

УДК 631.48:631.618:502:591.5+519.67

## ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ ПОРОЕВ СЛЕПЫШЕЙ (*SPALAX MICROPHTHALMUS*) И ТВЁРДОСТЬ ПОЧВЫ

А. В. Жуков<sup>1</sup>, О. Н. Кунах<sup>2</sup>, Т. П. Коновалова<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Днепропетровский государственный аграрный университет  
Украина, 49600, Днепропетровск, Ворошилова, 25

<sup>2</sup> Днепропетровский национальный университет им. Олеса Гончара  
Украина, 49010, Днепропетровск, просп. Гагарина, 72  
E-mail: vlad-vin@yandex.ru

Поступила в редакцию 11.04.11 г.

**Пространственное размещение пороев слепышей (*Spalax microphthalmus*) и твёрдость почвы.** – Жуков А. В., Кунах О. Н., Коновалова Т. П. – В работе для описания пространственного размещения пороев слепышей (*Spalax microphthalmus*) используется геостатистика точечных объектов. В качестве альтернативных моделей распределения пороев рассматриваются процессы Пуассона и Видома – Роулинсона. Установлено, что совокупность почвенных пороев слепышей представляет собой агрегированные структуры с регулярным расположением пороев в пределах агрегаций. Твёрдость почвы на глубине 25 – 50 см влияет на интенсивность педотурбационной активности слепышей: чем твёрдость меньше, тем активность выше. В свою очередь, твёрдость почвы в горизонте 0 – 10 см уменьшается с ростом педотурбационной активности слепышей.

*Ключевые слова:* педотурбационная активность, пространственный точечный процесс, функция Рипли, твёрдость почвы.

**Spatial distribution of mole rat (*Spalax microphthalmus*) mounds and soil penetration resistance.** – Zhukov A. V., Kunah O.N., and Konovalova T. P. – Point pattern geostatistics was used to describe the spatial distribution of mole rat (*Spalax microphthalmus*) mounds. The Poisson and Widom – Rowlinson processes are discussed as alternative models. The spatial pattern of mole rat mounds is an aggregated structure with a regular distribution within every aggregation. The soil penetration resistance at a 25 – 50 cm depth affects the intensity of the mole rat pedoturbation activity: as the resistance decreases, the activity increases. In turn, the soil hardness within the 0 – 10 cm layer decreases with increasing mole rats' pedoturbation activity.

*Key words:* pedoturbation activity, spatial point process, Ripley function, soil penetration resistance.

### ВВЕДЕНИЕ

Наряду с преимуществами, которые получают млекопитающие от жизни в почве, рытье нор предполагает значительные дополнительные траты энергии (Reichman, Smith, 1990). Высокий уровень энергетических трат при передвижении млекопитающих под землей хорошо задокументирован (Nevo, 1979; Vleck, 1979, 1981; Luna et al., 2002). Установлено, что длина ходов слепыша (*Spalax ehrenbergi*) является функцией продуктивности растительного сообщества и твёрдости почвы (Neth, 1989). Твёрдость почвы рассматривается как наиболее существенный фактор, который влияет на интенсивность роющей активности почвенных млекопитаю-

щих (Luna, Antinuchi, 2006). С другой стороны, естественным результатом рытья нор является снижение твёрдости почвы (Пахомов, 1998).

Кормовые ходы слепыша располагаются в корнеобитаемом слое почвы на глубине около 20 см. Базовым конструкционным элементом кормового хода является сегмент, ограниченный двумя следующими друг за другом выбросами – слепышинами (Пузаченко, Власов, 1993). Таким образом, слепышины являются маркерами педотурбационной активности слепышей.

Для анализа пространственного распределения объектов (особей, гнездовых, колоний или пороев) удобно применять статистику точечных процессов. Признанным методом для выявления взаимодействия в распределении точечных объектов (агрегация или разреживание) является  $K(r)$  функция Рипли (Ripley, 1976). Типы распределения точечных объектов подвержены влиянию эффектов первого и второго порядков. Эффекты первого порядка представляют собой систематическую вариацию интенсивности процесса в пространстве. В экологическом контексте это изменчивость обилия, которая возникает в результате гетерогенности среды обитания. Эффекты второго порядка представляют собой результаты взаимодействия между точками, которые включают в себя любые биологические механизмы, способствующие увеличению расстояния между объектами либо их кластеризации, такие как конкуренция или социальное поведение (Cornulier, Bretagnolle, 2006).  $K(r)$  функция Рипли разработана для выявления эффектов второго порядка и основана на предположении, что процесс характеризуется стационарностью первого порядка, т.е. интенсивность точек пространственно однородна (ожидаемое значение постоянно в пределах изучаемой территории). Однако оба типа эффектов могут приводить к агрегации либо разреживанию и эти эффекты трудно различить (Moller, Waagepetersen, 2002).

Для дифференциации процессов первого и второго порядков предложен подход, при котором пространственная вариация плотности точек описывается как с помощью пространственных ковариат, так и межточечных взаимодействий (Baddeley et al., 2000).

