИЦТВО

4. Взважена кореляція RLQ-осей та морфо-екологічних властивостей дощових черв'яків

Властивості		RLQ1	RLQ2	RLQ3	RLQ4
<i>Вага геному</i>					
(С-значення)		-0,02	-0,82	-0,77	-0,25
<i>Топоморфи</i>					
Епігейні	-	0,71	0,51	0,36	0,08
	+	-1,21	-0,87	-0,61	-0,13
Ендогейні	-	-0,83	-0,51	-0,11	0,28
	+	0,80	0,49	0,10	-0,27
Норники	-	-0,05	-0,08	-0,20	-0,21
	+	0,34	0,61	1,44	1,57
<i>Морфологічні особливості</i>					
Простомімум епілобічний	-	-1,87	0,94	1,45	0,28
	+	0,15	-0,07	-0,12	-0,02
Простомімум танілобічний	-	0,15	-0,07	-0,12	-0,02
	+	-1,87	0,94	1,45	0,28
Сплющений каудальний кінець тіла	-	-0,07	-0,65	-0,56	-0,47
	+	0,12	1,06	0,90	0,77
Щетинки зближені попарно	-	0,20	0,44	0,40	-0,04
	+	-0,31	-0,68	-0,60	0,06
Довжина тіла (L)		0,46	0,54	0,66	0,46
Діаметр тіла (W)		0,05	0,34	0,62	0,49
logW/logL		-0,60	-0,06	0,26	0,34
Мінімальна кількість сегментів		0,59	0,77	0,73	0,40
Максимальна кількість сегментів		0,61	0,76	0,78	0,43
Довжина сегментів		0,62	0,59	0,56	0,20
Розташування проміжсегментних пор	N	0,37	0,70	0,41	0,39
	%	-0,01	0,55	-0,03	0,24
Початок клітелюма		-0,10	0,08	-0,08	0,18
Довжина клітелюма		0,65	0,35	0,25	0,28
Чоловічий статевий отвір оточений здуттям, який виходить за краї сегменту	-	-0,60	-0,55	-0,45	-0,16
	+	0,60	0,55	0,45	0,16
<i>Забарвлення</i>					
Буре	-	-0,21	-0,49	-0,31	-0,33
	+	0,44	1,03	0,64	0,69
Відсутнє	-	-0,40	0,06	0,06	0,39
	+	0,89	-0,12	-0,14	-0,88
Червоно-коричневе, червоно-фіолетове	-	0,66	0,47	0,26	-0,07
	+	-1,13	-0,80	-0,44	0,13

На основі значень RLQ-осей види дощових черв'яків були класифіковані засобами кластерного аналізу (рис. 4). Було встановлено існування чотирьох кластерів або функціональних груп дощових черв'яків.

Кластер *A* включає у себе *A. rosea*, *D. auriculata*, *E. gordejefi*, *P. tuberculatus*, *O. lacteum*. Ця група представлена ендогейними дощовими черв'яками. Кластер *A* займає область позитивних значень осі 1, індіферентний до

осей 2–4. Таким чином, головним фактором, який спричиняє існування кластеру *A* – це фактор вологості. Представники цієї функціональної групи надають перевагу порівняно посушливим стаціям. У морфологічному відношенні – це дощові черв'яки, які мають порівняно подовжене тіло, яке складається з великої кількості сегментів. Спинні пори розташовані від простоміуму далі, порівняно з іншими представниками люмбрицид регіональної фауни. Але цю особливість можна віднести до результату кореляції розташування першої спинної пори з розмірами тіла дощових черв'яків. Показник проценту від кількості сегментів, з якого починаються спинні пори, не пов'язаний зі значеннями RLQ-осі 1, тобто розташування спинних пор не залежить від рівня зволоження едафотопу, принаймні, для представників люмбрицида регіональної фауни.

Кластер *B* включає в себе *A. trapezoides*, *D. nassonovi*, *L. terrestris*, *O. transpadanus*. Усі черв'яки (за винятком *A. trapezoides*) належать до морфо-екологічної групи норників. Дощовий

черв'як *A. trapezoides* належить до групи ендогейних. Слід урахувати ту обставину, що розподілення на екологічні групи є досить умовним. Одержаний результат ми можемо інтерпретувати так, що залежно від умов функціональна роль норників може виконуватися зокрема й власне ґрунтовою формою *A. trapezoides*.