Цель работы – установить закономерности пространственного размещения пороев слепышей, выявить соотношение эффектов первого и второго порядков, с которыми связана интенсивность педотурбационной активности этих почвороев, и установить характер взаимного влияния твёрдости почв и роющей деятельности слепышей.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

*Полевые методы сбора материала.* Экспериментальный полигон был заложен на участке степной целины на склоне восточной экспозиции балки вблизи с. Любимовка (Днепропетровская область, Украина, 48°21'30.26" с.ш., 35°11'53.78" в.д.). Полигон представляет собой совокупность из 180 соприкасающихся ячеек размером 1.5×1.5 м. Ячейки составляют 9 трансект по 20 ячеек в каждой. Таким образом, полигон имеет форму прямоугольника со сторонами 30 и 13.5 м, большая сторона полигона ориентирована по направлению восток-запад с уклоном 13.75% в восточном направлении.

## ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ ПОРОЕВ СЛЕПЫШЕЙ

По углам ячеек были произведены измерения электрической проводимости почвы и твёрдости почвы 15 сентября 2010 года.

В качестве пространственных ковариат рассматривались данные по электрической проводимости и твёрдости почвы. Измерение наблюдаемой электрической проводимости почвы (*apparent soil electrical conductivity* –  $EC_a$ ) производили с помощью сенсора HI 76305 (Hanna Instruments, Woodsocket, R. I.). Этот сенсор работает совместно с портативным прибором HI 993310. Тестер оценивает общую электропроводность почвы, т.е. объединенную проводимость почвенного воздуха, воды и частиц. Результаты измерений прибора представлены в единицах насыщенности почвенного раствора солями – г/л. Сравнение результатов измерений прибором HI 76305 с данными лабораторных исследований позволили оценить коэффициент перевода единиц как  $1 \text{ дС/м} = 155 \text{ мг/л}$  (Pennisi, van Iersel, 2002).

Измерения твёрдости производились с помощью ручного пенетromетра Eijkelkamp на глубину 0.5 м от поверхности почвы с шагом 0.05 м, таким образом, в каждой ячейке было сделано 10 измерений твёрдости почвы (на глубине 0 – 5, 5 – 10, ..., 45 – 50 см). Средняя погрешность результатов измерений прибора составляет  $\pm 8\%$ . Измерения производились с конусом с размером поперечного сечения  $1 \text{ см}^2$ .

В качестве координат пороя рассматривались координаты его центроида, т.е. визуально оцененной срединной части выброса. Координаты определялись с точностью 1 см. Левый нижний угол полигона (юго-западный) был принят за начало координат.

*Статистические методы.* Для описания распределения пороев слепышей как точечных объектов применялись гетерогенные модели Пуассона (учитывается пространственная изменчивость интенсивности процесса без взаимодействия между точками), при котором интенсивность является линейной функцией ковариат (Baddeley et al., 2000).

Базовым статистическим процессом для описания распределения точечных объектов является однородный точечный процесс Пуассона с интенсивностью  $\lambda$ , который иногда называется полностью пространственно случайным (Complete Spatial Randomness – CSR). Однородный процесс Пуассона в анализе часто выступает в роле «нуль-модели». При полной пространственной случайности распределения точки независимы друг от друга и могут быть обнаружены в любой части изучаемой территории. Тест Колмогорова – Смирнова может быть применен для проверки гипотезы полной пространственной случайности процесса.

Интенсивность точечного процесса оценена как плотность пороев на единицу площади. Однородный пуассоновский процесс с единичной интенсивностью имеет плотность вероятности, равную 1. Регрессионные модели могут учесть неоднородность изменения интенсивности точечного процесса, т.е. описать эффект первого порядка. Было проведено вычисление регрессионных моделей с различными ковариатами. Это координаты центроидов пороев ( $x, y$ ) и их степенные преобразования второй ( $x^2, y^2, x*y$ ) и третьей ( $x^3, y^3, x^2*y, x*y^2$ ) степени для оценки пространственных трендов первого, второго и третьего порядков. Тренды характеризуют общие для изучаемой территории тенденции изменчивости свойств. В нашем случае это

могут быть кривизна рельефа, пространственная изменчивость влажности почвы или мощности гумусового горизонта.

Сравнение регрессионных моделей проведено с помощью информационного критерия Акаике (Akaike, 1974):

$$AIC = 2k - 2\ln(L),$$

где  $AIC$  – критерий Акаике,  $k$  – число параметров в статистической модели,  $L$  – максимизированное значение функции правдоподобия модели. Наилучшей будет модель с наименьшим значением критерия  $AIC$ .

Важно также учесть влияние эффектов второго порядка или взаимодействие между точечными объектами. Одной из возможных моделей взаимодействия является модель площадь – взаимодействие, или модель проницаемых сфер Видома – Роулинсона.

Процесс площадь – взаимодействие, или процесс Видома – Роулинсона (Widom, Rowlinson, 1970), характеризует взаимодействие высокого порядка между точками и имеет плотность вероятности:

$$f(x) = \alpha \beta^{\eta(x)} \gamma^{-A(x)},$$

где  $\alpha$  – нормализующая константа,  $\beta > 0$  – параметр интенсивности,  $\gamma > 0$  – параметр взаимодействия,  $A(x)$  обозначает площадь диска радиуса  $r$  с центром, размещенном в каждой точке  $x_i$ .