Позиціонування кластеру *B* визначається усіма чотирма дослідженими RLQ-осями. По RLQ-осі 1 спостерігається деяке перетинання з кластером *A*, по RLQ-осі 2 – перетинання з кластером *D*. Також певний рівень перетинання встановлений з кластерами *A* та *D* по RLQ-осі 3. Найбільша специфічність характерна для кластера *B* по RLQ-осі 4. Таким чином, головним структуруючим фактором, який визначає специфіку функціонального угруповання *B*, є трофотоп едафотопу та ценотичні особливості біотопу. Характерною особливістю цієї функціональної групи є тяжіння до едафотопів з помірним та бідним рівнем мінерального живлення.

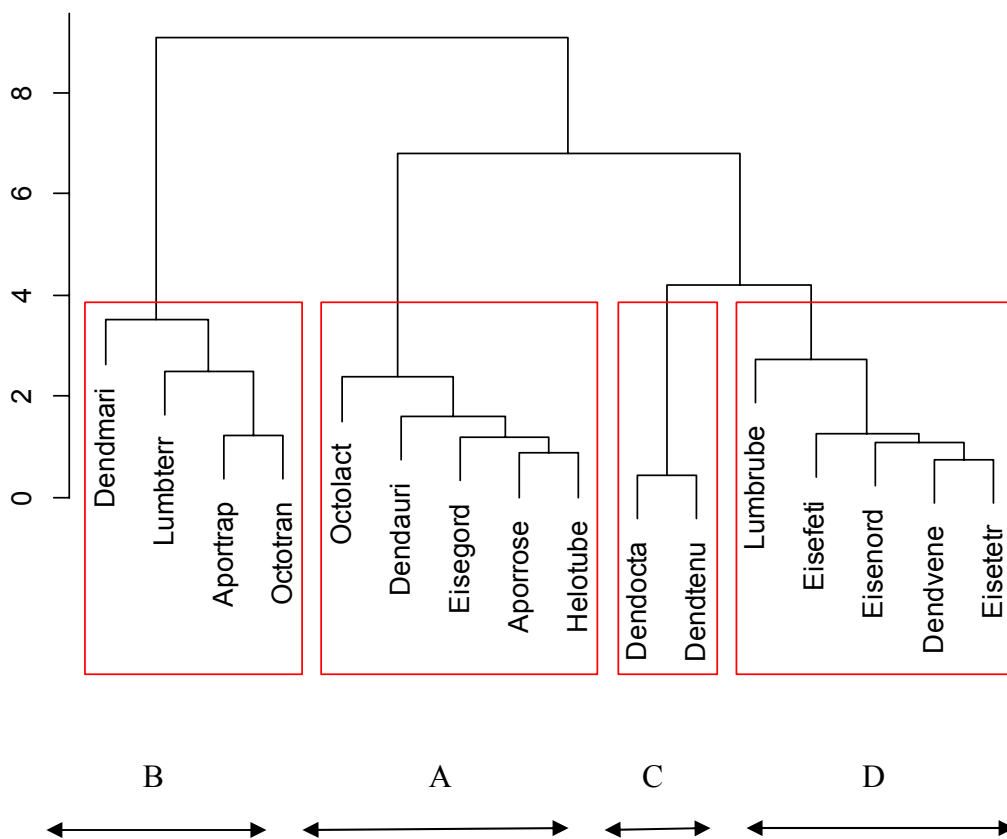


Рис. 4. Кластерний аналіз угруповання дощових черв'яків на основі результатів RLQ-процедури (евклідова відстань, метод Варда)

Умовні позначки: A–D – кластери

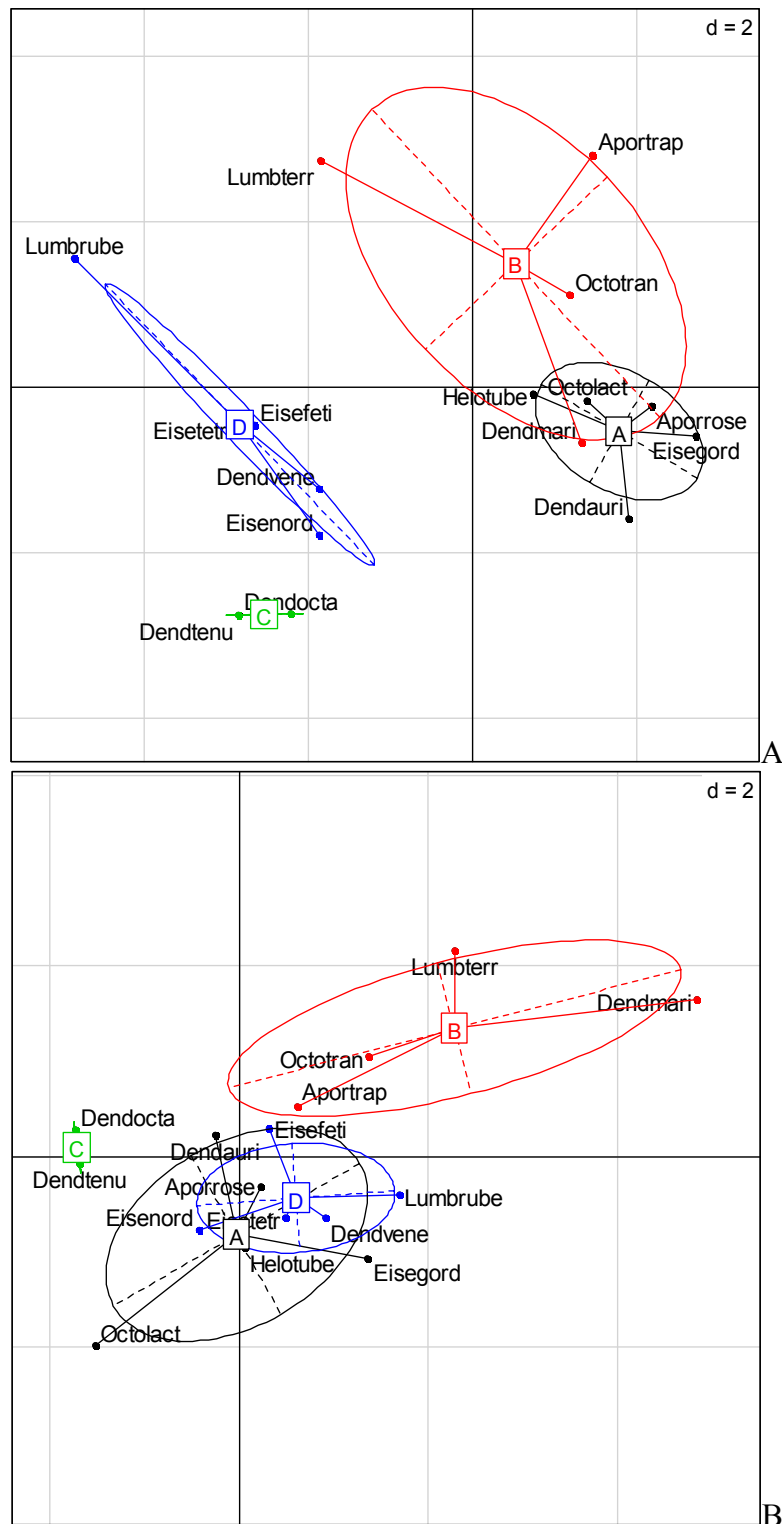


Рис. 5. Розміщення видів дощових черв'яків та їх функціональних груп у просторі RLQ-осей

Умовні позначки: А – осі 1 та 2; В – осі 3 та 4

Морфологічні особливості кластеру В полягають в наявності черв'яків зі сплюсненим каудальним кінцем тіла, щетинки більшою мірою не зближені попарно, значні розміри тіла, збільше-

на відстань розташування першої спинної пори від простоміуму, збільшена довжина клітеліуму, чоловічий статевий отвір оточений здуттям, яке виходить за краї сегменту, забарвлення – пере-

важно буре, червоно-коричневе або червоно-фіолетове.