Каноническая безмасштабная форма модели имеет два параметра – радиус диска взаимодействия  $r$  и параметр  $\eta$ . Параметр  $\eta$  может принимать любое ненегативное значение. Значение  $\eta = 1$  соответствует пуассоновскому процессу с интенсивностью  $\beta$ . Если  $\eta < 1$ , то процесс является регулярным (возникает как результат взаимного отталкивания точечных объектов), а если  $\eta > 1$  – процесс является кластеризованным (результат взаимного притяжения объектов). Значение  $\eta = 0$  соответствует твёрдоядерному процессу с радиусом  $r$  (точечные объекты не могут находиться на расстоянии, меньшем  $r$ ). При нестационарном процессе Видома – Роулинсона вклад каждой точки является функцией свойств конкретного локалитета, а не постоянной  $\beta$ .

Радиус диска  $r$  с точки зрения вычислительной процедуры является «мешающим» параметром, так как для выбранного значения  $r$  по экспериментальным данным вычисляется значение параметра  $\eta$ . Для различных  $r$  будут найдены различные  $\eta$ . С точки зрения содержательной интерпретации модели, параметр  $r$  имеет важное значение как характеристика пространства, в пределах которого происходит взаимодействие между объектами. Профиль логарифма подобия (в нашем случае – псевдоподобия) служит для решения задачи нахождения «мешающего» параметра  $r$  как значение аргумента, соответствующее максимуму этого профиля.

Таким образом, для описания размещения пороев были применены последовательно усложняющиеся статистические модели: пуассоновский процесс (полностью случайное размещение пороев по исследуемому участку); комбинация пуассоновского процесса и регрессионных моделей (отражает эффект первого порядка); процесс Видома – Роулинсона (отражает эффекты второго порядка) и комбинация процесса Видома – Роулинсона и регрессионных моделей (описывает сочетание эффектов первого и второго порядков).

## ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ ПОРОЕВ СЛЕПЫШЕЙ

Проверить гипотезу о причинно-следственных связях между изучаемыми переменными можно с помощью моделирования структурными уравнениями и анализа путей (SEPATH-анализ), который является развитием многомерного факторного и регрессионных анализов. Процедура SEPATH-анализа позволяет также количественно оценить существенные факторы (латентные переменные), которые не наблюдаются непосредственно, но проявляют себя через поведение измеримых (манифестных) переменных (Structural Equation Modeling, 1995).

Статистический анализ был проведен с помощью программы R 2.12.1 с использованием функций из библиотеки «Spatstat 1.4.3» (Baddeley, Turner, 2005). Построение карт поверхностей и геостатистические расчеты произведены с помощью программы Surfer 8.0. Моделирование структурными уравнениями произведено с помощью программы Lisrel 8.0 (<http://www.ssicentral.com/>).

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Размещение пороев по изучаемому полигону представлено на рис. 1. Интенсивность точечного процесса в нашем случае составляет  $0.27/\text{м}^2$ .

Вдоль оси абсцисс процесс не является однородным («нуль-модель» может быть отклонена с вероятностью 0.00012), тогда как вдоль оси ординат нулевая гипотеза не может быть отвергнута ( $p = 0.19$ ) (табл. 1). Таким образом, изучаемый случайный точечный процесс является негомогенным в пространстве с выраженным трендом интенсивности вдоль оси абсцисс.

Также с помощью теста Колмогорова – Смирнова можно проверить гипотезу о влиянии ковариат на интенсивность точечного процесса. Интенсивность пороев слепышей не зависит от электропроводности почвы, твердости почвы на глубине 10 – 15, 30 – 50 см.

Интенсивность точечного процесса взаимосвязана с такими ковариатами, как твердость почвы на глубине 0 – 10, 15 – 30 см.

Анализ  $L$ -функции Рипли свидетельствует о том, что модель Пуассона не является приемлемой для описания процесса при масштабах более, чем 1.1 м (рис. 2, а). Выше указанного масштабного уровня наблюдается агрегация точечных объектов в большей степени, чем это можно предполагать для полностью случайного процесса. Модель, дополненная трендом третьего порядка, достаточно хорошо описывает распределение точечных объектов (рис. 2, б).

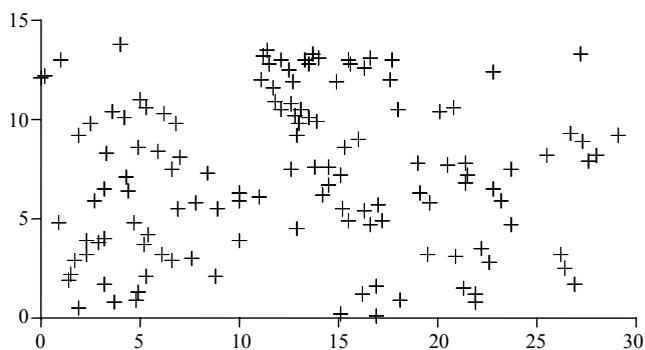


Рис. 1. Размещение пороев на экспериментальном полигоне. По осям – расстояние в метрах