Кластер С представлений двома епігейними видами – *D. octaedra* та *D. rubidus*. Ця функціональна група досить чітко відокремлена від інших кластерів. Найбільший рівень відмінностей кластеру С від інших кластерів спостерігається по осях RLQ-осі 2 та 4. Представники цієї функціональної групи надають переваги зволоженням стаціям, що зближає їх з представниками кластеру D. Розбіжності між цими кластерами спостерігаються по RLQ-осі 2, що вказує на те, що представники кластеру С надають перевагу більш багатим едафотопам. Про це ж свідчить й позиціонування по осі 3. Морфологічні особливості кластеру С полягають у наявності не сплющеного каудального кінця тіла, попарно зближені щетинки, довжина тіла не значна, чоловічий статевий отвір не оточений здуттям, яке виходить за краї сегменту, забарвлення – червоно-коричневе або червоно-фіолетове.

Кластер D представлений епігейними формами *L. rubellus*, *E. fetida*, *E. tetraedra*, *E. veneta*, *E. nordenskioldi*. Представники цієї функціональної групи надають перевагу зволоженням та перезволоженням стаціям. Розмір тіла представників цієї функціональної групи менше середнього, форма тіла – відносно розширена, кліте-

люм зменшений, чоловічий статевий отвір оточений здуттям, який не виходить за краї сегменту, черв'яки пігментовані.

Висновки:

1. Запропонована матриця екологічних та морфо-екологічних особливостей дощових черв'яків володіє інформацією, здатною пояснити організацію та функціональну структуру угруповань дощових черв'яків.

2. Умови вологості, які виражені за допомогою кількісної характеристики гігротопу едафотопу, є визначальним фактором, який впливає на організацію угруповань дощових черв'яків, що, у свою чергу, також знаходить своє відображення у еколого-морфологічних особливостях люмбрицид.

3. Трофотоп має багатовекторний вплив на організацію угруповань дощових черв'яків. Особливості цього впливу також модулюються ценотичними особливостями біоценозів.

4. Зв'язок умов вологості та трофності едафотопу з організацією угруповань дощових черв'яків, що також знаходить своє відображення у морфо-екологічних особливостях окремих видів дощових черв'яків, є підтвердженням існування екоморф дощових черв'яків – гігоморф та трофоценоморф.

БІБЛІОГРАФІЯ

1. Андрусевич К. Різноманіття тваринного населення (мезофауна) техноземів Нікопольського марганцеворудного басейну / К. Андрусевич // Вісник Львівського ун-ту. Серія біологічна. – 2014. – Вип. 65. – С. 273–287.

2. Андрусевич К. В. Экоморфическая организация сообществ мезопедобионтов как основа зоологической диагностики антропогенных почв / К. В. Андрусевич, А. В. Жуков, О. Н. Кунах // Вестник Харьковского национального университета. – 2014. – Вып. 22. – С. 86–97.

3. Апостолов Л. Г. Вредная энтомофауна лесных биогеоценозов юго-востока Украины / Л. Г. Апостолов : автореф. дисс. на соиск. уч. степени д.б.н. – Х., 1970. – 45 с.

4. Апостолов Л. Г. Вредная энтомофауна лесных биогеоценозов Центрального Приднепровья / Л. Г. Апостолов. – К. : Вища школа, 1981. – 232 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 ра-

стительностью в степи / Л. Г. Апостолов // Проблемы почвенной зоологии. – Вильнюс, 1975. – С. 67.

7. Сезонные, годовые и вызванные антропогенными факторами изменения структуры популяций почвенных и наземных беспозвоночных животных в некоторых биогеоценозах центрального степного Приднепровья / [Барсов В. А., Пилипенко А. Ф., Жуков А. В., Кульбачко Ю. Л., Кисенко Т. И.] // Вестн. Днепропетр. ун-та. – Днепропетровск : ДГУ, 1996. – Вып. 2. – С. 24–30.

8. Барсов В. О. Оцінка сучасного стану булавовоусих лускокрилих Дніпровсько-Орільського заповідника / В. О. Барсов // Заповідна справа в Україні. – 2001. – Т. 7, Вип. 1. – С. 39–43.

9. Белова Н. А. Естественные леса и степные почвы / Н. А. Белова, А. П. Травлеев. – Днепропетровск : изд-во Днепропетр. гос. ун-та, 1999. – 346 с.

11. Белова Н. А. Экология, микроморфология, антропогенез лесных почв степной зоны Украины / Н. А. Белова. – Днепропетровск : изд-во Днепропетр. гос. ун-та, 1997. – 264 с.