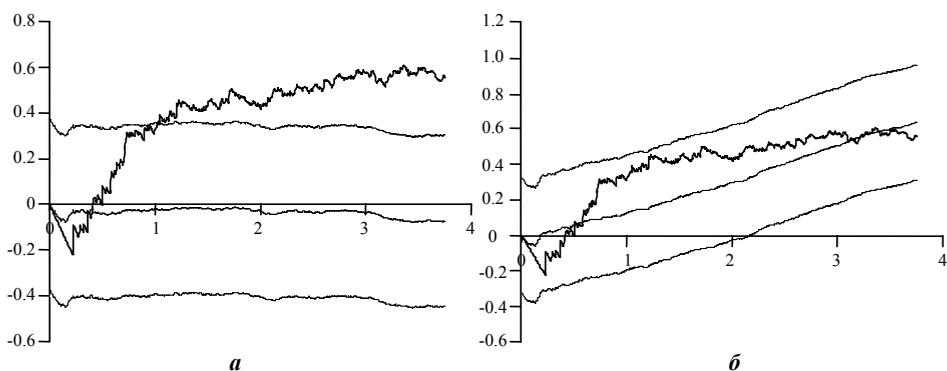
Предсказательные способности модели с трендом достоверно отличаются от модели с постоянной интенсивностью случайного процесса (табл. 2).

**Таблица 1**  
Тест Колмогорова – Смирнова для проверки гипотезы независимости интенсивности точечного процесса от ковариат

Ковариаты	<i>d</i> -статистика	
	Колмогорова – Смирнова	<i>p</i> -критерий
<i>x</i>	0.19	0.00
<i>y</i>	0.09	0.19
EC	0.08	0.41
Твёрдость почвы на глубине, см		
0–5	0.2	0.00
5–10	0.25	0.00
10–15	0.11	0.09
15–20	0.18	0.00
20–25	0.19	0.00
25–30	0.13	0.04
30–35	0.08	0.42
35–40	0.11	0.07
40–45	0.09	0.17
45–50	0.12	0.06

Последовательное добавление в регрессионную модель предсказательных переменных улучшает её свойства. Статистика *AIC* как критерий качества регрессионной модели характеризуется двумя локальными минимумами – значениями твёрдости почвы на глубине 5 – 10 и 35 – 40 см. Значения твёрдости почвы в диапазоне глубин от 10 до 30 см не принесут существенной информации для объяснения интенсивности пороев на участке, что видно по плавному увеличению статистики *AIC* и отсутствию достоверных различий между моделями по *Chi*-тесту. Качественное изменение в ха-

рактере влияния твёрдости на интенсивность пороев наблюдается на глубине 30 – 35 см, так как модель с участием этой переменной достоверно отличается от предыдущих моделей. Твёрдость почвы на больших глубинах вплоть до 50 см не несет важной дополнительной информации.



**Рис. 2.** *L*-функция для модели с постоянной интенсивностью процесса и доверительный интервал. По оси абсцисс – масштабный диапазон, м: *a* – модель Пуассона, *б* – модель тренда третьего порядка; горизонтальные линии указывают 95%-ный критический интервал для нулевой гипотезы

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ ПОРОЕВ СЛЕПЫШЕЙ

Таблица 2

Информационный критерий Акаике (*AIC*) для различных моделей точечного процесса

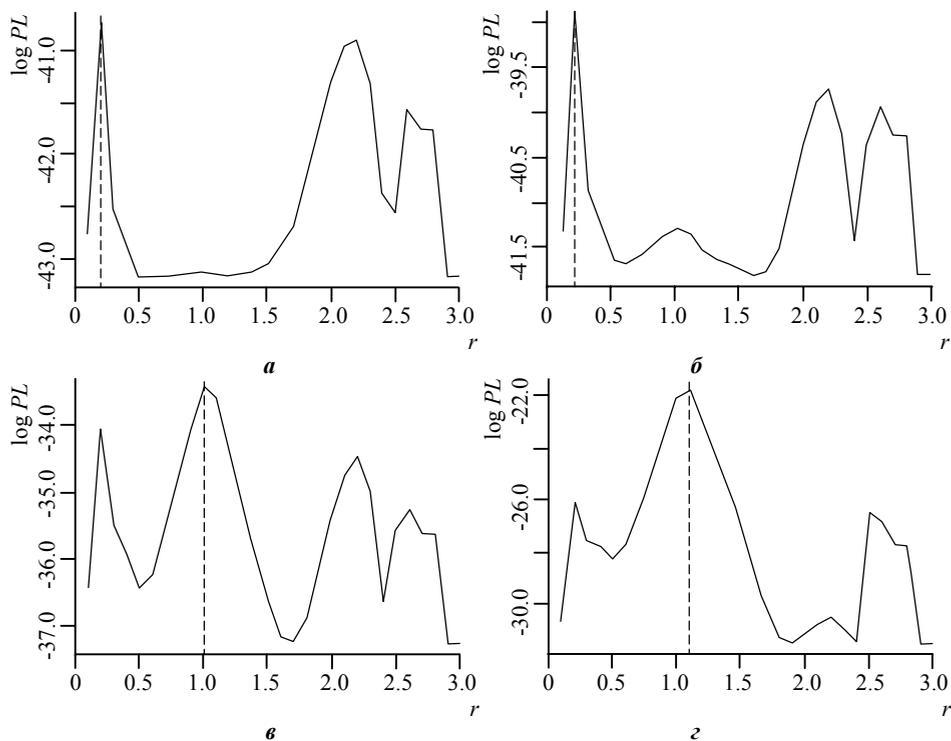
Ковариаты	Пуассона		Видома – Роулинсона				
			<i>r</i>	Радиус 0.2 м		Радиус 1.1 м	
	<i>AIC</i>	<i>Chi</i> -тест		<i>AIC</i>	$\eta$	<i>AIC</i>	$\eta$
Константа	599.00		0.20	571.99	0.31	383.49	5.82
Тренд	574.38	0.00	0.20	548.67	0.15	394.43	3.58
ЕС	576.35	0.85	0.20	550.53	0.15	395.57	3.54
Твёрдость почвы на глубине, см							
0–5	564.87	0.00	0.20	542.60	0.12	393.38	2.91
5–10	553.76	0.00	0.20	537.66	0.13	393.25	2.65
10–15	555.67	0.76	0.20	538.03	0.13	392.99	2.50
15–20	556.85	0.36	0.20	539.42	0.13	394.99	2.50
20–25	558.47	0.53	0.20	541.42	0.13	396.79	2.47
25–30	559.22	0.26	0.20	542.09	0.12	396.45	2.40
30–35	552.12	0.00	1.10	541.44	0.11	396.08	2.29
35–40	551.77	0.12	1.00	541.28	0.10	397.26	2.26
40–45	553.65	0.73	0.20	542.02	0.09	398.10	2.27
45–50	553.70	0.16	1.10	543.24	0.09	400.08	2.29