12. Белова Н. А. Пути к объективной оценке жизнестойкости лесного биогеоценоза (К 100-

- летию со дня рождения А. Л. Бельгарда) / Н. А. Белова, А. П. Травлеев // Экология та ноосферология. – 2002. – Т. 12. – №3–4. – С. 4–7.
13. *Бельгард А. Л.* Степное лесоведение / А. Л. Бельгард. – М. : Лесная промышленность, 1971. – 336 с.
14. *Бельгард А. Л.* Об амфиценозах / А. Л. Бельгард // Науч. записки Днепропетровского гос. ун-та. – Днепропетровск, 1948. – Т. 30. – С. 87–89.
15. *Бельгард А. Л.* Лесная растительность юго-востока СССР / А. Л. Бельгард. – К. : изд-во КГУ, 1950. – 263 с.
16. *Бусленко Л.* Структура комплексу дощових черв'яків родини Lumbricidae сірих лісових ґрунтів Волинської височини / Л. Бусленко, Л. Щепна // Науковий вісник Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки. Біологічні науки. – 2015. – №2. – С. 82–88.
17. *Бусленко Л. В.* Сукцесійні процеси люмбрицид (Oligochaeta, Lumbricidae) в агроценозах Волинської височини / Л. В. Бусленко, Л. В. Щепна // Природа Західного Полісся та прилеглих територій. – 2014. – №11. – С. 248–251.
18. *Бусленко Л. В.* Вплив гранулометричного складу ґрунтів західного Волино-Поділля на хорологію люмбрицид (Oligochaeta: Lumbricidae) / Л. В. Бусленко, В. В. Іванців // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. – 2012. – Вип. 4 (53). – С. 59–65.
19. *Воробейчик Е. Л.* Население дождевых червей (Lumbricidae) лесов среднего Урала в условиях загрязнения выбросами медеплавильных комбинатов / Е. Л. Воробейчик // Экология, 1998. – №2. – С. 102–108.
20. *Всеволодова-Перель Т. С.* Дождевые черви фауны России / Т. С. Всеволодова-Перель. – М. : Наука, 1997. – 102 с.
21. *Жуков А. В.* Гигротоп и трофотоп биогеоценозов степного Приднепровья как детерминанты β -разнообразия сообществ дождевых червей (Lumbricidae) / А. В. Жуков, Д. Б. Шаталин // Біологічний вісник МДПУ імені Богдана Хмельницького. – 2016. – №6 (2). – С. 188–222.
22. *Жуков А. В.* Гигроморфы почвенных животных и их диагностическое значение для установления гигротопов / А. В. Жуков // Проблемы экологии и охраны природы техногенного региона. – Донецк : ДонНУ, 2006. – Вип. 6. – С. 113–130.
23. *Жуков А. В.* Дождевые черви как компонент биогеоценоза и их роль в зооиндикации / А. В. Жуков // Ґрунтознавство. – Київ–Дніпропетровськ, 2004. – Т. 5, №1–2. – С. 44–57.
24. *Жуков А. В.* Информационный анализ взаимосвязей элементов экологических систем: микростациональное распределение дождевого червя *Aporrectodea rosea* в пойме р. Самара / А. В. Жуков, А. Ф. Пилипенко // Пит. степ. лісознавства та лісової рекультивациі земель. – Дніпропетровськ, 2004. – Вип. 8 (33). – С. 161–174.
25. *Жуков А. В.* Экоморфические спектры комплексов дождевых червей в зоологической диагностике почв / А. В. Жуков, В. В. Жукова // Вестн. Днепропетр. гос. ун-та. – Серия: Биология и экология. – Днепропетровск, 1997. – Вип. 3. – С. 216–221.
26. *Жуков А. В.* Биоиндикационные характеристики дождевых червей для установления степени загрязнения почвы отходами химического производства / А. В. Жуков, А. Ф. Пилипенко, О. А. Киреева // Вопр. биоиндикации и охраны природы. – Запорожье. – 1997. – С. 162–166.
27. *Жуков О. В.* Экоморфичний аналіз консорцій ґрунтових тварин / О. В. Жуков. – Дніпропетровськ : вид-во «Свідлер А. Л.», 2009. – 239 с.
28. *Жуков О. В.* Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Дощові черв'яки (Lumbricidae) : монографія / О. В. Жуков, О. Є. Пахомов, О. М. Кунах. – Дніпропетровськ : вид-во Дніпропетр. нац. ун-ту, 2007. – 371 с.
29. *Жуков О. В.* Еколого-фауністичний огляд дощових черв'яків східної України // Вісн. Запорізького держ. ун-ту. – Фізико-математичні науки. Біологічні науки. – 2004. – №2. – С. 145–154.
30. *Жуков О. В.* Просторове варіювання екоморфичної структури ґрунтової мезофауни лісопаркового насадження (на прикладі парку в межах м. Дніпропетровська) / О. В. Жуков, О. М. Кунах, Ю. О. Балюк // Вісник Львівського національного університету. Серія біологічна. – 2014. – Вип. 65. – С. 224–237.
31. *Жуков О. В.* Трофоценоморфи ґрунтових тварин та їх діагностичне значення для встановлення трофотопів / О. В. Жуков // Вісник Донецького університету. – Серія А. Природничі науки. – 2007. – С. 277–291.
32. *Іванців В. В.* Структурно-функціональна організація комплексів ґрунтових олігохет західного регіону України / В. В. Іванців. – Луцьк, 2007. – 400 с.
33. *Іванців В. В.* Продукування яйцевих коконів люмбрицидами і енхітреїдами (Annelida: Oligochaeta: Lumbricidae, Enchytraeidae) західних областей України / В. В. Іванців // Вісн. Львів. ун-ту. – 2003. – Серія біологічна. – Вип. 34. – С. 165–172.
34. *Кунах О. М.* Морфологія дощових черв'яків (Lumbricidae) / О. М. Кунах, О. В. Жуков, О. Є. Пахомов. – Дніпропетровськ : ФОП Дрига Т. В.,

2010. – 52 с.

35. *Перель Т. С.* Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР / Т. С. Перель. – М. : Наука, 1979. – 272 с.

36. *Пилипенко А. Ф.* Биохимические изменения в мышечной ткани дождевого червя *Octolasion lacteum* в условиях загрязнения среды обитания / А. Ф. Пилипенко, А. В. Жуков // Вестник Днепропетровского ун-та. Серия: Биология и экология. – Днепропетровск, 1993. – Вып 1. – С. 68–69.

37. *Пилипенко А. Ф.* Некоторые вопросы морфо-экологической характеристики дождевых червей в лесных биогеоценозах Приднепровья / А. Ф. Пилипенко, Ю. Б. Смирнов // Вопр. степ. лесоведения и научные основы рекультивации земель. – Днепропетровск : ДГУ, 1985. – С. 130–137.

38. *Пилипенко А. Ф.* Роль дождевых червей в биогенной миграции микроэлементов в лесных биогеоценозах Присамарья / А. Ф. Пилипенко, Ю. Б. Смирнов // Охрана и рациональное использование лесов степной зоны. – Днепропетровск, 1987. – С. 98–103.

39. Роль почвенной фауны в индикации эдафотопов лесных биогеоценозов в степи / [Травлеев А. П., Апостолов Л. Г., Булик И. К., Шимкина М. А.] // Биологическая диагностика почв. – М. : Наука, 1976. – С. 280–281.

40. Об использовании раковинных амеб (Testacida, Protozoa) в индикации степных и лесных почв Присамарья на Днепропетровщине / [Травлеев А. П., Булик И. К., Белова Н. А., Травлеев Л. П.] // Проб. почв. зоол. – К., 1981. – С. 230.

41. *Травлєєв А. П.* Про взаємовідношення рослинності та гігротопів з комплексами хребетних тварин в лісових біогеоценозах Присамар'я / А. П. Травлєєв, В. Л. Булахов // 6-й з'їзд укр. бот. т-ва. – К. : Наук. думка, 1977. – С. 324–325.

42. *Цветкова Н. Н.* Особенности миграции органо-минеральных веществ и микроэлементов в лесных биогеоценозах степной Украины / Н. Н. Цветкова. – Днепропетровск : ДГУ, 1992. – 238 с.