*Примечание.* В таблице представлены статистические характеристики последовательных усложняющихся моделей; каждая строка указывает на компоненту, которая добавляется к предыдущей модели; *Chi*-тест указывает на достоверность отличий модели в данной строке от предыдущей;  $\eta$  – статистика модели Видома – Роулинсона; *r* – абсолютный максимум.

Профиль логарифма псевдоподобия для модели Видома – Роулинсона имеет несколько локальных максимумов для различных моделей эффектов первого порядка. Максимумы соответствуют радиусам 0.2, 1.1, 2.2 и 2.6 м (рис. 3). Значения радиусов, соответствующие абсолютным максимумам, приведены в табл. 1. В модели Видома – Роулинсона предполагается, что взаимодействие между точечными объектами происходит на расстоянии не больше чем  $2r$ . Множественность локальных максимумов логарифмов псевдоподобия свидетельствует о сложном иерархическом характере взаимодействия между пороями в пространстве. Пространственные уровни взаимодействия соответствуют установленным локальным максимумам логарифма псевдоподобия.

Значимость локальных максимумов статистики *r* в модели Видома – Роулинсона изменяется в зависимости от выбранной модели, объясняющей неоднородность интенсивности роющей активности слепышей. В константной модели доминирует взаимодействие при  $r = 0.2$  м и важное значение имеет взаимодействие при  $r = 2.2$  м. Применение данных по твёрдости почвы в качестве предикторов, объясняющих изменчивость интенсивности точечного процесса, увеличивает значение взаимодействия на уровне  $r = 1.1$  м. Наиболее вероятно, что речь идет о взаимодействии на уровне  $r = 0.2$  м и периодическом процессе взаимодействия с лагом 1.1 м, вследствие чего возникают эффекты при  $r = 1.1$  и 2.2 м. Поэтому для понимания природы взаимодействий на различных масштабных уровнях будут рассмотрены неоднородные модели точечных процессов Видома – Роулинсона для  $r = 0.2$  и 1.1 м.

Как и следовало предполагать, однородная модель Видома – Роулинсона для  $r = 0.2$  м хорошо описывает процесс на малых расстояниях (рис. 4). При превышении дистанции 2.2 м реальные данные демонстрируют отклонение от модели в сторону агрегации. Однородная модель для  $r = 1.1$  м хорошо описывает точечный процесс на различных масштабных уровнях.

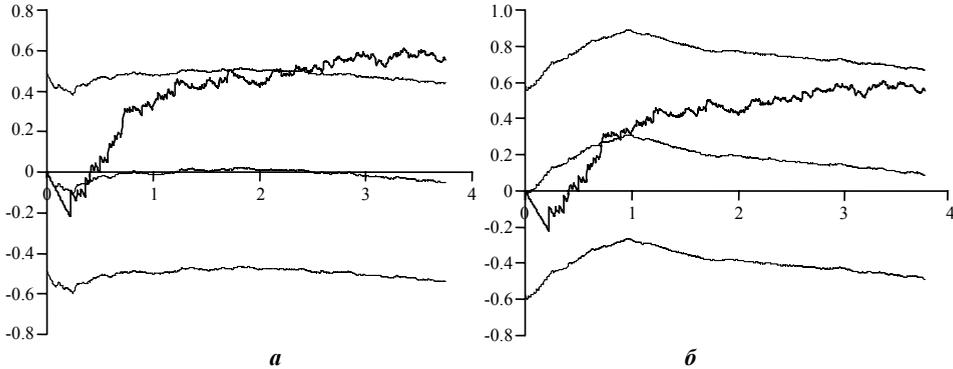


**Рис. 3.** Профиль логарифма псевдоподобия: *а* – константная модель; *б* – модель тренда; *в* – модель с учетом тренда, электропроводности и твердости и почвы до глубины 30 – 35 см; *г* – модель с учетом всех ковариат