43. Factors influencing the distribution and abundance of earthworm communities in pure and converted Scots pine stands / [Ammer S., Weber K., Abs C., Ammer C., Prietzel J.] // Appl. Soil Ecol. – 2006. – Vol. 33. – P. 10–21.

44. Earthworm species and ecotoxicological studies // [Bouche A. A., Greig-Smith P. W., Becker H., Edwards P. J., Heimbach F. (Eds.)] // Ecotoxicology of earthworms. – Andover, UK : Intercept, 1992. – P. 20–35.

45. *Bouche M. B.* Strategies lombriciennes / M. B. Bouche, U. Lohm, T. Persson (Eds.) // Soil Organisms as Components of Ecosystems. Ecological Bulletins. – Stockholm, Sweden, 1977. – P. 122–132.

46. Action de la faune sur les états de la matière organique dans les écosystèmes / [Bouche M. B., Kilbertus G., Reisinger O., Mourey A., Cancela da Fonseca J. A. (Eds.)] // Humification et Biodegradation. – Pierron, Sarreguemines, 1975. – P. 157–168.

47. *Bouche M. B.* Relations entre les structures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes illustrées par le peuplement biologique des vers de terre / M. B. Bouche, P. Pesson (Ed.) // La vie dans le sol. – Villars, Paris, France : Gauthier, 1971. – P. 187–209.

48. *Bouché M. B.* Lombriciens de France. Écologie et systématique / M. B. Bouché. – Paris : Institut national de la recherche scientifique. – 1972. – 671 p.

49. *Briones M. J. I.* Autecological study of some earthworm species (Oligochaeta) by means of ecological profiles / M. J. I. Briones, R. Mascato, S. Mato // Pedobiologia. – 1995. – Vol. 39. – P. 97–106.

50. *Csuzdi Cs.* Earthworms of Hungary (Annelida: Oligochaeta; Lumbricidae) / Cs. Csuzdi, A. Zicsi. – Hungarian Natural History Museum. – Budapest, 2003. – P. 271.

51. Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method / [Doledec S., Chessel D., Ter Braak C. J. F., Champely S.] // Environ. Ecol. Stat. – 1996. – Vol. 3. – P. 143–166.

52. *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.

53. *Dray S.* Matching data sets from two different spatial samples / S. Dray, N. Pettorelli, D. Chessel // J. Veg. Sci. – 2002. – Vol. 13. – P. 867–874.

54. Horizontal distribution of an earthworm community at El Molar, Madrid (Spain) / [Hernandez P., Gutierrez M., Ramajo M., Trigo D., Cosin D. J. D.] // Pedobiologia. – 2003. – №47(5–6). – P. 568–573.

55. *Lapied E.* Influence of texture and amendments on soil properties and earthworm communities / E. Lapied, J. Nahmani, G. X. Rousseau // Appl. Soil Ecol. – 2009. – Vol. 43. – P. 241–249.

56. *Lavelle Ch.* Burrowing activity of *Aporrectodea rosea* / Ch. Lavelle // Pedobiologia. – 1998. – Vol. 42, №2. – P. 97–101.

57. *Lavelle P.* Earthworm activities and the soil system / P. Lavelle // Biology and Fertility of Soils.

– 1988. – Vol. 6. – P. 237–251.

58. *Lee K. E.* Earthworms: their ecology and relationships with soil and Land use / K. E. Lee. – London : Acad. Press, 1985. – 411 p.

59. *Lee K. E.* The earthworm fauna of New Zealand / K. E. Lee // N. Z. Dept. Scient. Ind. Res. – Wellington, 1959. – Vol. 130. – P. 1–486.

60. *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.

61. *Nordström S.* Environmental factors and lumbricid associations in southern Sweden / S. Nord-

ström, S. Rundgren // Pedobiologia. – 1974. – Vol. 14. – P. 1–27.

62. Earthworm communities in alluvial forests: Influence of altitude, vegetation stages and soil parameters / [Salomé C., Guenat C., Bullinger-Weber G., Gobat J.-M., Le Bayon R.-C.] // Pedobiologia. – 2011. – 54 (Suppl.). – P. 89–98.

63. *Wilcke D. E.* Über die vertikale Verteilung der Lumbriciden im Boden / D. E. Wilcke // Zeitsch. f. Morph. u. Ökol. d. Tiere. – 1953. – Vol. 41. – S. 372–385.