По критерию *AIC* модель Видома – Роулинсона лучше описывает изучаемый точечный процесс, чем модель Пуассона, при этом модель Видома – Роулинсона с радиусом влияния 1.1 м является более адекватной, чем с радиусом влияния 0.2 м. Точечный процесс нельзя признать стационарным, поэтому применение неоднородных моделей значительно увеличивает качество описания процесса. Как в случае модели Пуассона, так и в случае модели Видома – Роулинсона с радиусом влияния 0.2 м наименьшим значением критерия *AIC* характеризуется модель, которая учитывает тренд третьего порядка и твердость почвы вплоть до уровня 5 – 10 см. Однородная модель Видома – Роулинсона с радиусом влияния 1.1 м харак-

## ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ ПОРОЕВ СЛЕПЫШЕЙ

теризуется наилучшими предсказательными способностями. Локальные минимумы статистики  $AIC$  для семейства моделей с радиусом влияния 1.1 м соответствуют включению данных по твёрдости почвы на горизонтах 0 – 15 см и 30 – 35 см.



**Рис. 4.**  $L$ -функция для модели площадь – взаимодействие: *а* – радиус влияния 0.2 м, *б* – радиус влияния 1.1 м

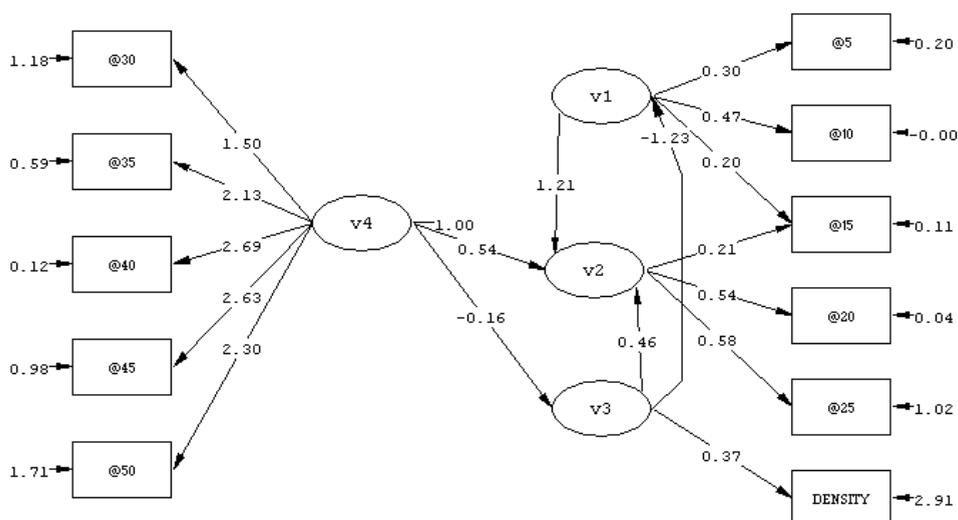
В случае модели Видома – Роулинсона важную информацию о пространственном размещении точечных объектов дает статистика  $\eta$ . Для радиуса влияния 0.2 м этот показатель свидетельствует о наличии отталкивающего взаимодействия между пороями, вследствие чего формируется регулярная структура (что характерно для значений  $\eta < 1$ ). С увеличением переменных-предикторов в регрессионных моделях показатель  $\eta$  уменьшается до асимптотического уровня 0.09. Значение  $\eta = 0$  наблюдается в случае твёрдоядерного процесса (расстояние между точечными объектами может быть не меньше радиуса влияния). Такие свойства точечного процесса имеют очевидную экологическую интерпретацию: на малых расстояниях порою формируют регулярную структуру, при этом вычленение действия внешних факторов (эффектов первого порядка) позволяет получить практически идеально регулярное расположение пороев.

На уровне взаимодействия в пределах 1.1 м наблюдается четкая тенденция к агрегации пороев ( $\eta > 1$ ). Учет эффектов первого порядка позволяет снизить оценку значимости эффектов второго порядка: при добавлении новых переменных-предикторов значение статистики  $\eta$  асимптотически стремится к уровню 2.26 – 2.29, что значительно меньше этого показателя для однородной модели ( $\eta = 5.82$ ).

Таким образом, совокупность почвенных пороев слепышей представляет собой агрегированные структуры с регулярным расположением пороев в пределах агрегаций. Соотношение значимости между эффектами первого и второго порядков может быть оценено по статистике  $\eta$  для однородного процесса и асимптотической оценке этой статистики при увеличении числа переменных-предикторов, объясняющих экзогенную неоднородность интенсивности случайного точечного процесса.

Твёрдость почвы в области активности слепышей имеет сложную природу. На естественную мозаичность свойств почвенного покрова накладывается изменчивость твёрдости, вызванная педотурбационной деятельностью землероев. Очень важно дифференцировать в динамике показателей твёрдости почвы компоненту, которая существовала до зоогенного воздействия и представляет собой экзогенные факторы первого порядка, и зоогенную компоненту, которая является следствием, а не причиной. Эта задача решена с помощью SEPATH-анализа.

Предварительно проведенный многомерный факторный анализ (результаты не приведены) позволил установить существование четырех факторов (латентных переменных). Латентная переменная  $v_1$  отражает изменчивость твёрдости почвы в горизонтах 0 – 15 см; переменная  $v_2$  – в горизонтах 10 – 25 см, а переменная  $v_4$  – в горизонтах 25 – 50 см. Переменная  $v_3$  описывает педотурбационную активность слепышей (рис. 5).



**Рис. 5.** Структурная диаграмма взаимосвязи твердости почвы и педотурбационной активности слепышей: @5 – 50 – твёрдость почвы на уровнях 0 – 5, ..., 45 – 50 см соответственно; Density – почвенные выбросы слепышей, г/м<sup>2</sup>;  $v_1$  – 4 – латентные переменные. Цифры на стрелках, которые связывают переменные, указывают на ковариацию; цифры на стрелках, которые указывают на отдельную переменную – вариация переменной

Переменная  $v_4$  отражает тренд твёрдости почвы на глубине 25 – 50 см в пределах изучаемого полигона, который существует без воздействия педотурбационной активности слепышей и позитивно влияет на твёрдость в верхних горизонтах почвенной толщи (горизонты 10 – 25 см, переменная  $v_2$ ) и негативно – на педотурбационную активность слепышей. Таким образом, можно заключить, что в про-

## ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ ПОРОЕВ СЛЕПЫШЕЙ

цессе роющей активности слепыши выбирают те участки почвенной толщи, где твёрдость меньше. Необходимо отметить такую особенность: полученные данные не противоречат гипотезе о позитивном влиянии рытья почвы слепышами на её твёрдость в горизонтах 10 – 30 см (регрессионный коэффициент 0.46). Этот эффект может возникать как результат уплотнения стенок хода слепышей, а также в результате дренажа почвы почвенными ходами, в результате чего влажность почвы, окружающей ход, уменьшается, а её твёрдость – увеличивается.

В верхних почвенных горизонтах (0 – 15 см, переменная  $v_1$ ) твёрдость уменьшается вследствие роющей деятельности слепышей (регрессионный коэффициент -1.23). В свою очередь, твёрдость почвы в верхнем почвенном горизонте позитивно влияет на твёрдость почвы в горизонтах 10 – 25 см. Динамика твёрдости почвы в верхнем почвенном горизонте определяется не только зоогенным фактором, но фитогенным фактором, а также режимом влажности и температуры поверхности почвы (Медведев, 2009).

Таким образом, причиной неоднородности интенсивности точечного процесса, который описывает распределение пороев в пределах изучаемого участка, является твёрдость почвы на глубине 25 – 50 см (влияние свойств почвы на больших глубинах также возможно, но не было исследовано в этой работе).

Качественно характер влияния пространственной гетерогенности мало зависит от выбранной модели взаимодействия между точками (табл. 3).

Между электрической проводимостью почвы и плотностью пороев существует отрицательная связь. Очевидно, что роющая активность слепышей приводит к уменьшению электрической проводимости почвы.

**Таблица 3**  
Коэффициенты для различных вариантов статистических моделей точечных процессов

Переменные	Модели			
	Пуассона	Error	Видома – Роулинсона	
			Радиус 0.2 м	Радиус 1.1 м
Константа	9.145	2.375	10.402	5.019
EC	-2.765	2.188	-2.916	-1.097
Твердость почвы на глубине, см				
0–5	-0.502	0.328	-0.540	-0.795
5–10	-1.955	0.562	-1.862	-2.510
10–15	-0.095	0.581	0.036	0.398
15–20	0.106	0.320	0.062	0.032
20–25	-0.080	0.265	0.002	0.097
25–30	-0.849	0.443	-1.142	-0.924
30–35	0.948	0.327	1.227	1.303
35–40	-0.197	0.499	-0.563	-0.394
40–45	0.283	0.457	0.474	0.080
45–50	-0.508	0.363	-0.591	-0.447

Компоненты пространственного тренда

$X$	-0.376	0.179	-0.432	-0.594
$Y$	-0.253	0.356	-0.468	1.914
$X^2$	0.017	0.012	0.014	0.024
$X*Y$	0.036	0.021	0.058	0.043
$Y^2$	0.053	0.042	0.056	-0.219
$X^3$	0.000	0.000	0.000	0.000
$X^2*Y$	-0.001	0.000	-0.002	-0.002
$X*Y^2$	0.000	0.001	0.000	0.002
$Y^3$	-0.003	0.002	-0.003	0.006

*Примечание.*  $X$  – абсцисса,  $Y$  – ордината.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе установлено, что распределение пороев слепышей в пределах изучаемого участка не является случайным. Учет эффектов первого порядка через использование ковариат (показатели почвенных свойств и координат как характеристики пространственного тренда) позволяют значительно улучшить описательные способности статистических моделей, отражающих распределение пороев как точечных объектов. Также достоверность моделей сильно возрастает, если учитывать эффекты второго порядка – взаимодействия между пороями. Это обстоятельство свидетельствует о том, что слепышам энергетически не выгодно делать выбросы почвы в виде пороев «случайно близко».

Методическую сложность представляет задача дифференциации ковариат на предикторов (причины изменения интенсивности педотурбационной активности) и маркеров (показатели результатов произведенной педотурбации). Для регрессионного анализа формально различия между ними нет. Применение SEPATN-анализа позволило выявить структуру взаимосвязей между показателями твёрдости почвы, которая также может быть интерпретирована с точки зрения известных сведений об экологии слепышей. Установлено, что твёрдость почвы в горизонтах 0 – 5 и 5 – 10 см уменьшается с ростом педотурбационной активности слепышей. Твёрдость почвы на глубине 10 – 25 см не имеет однозначной связи с активностью рытья почвы слепышами. Для горизонтов 25 – 30, 30 – 35 и 35 – 40 см характерны противоположные зависимости между интенсивностью точечного процесса и твёрдостью почвы. Для горизонта 25 – 30 см связь отрицательная, для 30 – 35 – положительная, а для 35 – 40 см – снова отрицательная. Как показано в результате SEPATN-анализа, твёрдость почвы на рассматриваемой глубине наиболее вероятно является влияющим фактором, а интенсивность пороев является результатом этого влияния.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Медведев В. В. Твёрдость почвы / Национальный научный центр «Институт почвоведения и агрохимии им. А. Н.Соколовского» УААН. Харьков : Изд-во «Городская типография», 2009. 152 с.
- Пахомов А. Е. Биогеоэкологическая роль млекопитающих в почвообразовательных процессах степных лесов Украины : в 2 т. Т. 1. Механический тип воздействия. Днепропетровск : Изд-во Днепропетр. гос. ун-та, 1998. 232 с.
- Пузаченко А. Ю., Власов А. А. Роющая деятельность обыкновенного слепыша *Spalax microphthalmus* Rodentia, Spalacidae) // Зоол. журн. 1993. Т. 72, вып. 11. С. 91 – 103.
- Akaike H. A new look at the statistical model identification // IEEE Transactions on Automatic Control. 1974. Vol. 19, № 6. P. 716 – 723.
- Baddeley A., Moller J., Waagepetersen R. Non- and semiparametric estimation of interaction in inhomogeneous point patterns // Stat. Neerlandica. 2000. Vol. 54. P. 329 – 350.
- Baddeley A., Turner R. Spatstat : an R package for analyzing spatial point patterns // J. Stat. Software. 2005. Vol. 12. P. 1 – 42.
- Cornulier T., Bretagnolle V. Assessing the influence of environmental heterogeneity on bird spacing patterns : a case study with two raptors // Ecography. 2006. Vol. 29. P. 240 – 250.
- Heth G. Burrow patterns of the mole rat *Spalax ehrenbergi* in two soil types (terra-rossa and rendzina) in Mount Carmel // Israel. J. Zool. 1989. Vol. 217. P. 39 – 56.

## ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ ПОРОЕВ СЛЕПЫШЕЙ

*Luna F., Antinuchi C. D.* Cost of foraging in the subterranean rodent *Ctenomys talarum*: effect of soil hardness // *Can. J. Zool.* 2006. Vol. 84. P. 661 – 667.

*Luna F., Antinuchi C. D., Busch C.* Digging energetics in the South American rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia, Ctenomyidae) // *Can. J. Zool.* 2002. Vol. 80. P. 2144 – 2149.

*Moller J., Waagepetersen R.* An introduction to simulation-based inference for spatial point processes // *Spatial statistics and computational methods* / ed. J. Moller. New York : Springer, 2002. P. 143 – 198.

*Nevo E.* Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1979. Vol. 10. P. 269 – 308.

*Pennisi B. V., van Iersel M.* 3 ways to measure medium EC // *GMPro.* 2002. Vol. 22, № 1. P. 46 – 48.

*Reichman O. J., Smith S. C.* Borrows and borrowing behavior by mammals // *Current Mammalogy.* New York : Springer-Verlag, 1990. P. 197 – 244.

*Ripley B. D.* The second-order analysis of stationary point processes // *J. of Applied Probability.* 1976. Vol. 13. P. 255 – 266.

*Structural Equation Modeling* / ed. R. H. Hoyle. Thousand Oaks ; London ; New Delhi : SAGE Publications, Inc., 1995. 289 p.

*Vleck D.* The energy cost of burrowing by the pocket gopher *Thomomys bottae* // *Physiol. Zool.* 1979. Vol. 52. P. 122 – 125.

*Vleck D.* Burrow structure and foraging costs in the fossorial rodent, *Thomomys bottae* // *Oecologia.* 1981. Vol. 49. P. 391 – 396.

*Widom B., Rowlinson J. S.* A new model for the study of liquid-vapor phase transitions // *J. Chem. Phys.* 1970. Vol. 52. P. 1670 – 1684.